



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

جامعة زيان عاشور – الجلفة -

Université Ziane Achour -Djelfa –

كلية علوم الطبيعة و الحياة

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

قسم العلوم البيولوجية

Département des Sciences Biologie

Mémoire de fin d'étude

En vue de l'obtention du Diplôme de Master

Filière : Biologie

Spécialité : Microbiologie Appliquée

Thème

MODULATION De La Symbiose Mycorhizienne ARBUSCULAIRES : TENDANCES ÉMERGENTES. ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE.

Présenté par :

- M^{elle} GHESSEIER Hibat Allah Zoubida
- M^{elle} GUERZOU Fatima

Membre de jury l'évaluation :

Présidente :	Mme Belhadj S	Pr Université de Djelfa
Promotrice :	Mme. BENCHERIF K	MCA Université de Djelfa
Examinatrice :	Mme Hadadou D	MAA Université de Djelfa
Examineur:	M. Berrabah F	MCA Université de Djelfa

Année Universitaire : 2021/2020

بِسْمِ اللَّهِ الْعَزِيزِ

Remerciements

Merci d'abord au dieu qui nous a aidés à atteindre ce moment et nous a aidé à achever notre mémoire et de bien étudier, celui qui n'a pas remercié les gens n'a pas remercié Dieu.

Nous remercions Mme Bencherif Karima notre promotrice pour ses efforts avec nous, et pour nous avoir consacré son temps,

Nous remercions également tous ceux qui nous ont soutenus et aidés, en particulier les honorables professeurs et tous les employés de la bibliothèque de wilaya "Nasser Khoja" et notre ami Ikram Jiwakh,
et Louange à Allah, Seigneur de l'univers.

Fatima et Hiba

Dédicace

**Je dédie ce travail à ma famille, mes parents, mes frères et mes sœurs, à
Ismail, à Afak Club qui a occupé ma vie universitaire et l'a rendue
meilleure, à Chahrazad, Ikram, Faiza, Salma, Hiba, Ahlam, Dalal, Aya et
Maria à tous mes proches et amis.**

GUERZOU FATIMA

Dédicace

Je dédie ce travail à ma famille, mes parents,

Mes frères et ma sœur,

**À AFAK club, qui a fait de l'université un endroit qui en valait la peine et
était vraiment ma deuxième famille, dont je serai toujours fier d'être l'un
d'entre eux,**

A Yousra, Nora, Sarah, Ahlam, Dalal, Fayza, Salma, Ikram et Fatima.

A tous mes amis et proches, vous êtes ma seule consolation.

Ghesseier Hiba

Table des matières

Table des matières.....	I
Liste des abréviations.....	III
Liste des Figures	VI
Liste des tableaux.....	IX
Introduction.....	1
Chapitre 1 : Diversité et potentiel fonctionnel des Champignons Mycorrhiziens Arbusculaires	3
1. Les champignons mycorrhiziens arbusculaires.....	4
1.1. Définition.....	4
1.2. Les types des champignons mycorrhiziens	5
1.3. Structure.....	7
2. Richesse rhizosphérique en CMA.....	9
2.1. Classification	9
3. Facteurs affectant la distribution et la richesse en CMA	11
3.1. Effet de l'écosystème.....	11
3.2. Effet de l'humidité	12
3.3. L'effet du pH et de la salinité	12
3.4. Effet du carbone.....	12
3.5. Effet du Phosphate et du Calcium	13
4. Fonction de la symbiose CMA (fonctionnalité de la symbiose pour les deux partenaires).....	13
5. Les CMA comme noyaux et assise des plantes terrestre (spécifié génotype plante/champignon)	15
5.1. La spécificité de la reproduction des CMA	15
5.2. La plante hôte :	16
5.3. Les gènes induits dans la symbiose arbusculaire :	16
Chapitre 2 : Emploie et modulation de la symbiose mycorhizienne arbusculaire.....	18
1. Inoculation arbusculaire.....	19
1.2. Principe de l'inoculation	19
1.2. Les facteurs d'inoculation.....	19
1.3. Types d'inoculation	20
1.4. Les principaux obstacles à l'inoculation.....	21
1.5. Exemples d'expériences d'inoculation	22

2.	Application des souches de CMA et leur adaptation en fonction de l'environnement	24
2.1.	Stress abiotique et CMA	25
2.2.	Stress biotiques et CMA	34
3.	Les modulation des inoculums (technique de production et contrôlé continue des souches : approches moléculaires de contrôle).	39
3.1.	Production des inoculums	39
3.2.	Stockage de l'inoculum	44
3.3.	Évaluation de l'efficacité de l'inoculum CMA	44
3.4.	Approches moléculaires d'identification et contrôle de CMA	45
Chapitre 3 : Modulation de la symbiose CMA par l'aménagement agricole et la sélection des plantes		50
1.	Impact de l'agriculture sur la communauté de CMA.	51
1.2.	Impact de l'agriculture sur les CMA.	51
2.	Sélection des plantes pour une bonne installation de la symbiose CMA	55
2.1.	La diversité de la réponse des espèces végétales.	55
2.2.	La sélection des plantes hôtes in vitro.	56
2.3.	Phénotype + génotype de la plante	57
2.4.	Phénotype + génotype des CMA.	67
2.5.	Facteurs contrôlant l'interaction entre les deux partenaires.	77
Conclusion		86
Références bibliographiques		88

Liste des abréviations

Abréviation	Signification
%	Pour cent
°C	Degree celsius
µm	Micromètre
ABA	Abscisic Acid Arbuscular
ADN	Acide désoxyribonucléique
Adnc	Acide désoxyribonucléique complémentaire
ARN	Acide ribonucléique
B	Bore
BLAST	Basic Local Alignment Search Tool
C	Carbone
Ca	Calcium
CAT	Catalase
Cazymes	Carbohydrate active enzymes
CCaMK	protéine kinase dépendante du calcium et de la calmoduline
Cd	Cadmium
CGMMV	<i>Cucumber green mottle mosaic virus</i>
CMA	Champignons Mycorhiziens Arbusculaires
CO₂	Dioxyde de carbone
COS	Carbone organique du sol
Cu	Cuivre
DGGE	Denaturing gradient gel electrophoresis
ERM	extra radical mycelium
EST	Expressed sequence tag
Fe	Fer
FGA	Functional Gene Array
GA	Gibberellic acid
Gb	Gigabyte
H₂O₂	L'eau oxygénée
IPD3	Phosphate Dependent3

IRM	Imagerie par résonance magnétique
Iwue	Intrinsic water use efficiency
K	Potassium
KOG	Eukaryotic Orthologous Groups of proteins
M	Mole
MA	Mycorrhizes à arbuscule
Mb	Mégabyte
Mg	Magnésium
Missps	Mycorrhiza-induced small secreted proteins
Mm	Millimole
Mtpt4	Medicago truncatula phosphate transporter 4
N	Azote
Nacl	Chlorure de sodium
NMDS	Non-metric multidimensional scaling
NORK	NODULATION RECEPTOR-LIKE KINASE
NRF	National Research Foundation
OTU	Unité Taxonomique Opérationnelle
P	Phosphore
PAM	Pre-arbuscular mycorrhizae
PCR	Polymerase Chain Reaction
p^H	Potentiel hydrogène
POD	Peroxidase
PS	Photosystème
PSCMP	Plant secretory carrier membrane protein
PVY	<i>Potato virus Y</i>
RE	Root exudates
RNA-seq	Séquençage de l'acide ribonucléique
RT-pcr	Reverse transcription or (real time) Polymerase Chain Reaction
RWC	Relative water content
S	Soufre
SSCP	Single strand conformation polymorphism
SSU	Small subunit
SYMRK	Symbiosis receptor kinase

TMV	<i>Tobacco mosaic virus</i>
WGA	Germ Arbuscular Wheat
WUE	Water use efficiency
Zn	Zinc

Liste des Figures

Numéro	Titre	Pages
Fig (1)	Principaux types mycorhiziens représentés sur une coupe transversale d'une racine modifiée	6
Fig (2)	Schéma présentant deux principaux types de colonisation des racines dans les mycorhizes arbusculaires	7
Fig (3)	Les mycorhizes arbusculaires (a) Représentation schématique des mycorhizes arbusculaires, (b) photo du mycélium intercellulaire et des arbuscules, (c) photo d'un arbuscule	8
Fig (4)	La Classification des champignons MA	10
Fig (5)	L'écosystème, le climat, le continent et le domaine biogéographique influencent directement ou indirectement la distribution des plantes et des CMA	11
Fig (6)	Structure d'une cellule végétale.	16
Fig (7)	Diagramme à barries représente les résultats de l'effet de l'inoculation et de l'engrais sur le soja	23
Fig (8)	Diagramme à barries représente les résultats de l'effet de l'inoculation et de l'engrais sur le coton	23
Fig (9)	Diagramme à barries représente l'inoculation d'une plante avec quatre types de champignons dans trois milieux : blanc sans sel (0 mM NaCl), gris avec 100 (mM NaCl) et noir à forte concentration en sel(175 mM NaCl).	23
Fig (10)	L'inoculation DE CMA atténue le stress thermique chez les plantes.	31
Fig (11)	Une représentation schématique des fonctions DE CMA pour réguler divers processus dans l'écosystème et favoriser la croissance des plantes dans des conditions de stress abiotique.	34
Fig (12)	Inoculum d'CMA à partir de spores (a) et de cultures pièges à partir du sol (b) et des racines (c).	39
Fig (13)	Décrit la technique d'extraction et amplification et de traçage de l'ADN de CMA.	48

Fig (14)	Schéma représente le mécanisme de travail de puce à ADN. La source: http://www.cirad.fr/	49
Fig (15)	Diversité CMA : La diversité des OTU CMA observées dans différentes gestions des sols après la raréfaction des échantillons à 300 séquences par échantillon.	53
Fig (16)	Genres CMA : L'abondance relative moyenne des différents genres CMA obtenue à partir de BLAST correspond à la base de données SILVA dans chaque gestion des sols.	53
Fig (17)	Composition de la communauté CMA : NMDS de la distribution de la communauté CMA basé sur les distances Bray-Curtis.	54
Fig (18)	Sélection de plant hôte	56
Fig (19)	Les effets de <i>Glomus moseae</i> sur le système racinaire de (a) Morialo, (b) Leccino, (c) frantoio bouture enracinée d' <i>Olea europaea</i> (NM : plantes non colonisées).	58
Fig (20)	Plantes de <i>Prunus cerasifera</i> micro propagées, colonisées et non colonisées par le champignon MA <i>GLomus</i> sp. E3. Chez les plantes mycorhizées, les racines sont plus ramifiées et d'un diamètre plus important que chez les témoins.	59
Fig (21)	Coupes longitudinales médianes d'apex racinaires de plantes d' <i>Allium porrum</i> alimentées en H-thymidine pendant 24 h. (a) témoin, (b) infecté par <i>Glomus</i> sp. Souche E3.	60
Fig (22)	La réactivité (R) varie parmi des ages de plantes.	61
Fig (23)	Profils d'expression RT-PCR représentatifs pour 14 gènes <i>Medicago truncatula</i> J5 dans les racines mycorhiziennes 21 jours après l'inoculation avec <i>Glomus geosporum</i> , <i>G. versiforme</i> ou <i>Gigaspora rosea</i> et 35 jours après l'inoculation avec <i>Acaulospora longula</i> ou <i>Scutellospora castanea</i> . <i>Mtgapdh1</i> est utilisé comme gène exprimé de manière constitutive	64
Fig (24)	Profils d'expression 32P RT-PCR pour quatre gènes <i>Medicago truncatula</i> J5 dans les racines mycorhiziennes 21	65

jours après inoculation avec *Glomus geosporum*, *G.versiforme* ou *Gigaspora rosea* et 35 jours après inoculation avec *Acaulospora longula* ou *Scutellospora castanea*

- Fig(25)** La colonisation des racines par des champignons mycorhiziens arbusculaires. **68**
- Fig(26)** représentation au niveau d'expression des gènes prédits pour coder des protéines sécrétées selon des condition biologie et carte thermique d'expression génétique. **75**
- Fig (27)** Les approches génomiques entre *cma* et l'hôte **78**
- Fig (28)** Transfert de nutriments dans les racines AM. Les enzymes et les transporteurs décrits comme étant spécifiquement induits dans les racines AM sont indiqués. **80**
- Fig (29)** Modèle de voies de signalisation selon l'analyse génétique des gènes SYM **82**
- Fig (30)** Un modèle intégrant les DELLA et la symbiose AM **83**
- Fig (31)** Les protéines DELLA fonctionnent dans le développement des arbuscules **83**

Liste des tableaux

Numéro	Titre	Page
Tableau (1)	Chronologie de principales étapes de l'évolution des organismes pluricellulaires dans la biosphère terrestre.	5
Tableau (2)	La diversité des souches et leur rôle dans différentes plantes dans le milieu minéral pollué.	27
Tableau (3)	Montre les différents effets du CMA sur la tolérance à la sécheresse des plantes.	29
Tableau (4)	Montre les différents effets du CMA sur la tolérance à la température extrême.	33
Tableau (5)	Les effets du CMA sur le stress biotique	36
Tableau (6)	Poids total frais et développement mycorhizien (moyennes et ES) de <i>Medicago truncatula</i> J5, non inoculé ou inoculé avec différents champignons mycorhiziens à arbuscules	63
Tableau (7)	Liste des 51 gènes les plus fortement exprimés dans les IRM comparativement aux ERM et qui possèdent une annotation.	72
Tableau (8)	Liste des peptides sécrétés prédits différentiellement exprimés en réponse au GR24 et aux exsudats racinaires	74

Introduction

Le terme mycorhize (du grec myco : champignon et rhiza : racine) désigne une relation symbiotique entre les champignons et les racines des plantes par laquelle ils s'échangent des nutriments. D'une part la mycorhize satisfait les besoins du partenaire fongique en composés carbonés synthétisés par la plante hôte photosynthétiques, et d'autre part elle permet à la plante hôte de bénéficier d'une meilleure nutrition minérale grâce au réseau d'hyphes extraradiculaire qui s'étend bien au-delà de la zone du sol explorée par les racines (SMITH et READ., 1997). La plupart des espèces végétales ne peuvent croître normalement sans leur symbiote fongique dont elles sont fortement dépendantes (GOBAT et al., 2003), Il existe des études antérieures ont montré que ces mycorhizes peuvent être bénéfiques dans les écosystèmes agricoles (WANG et al., 2005). Ces derniers jouent un rôle important dans la production des cultures agricoles peuvent augmenter son rendement et sa qualité par exemple la pastèque (SHI et al., 2006).

Bien que les champignons mycorhiziens soient omniprésents dans les sols naturels, les pratiques culturales perturbent le plus souvent leurs populations et leur diversité. Dans ces conditions, les nombreuses expériences conduites depuis plus de 10ans dans le monde démontrent le plus souvent que l'addition aux sols de spores ou propagules de ces champignons (inoculum) se traduit par un départ plus rapide du développement de la plante et des rendements accrus. L'utilisation de ces inocula permet de réduire l'utilisation d'engrais phosphatés de 25% ou même 50 % selon les sols, les espèces végétales et leurs cultivars, ce qui représente pour le producteur des gains significatifs en rendement et en retour sur les investissements, accompagnés de réduction substantielle des fertilisants (FORTIN, 2013).

L'objectif de ce travail est d'étudier la génomique fonctionnelle des champignons mycorhiziens arbuscules. En premier lieu, nous apprenons à connaître exactement la diversité et le potentiel fonctionnel des CMA tels que la richesse de la rhizosphère en CMA et la fonction symbiotique. Deuxièmement, l'emploi et la modification des symbiotes CMA et comment effectuer l'inoculation arbusculaire. Finalement, la modulation de la symbiose CMA par l'aménagement agricole et la sélection des plantes.

Chapitre 1 : Diversité et potentiel fonctionnel des Champignons Mycorhiziens Arbusculaires

1. Les champignons mycorhiziens arbusculaires

1.1. Définition et généralités

Plus de 90 % des plantes terrestres sont associées à des champignons colonisateurs de racines, établissant une symbiose mutuelle permanente et intime, appelée mycorhize. Plusieurs types de mycorhizes existent, définis par l'association plante/champignon et la structure symbiotique. La mycorhize arbusculaire endotrophe (MA) est le type le plus fréquent dans la nature (STRACK et al., 2003).

1.1.1. Champignons mycorhizes

Le terme mycorhize, a été inventé en 1885 par Bernhardt Frank en reconnaissant des structures spéciales dans les racines des arbres qui résulte de la combinaison de deux mots grecs 'mukès'(champignon) et 'rhiza' (racine) (STRULLU, 1991), désigne l'association symbiotique entre des champignons bénéfiques du sol et les racines des plantes. L'organe appelé mycorhize résulte d'une union durable entre les racines de la majorité des végétaux et certains champignons symbiotiques du sol, basée sur des échanges réciproques (MOSSE, 1957).

1.1.2. Les mycorhizes à arbuscule

Les mycorhizes à arbuscules autrefois appelées mycorhizes vésiculaires–arbusculaires, une association impliquant des champignons appartenant aux *Gloméromycota*. Elles concernent l'immense majorité des espèces végétales terrestres, datant de la colonisation des continents par les végétaux il y a plus de 400 millions d'années. En effet, des endomycorhizes arbusculaires typiques, ainsi que des spores de *Gloméromycètes* représentant presque toute la gamme de diversité morphologique actuelle. Selon les archives fossiles et les données moléculaires, l'origine de la symbiose mycorhizienne arbusculaire remonte au moins à l'Ordovicien. On suppose que cette symbiose a aidé les plantes à surmonter les différents changements climatiques (STRACK, et al., 2003 ; GARBAYE., 2013). Le Tableau 1 représente les différentes périodes chronologiques de l'évolution terrestre des organismes pluricellulaires.

Chapitre1 :

Tableau (1) : Chronologie de principales étapes de l'évolution des organismes pluricellulaires dans la biosphère terrestre (GARBAYE., 2013).

Temps avant présent et (durée) en millions d'années	Périodes ou systèmes géologiques	Plantes	Champignons	Symbioses plantes-champignons	Autres événements repères
2 à présent (2)	Quaternaire	Développement de l'agriculture par l'homme			Sixième extinction massive (en cours actuellement) Homme moderne
65 à 2 (63)	Tertiaire	Diversification des Angiospermes (plantes à fleurs)			Principaux genres actuels de lichens Premiers hominidés
140 à 65 (75)	Crétacé		Ascomycètes et Basidiomycètes déjà bien diversifiés	Premières ectomycorhizes	Cinquième extinction massive, dont la disparition des dinosaures
200 à 140 (60)	Jurassique	Apparition des Angiospermes (plantes à fleurs)			Premiers mammifères (marsupiaux) et premiers oiseaux
250 à 200 (50)	Trias		Principaux genres actuels de Gloméromycètes		Premiers dinosaures
290 à 250 (40)	Permien				Quatrième extinction massive
360 à 290 (30)	Carbonifère	Premières Gymnospermes (cordaïtes, cycas, conifères)			Premiers replis
410 à 360 (50)	Dévonien	Premières Ptéridophytes (fourragères et prêles géantes)	Premiers champignons à filaments cloisonnés		Premiers vertébrés terrestres Troisième extinction massive
440 à 410 (30)	Silurien	Premières Embryophytes (hépatiques, mousses)		Premières mycorhizes arbusculaires	Premiers insectes Premiers lichens
510 à 440 (70)	Ordovicien	Premières plantes terrestres	Premiers Gloméromycètes		Explosion de la biodiversité, puis deuxième extinction massive
550 à 510 (40)	Cambrien		Premiers champignons terrestres		Diversification des formes de vie, puis première extinction massive
Avant (550)	Précambrien	Algues vertes dans les océans et les eaux douces depuis au moins 500 millions d'années	Champignons aquatiques dans les océans et les eaux douces		La vie évolue dans les océans et les eaux douces depuis déjà deux ou trois milliard d'années

La symbiose MA concerne l'immense majorité des plantes des zones arides et semi-arides, en particulier, toutes les plantes connues pour résister la sécheresse, portent des endomycorhizes (GARBAYE., 2013).

1.2. Les types des champignons mycorrhiziens

Il existe trois principaux types de mycorhize : les mycorhizes ectorophoes, les mycorhizes endotropes et les ectendomycorhizes. La classification est basée sur le type de champignon associés, selon que celui-ci est asepté, c'est-à-dire zygomycète de l'ordre des Glomales, ou septé, comme les ascomycètes ou basidiomycètes (Fig. 1) (SMITH et READ, 1997).

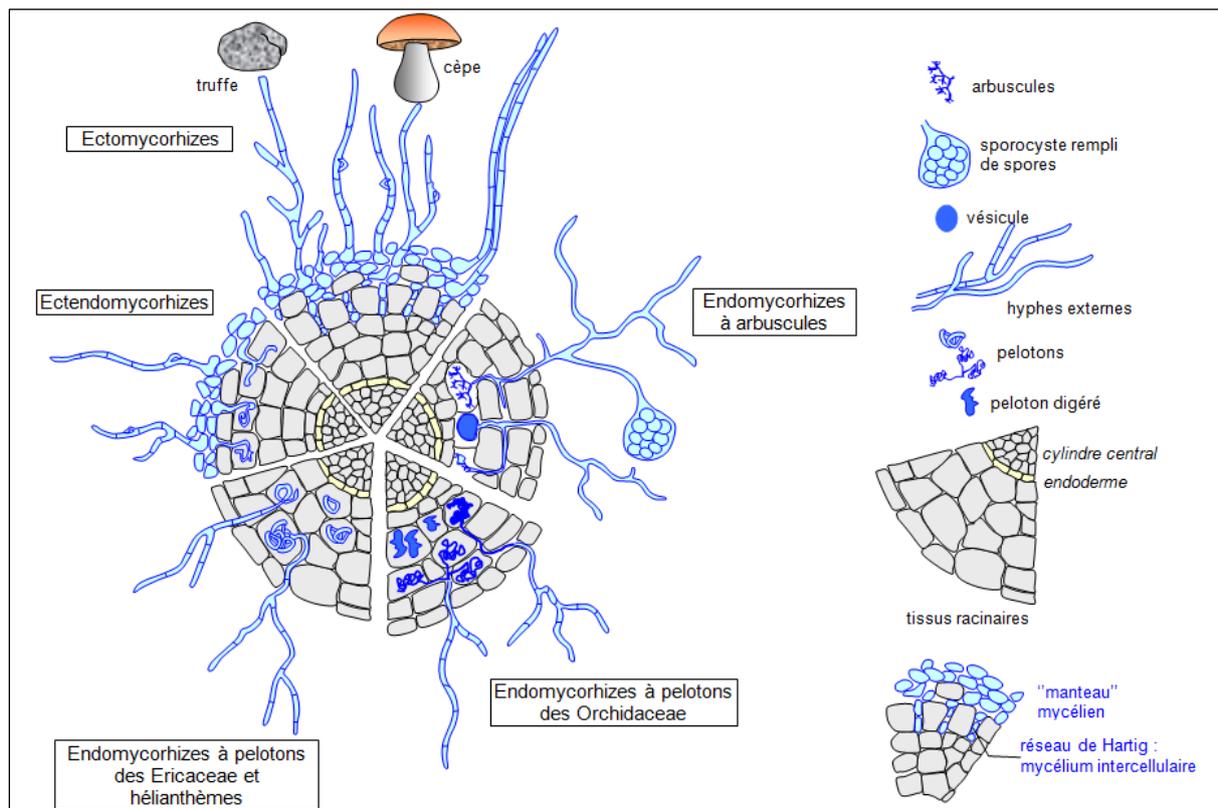


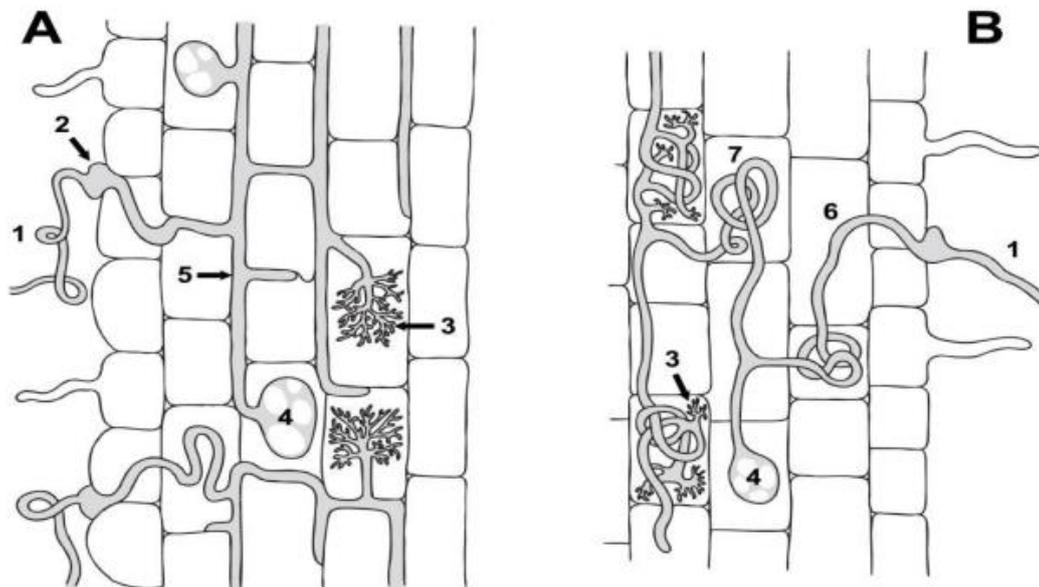
Fig (1): Principaux types mycorrhiziens représentés sur une coupe transversale d'une racine modifiée (TACON,1985).

L'aspect extérieur du champignon de la racine est toujours assez similaire, mais la forme que prend le champignon à l'intérieur des cellules corticales varie d'une espèce à une autre, ceci définit deux type (Fig. 2):

- le type Arum: caractérisé par des hyphes cheminent entre les cellules et émettent des branches latérales.

Chapitre 1 :

- le type Paris: caractérisé par des hyphes intercellulaire enroulé en spires ou en



pelotons lâches (SMITH et READ., 2008).

Fig (2) : Deux principaux types de colonisation des racines dans les mycorhizes arbusculaires (SMITH et READ, 2008).

1.3. Structure

1.3.1. Structure intraradiculaire

- Arbuscules

L'arbuscule est l'unité au niveau de laquelle se produisent les échanges entre la plante hôte et le champignon. C'est une ramification latérale des hyphes fongiques dans les cellules du cortex racinaire où le champignon pénètre et croît à l'intérieur (Fig 3). Ce dernier joue un rôle dans le transfert du phosphore et du carbone entre deux partenaires, mais la durée de vie est quelques jours (SELOSSE et al., 2004).

- Vésicules

Se présentent dans ou à l'intérieur du cortex racinaire, et sont de petits sacs à paroi épaisse, intra- ou intercellulaires, de forme variable et contenant un grand nombre de noyaux et des gouttes de lipides (Fig. 3). Elles jouent un rôle dans l'accumulation de réserves en carbone sous forme de lipides. Elles jouent un rôle de conservation et de dissémination du champignon après la mort de racine (GARBAYE, 2013).

Chapitre 1 :

1.3.2. Structure extra-radriculaire

- Spores asexuées

La spore est une structure unicellulaire de forme généralement globoïde à paroi épaisse formée de plusieurs couches de différentes textures reliées au réseau filamenteux par un hyphe suspenseur de morphologie variée (Fig. 3). Les caractères morphologiques étant réduits et varient souvent selon la maturité des spores étudiées (BLASZKOWSKI et CZEMIONVKA., 2008).

- Hyphes

Les hyphes sont des filaments mycéliens intra ou extra-racinaires permettant aux champignons d'explorer le sol et de coloniser la plante hôte. La pénétration du mycélium dans les cellules du cortex racinaire se fait par l'intermédiaire de l'haustorium (suçoir), gonfle en formant des vésicules ou se ramifie en donnant une forme arborescente (LUTTGE et al., 2002).

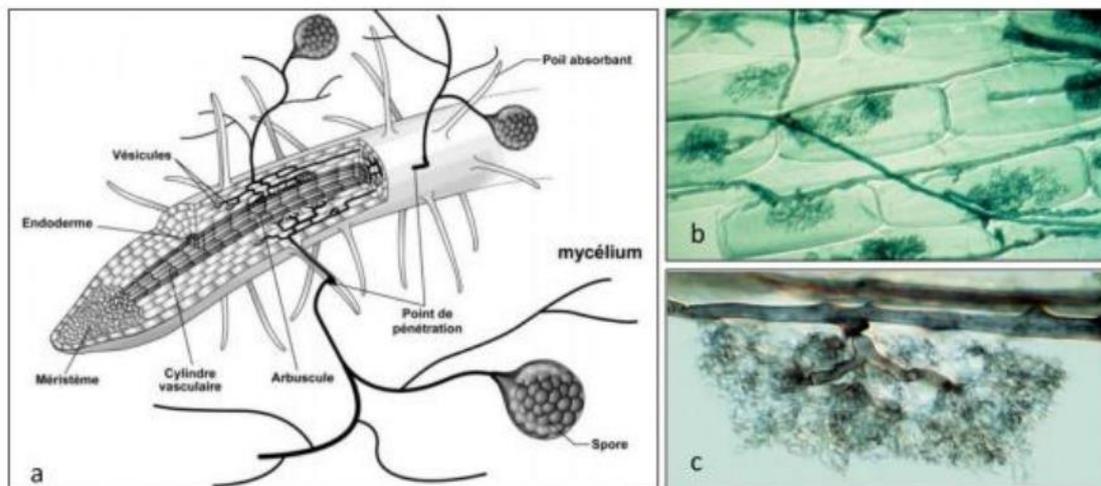


Fig (3): Les champignons mycorhiziens arbusculaires (a) Représentation schématique des mycorhizes arbusculaires, (b) photo du mycélium intercellulaire et des arbuscules, (c) photo d'un arbuscule (FORTIN et al., 2015).

2. Richesse rhizosphérique en CMA.

La rhizosphère est la région proche des racines d'une plante, où se produisent diverses interactions. Plusieurs études indiquent que les plantes influencent les communautés microbiennes de la rhizosphère en sécrétant divers métabolites et, à leur tour, les microbes influencent la croissance et la santé des plantes (SUGIYAMA, 2019).

Contrairement aux autres communautés microbiennes, les microorganismes de la rhizosphère sont fortement influencés par les parties aériennes des plantes. Les plantes sont largement perçues comme influençant les microbes de la rhizosphère par la fourniture de composés carbonés dans les exsudats des racines, la litière végétale ou les métabolites secondaires des plantes. Elles peuvent également avoir un impact significatif sur les microbes de la rhizosphère par le biais de changements induits dans les propriétés du sol (par exemple : dans la fixation de l'azote et l'assimilation du phosphore) (KAISER et al., 2015 ; ZHALNINA et al., 2018).

En outre, les champignons mycorhiziens arbusculaires (CMA), jouent un rôle clé dans les interactions multitrophiques entre les plantes et les sols et sont fortement influencés par les exsudats racinaires (LUGO et al., 2008). Ils peuvent former des associations mutualistes avec les racines fines d'environ 80 % de toutes les plantes terrestres ligneuses, herbacées, les mousses, fougères, gymnospermes et angiospermes, plusieurs conifères et la majorité des plantes à fleurs, mono et dicotylédones (SMITH et READ, 1997).

2.1. Classification

Malgré la distribution ubiquitaire des CMA à l'échelle mondiale, environ 250 espèces sont répertoriées jusqu'en 2013 suite aux travaux de REDECKER et al. (2013). La taxonomie des CMA était basée sur le morphotypage des spores ; celles qui ont une morphologie similaire et forment un seul type de paroi sporale sont apparentées phylogénétiquement (MORTON et REDECKER, 2001). Les études récentes de ce dernier ont conduit à la création d'un phylum bien individualisé, celui des *Glomeromycota*, clade monophylétique dans lequel une espèce, *Geosiphon pyriforme*, présente une symbiose de type différent en s'associant, non pas avec des photosymbiotes eucaryotes mais avec des photosymbiotes procaryotes (GAVERIAUX, 2012). Actuellement, et grâce à l'utilisation de la biologie moléculaire, toute la classification des CMA a été revue. Ces champignons sont maintenant classés dans le phylum des *Glomeromycota* (SCHÜSSLER et al., 2001). Celles-ci sont groupées en 4 ordres composés 18 genres (Fig 4) (GOTO et al., 2012).

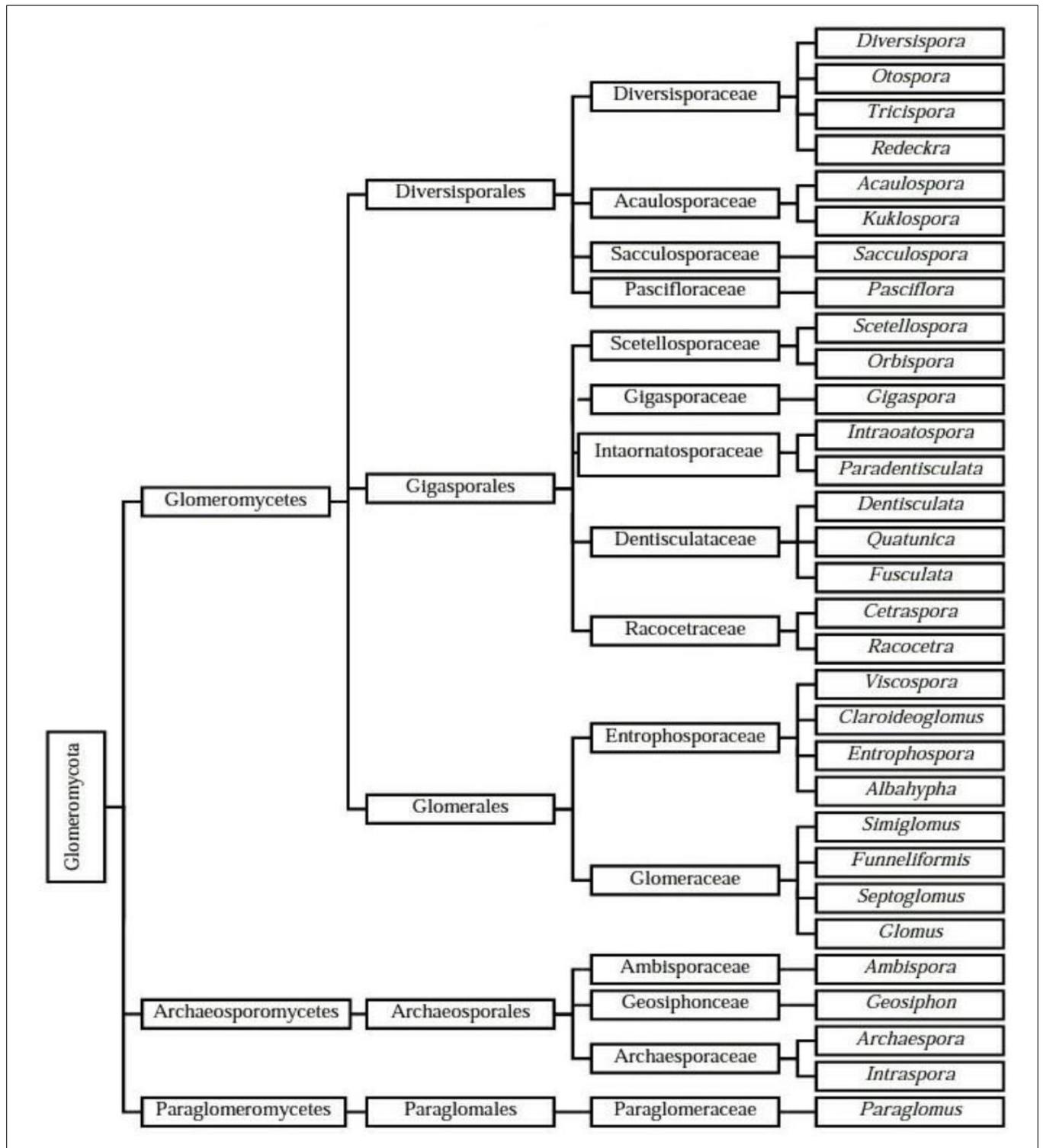


Fig (4) : La Classification des champignons mycorhiziens arbusculaires (GOTO et al., 2012).

3. Facteurs affectant la distribution et la richesse en CMA

Les CMA ne sont pas spécifiques de l'hôte, toute espèce végétale peut être infectée par une espèce fongique de CMA mais le degré d'infection et son effet peuvent différer selon plusieurs combinaisons d'endophytes/hôtes et varient en fonction des facteurs environnementaux (SADHANA, 2014).

3.1. Effet de l'écosystème

Les CMA ont une spécificité d'hôtes élevée et une diversité locale. Les espèces de CMA à faible spécificité d'hôte ont une large distribution géographique, mais la plupart des CMA ont une distribution restreinte, c'est-à-dire que la plupart n'ont été trouvées que dans des écosystèmes spécifiques. La biogéographie et la plante sont les deux facteurs les plus importants qui affectent la distribution des CMA. Cependant, la biogéographie a un effet direct plus faible et un effet indirect plus élevé sur les CMA. La plante a eu de forts effets directs mais pas d'effets indirects sur la distribution des CMA. De plus, les effets du climat, de l'écosystème et du continent sur la répartition des plantes sont directs, tandis que ces effets sur la répartition des CMA sont indirects (YANG et al., 2012). Considérant que l'écosystème, le climat et la répartition biogéographique des plantes et des champignons affectent directement ou indirectement leur répartition dans le milieu (Fig.5).

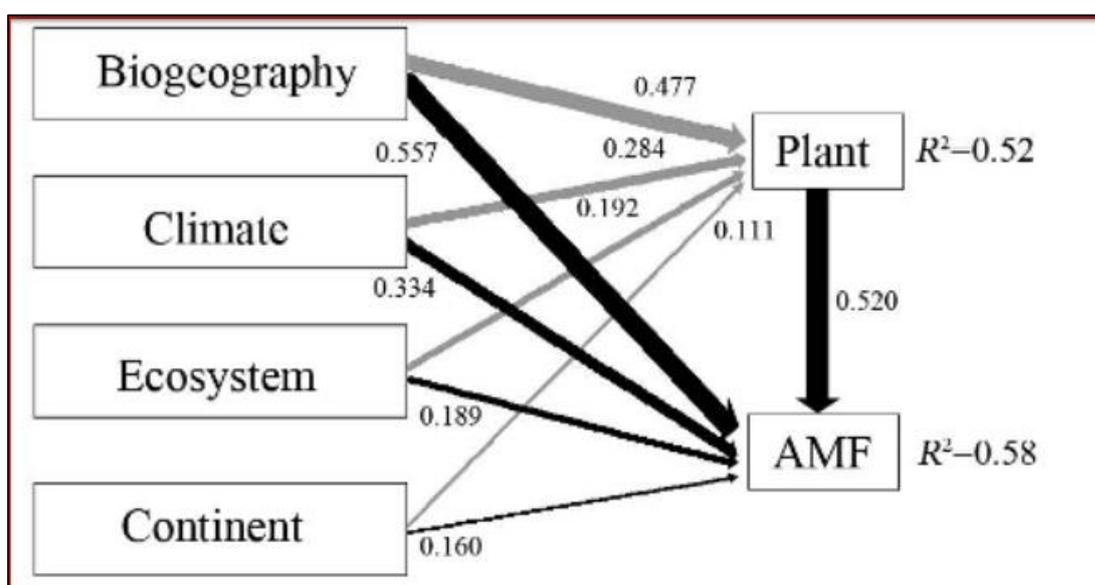


Fig. (5): L'écosystème, le climat, le continent et le domaine biogéographique influencent directement ou indirectement la distribution des plantes et des CMA (YANG et al., 2012).

3.2. Effet de l'humidité

L'humidité du sol joue un rôle important sur le développement et la colonisation des mycorhizes, la formation d'endomycorhiziens était plus importante dans les sols humides que dans les sols très secs et inondés, ce schéma a été inversé dans les transects de terrain le long des gradients de drainage.

Des études menées au Département de l'agriculture des États-Unis, à la Pacific Northwest Research Station, à Corvallis, aux États-Unis, ont montré que la formation d'ectomycorhiziens influençait fortement la survie et la croissance des plantules sur des sites limités en humidité et en température. Dans de telles conditions, les facteurs qui améliorent la rapidité de formation des mycorhizes produisent également des plantules vigoureuses. Dans les périodes d'humidité adéquate, l'humus supporte le plus haut niveau de symbiose mycorhizienne, mais pendant les périodes de sécheresse, le bois en décomposition devient le site le plus actif. Après les incendies de 1987 dans le sud de l'Oregon et le nord de la Californie, les bûches en décomposition contenaient 25 fois plus d'humidité que le sol et étaient le centre de l'activité mycorhizienne pour la végétation forestière pionnière (AMARANTHUS et PERRY, 1990 ; SINGH, 2001).

3.3. L'effet du pH et de la salinité

Les caractères spécifiques de la plante et les facteurs abiotiques affectent de manière significative la composition de la communauté des CMA. Des études récentes ont prouvé que la salinité des sols et le pH sont les variables abiotiques les plus influentes dans la formation de la structure de la communauté CMA. Les résultats de ces études indiquent que la tolérance au sel, le mode de vie et les caractères d'origine des espèces hôtes peuvent ne pas affecter de manière significative la diversité des CMA dans les racines, mais influencent la composition de la communauté dans cet écosystème salinisé. Cette étude a également souligné l'importance de la salinité et du pH du sol dans la distribution des CMA dans les systèmes végétaux et pédologiques. (GUO et GONG, 2014).

3.4. Effet du carbone

Le champignon mycorhizien (hétérotrophe) reçoit de la plante (autotrophe) des molécules carbonées issues de la photosynthèse. Les CMA dépendent entièrement de leurs partenaires pour le carbone et sont incapables de compléter leur cycle de vie en dehors de la symbiose.

Chapitre 1 :

L'établissement de la symbiose mycorhizienne à arbuscules présente un coût énergétique pour l'hôte : il a été estimé que près de 20 % du carbone fixé par la plante durant la photosynthèse est alloué au partenaire fongique sous forme de divers hexoses (glucose, mannose, galactose, fructose, xylose, saccharose) (DOIDY et al., 2012).

3.5. Effet du Phosphate et du Calcium

La teneur en phosphore assimilable à une forte influence sur la composition de la communauté de CMA. Ceci a été démontré dans plusieurs expériences sur le terrain, car des niveaux élevés de phosphate peuvent diminuer l'allocation de carbone végétal au CMA. De plus, il a été démontré que l'inoculation par les CMA comme biofertilisant protègent les plantes contre les effets toxiques des métaux lourds (ZARIE et al., 2010).

4. Fonction de la symbiose CMA (fonctionnalité de la symbiose pour les deux partenaires)

4.1. Interaction entre le CMA et la plante

Le transfert des nutriments du sol aux racines est une fonction majeure des CMA. La nécessité de cette association est due aux caractéristiques morphologiques et physiologiques du système racinaire, aux faibles niveaux du phosphore et à l'immobilité de cet élément minérale dans le sol. Les plantes qui dépendent des CMA ont des racines avec une fréquence de ramification clairsemée, un faible nombre de racines latérales et peu de poils absorbants. Physiologiquement, ces plantes ont un faible taux de croissance des racines et une faible plasticité qui inhibe une réponse rapide aux changements de nutriments. A l'inverse, l'effet de la colonisation sur l'architecture racinaire est variable en fonction des plantes hôtes qui favorisent le fonctionnement de la symbiose. La concentration de glucides solubles dans les racines peut jouer un rôle majeur dans le contrôle de la colonisation, mais la régulation de la colonisation n'est pas entièrement comprise. Les hyphes des CMA explorent un plus grand volume de sol que les racines et transfèrent les nutriments via le réseau d'hyphes aux arbuscules. Les CMA fonctionnent également pour fermer le cycle des nutriments en absorbant les nutriments lorsque les racines meurent, évitant ainsi le processus de minéralisation (WRIGHT., 2005). Néanmoins, les CMA sont impliqués dans l'absorption de l'azote et le transfert direct du carbone chez les plantes et l'absorption du zinc (Zn) et du soufre (S) (WRIGHT., 2005).

4.1.1. Phosphore

Le principal effet bénéfique des CMA sur la santé des plantes est le transfert du phosphore aux racines. Les hyphes accèdent au phosphore au-delà de la zone appauvrie près des racines des plantes et le transportent vers les arbuscules où il devient assimilable par la plante. Les isolats de CAM diffèrent par leur efficacité d'approvisionnement en phosphore. Par exemple, un isolat absorbe et accumule efficacement le phosphore dans les hyphes, mais ne fournit pas le phosphore à la plante hôte. Des niveaux élevés de nutriment phosphore affectent la symbiose. Le phosphore diminue la densité du développement arbusculaire, la quantité de mycélium et le nombre de points d'entrée des hyphes CMA dans les racines. Cependant, dans des conditions de terrain, il est possible que la charge et le déchargement de phosphore à travers les granules de polyphosphate contrôlent le phosphore afin que les CMA puissent être maintenus sur une gamme de concentrations de phosphore dans le sol.

Il existe d'autres exemples de la complexité des études sur le terrain des effets directs du phosphore sur les champignons et les plantes. Il existe des preuves que les plantes mycorhizées peuvent utiliser les sources de P organique plus efficacement que les plantes non mycorhiziennes. L'activité microbienne peut supprimer le transport du phosphore hyphal par la compétition pour le phosphore. Le phosphore peut être transféré entre les plantes par les hyphes fongiques. Un effet indirect sur le transfert de P peut être les collembolles qui broutent les hyphes. Cependant, les effets sur les plantes doublement inoculées avec des collembolles et des CMA au champ ou en serre ne sont pas linéaires. (WRIGHT, 2005).

4.1.2. Relations avec l'eau

Les études ont montré l'existence d'une relation étroite entre les CMA et l'alimentation hydrique de la plante, ce qui influence directement sur le bilan hydrique des plantes largement alimentées en eau ou en conditions de sécheresse (WRIGHT, 2005).

4.1.3. Protection contre les agents pathogènes

Les CMA peuvent protéger les plantes contre les agents pathogènes du sol. En effet, une « mycorhizosphère » similaire à la rhizosphère végétale est établie autour des hyphes où les substrats sont enrichis et l'activité microbienne est affectée. De ce fait, l'augmentation de l'activité microbienne induite par les CMA est souvent antagoniste aux agents pathogènes des racines. En outre, une nutrition améliorée et un bon état d'humidité peuvent être suffisants pour prévenir ou supprimer la gravité des maladies (WRIGHT, 2005).

5. Les CMA comme noyaux et assise des plantes terrestre (spécifié génotype plante/champignon)

5.1. La spécificité de la reproduction des CMA

La majorité des zygomycètes peuvent se reproduire à la fois de manière asexuée et sexuellement et un mycélium végétatif provient généralement d'une spore asexuée uninucléée. Les spores de CMA ont un mycélium asepté et multinucléé, qui provient d'une spore multinucléée apparemment asexuée. Les CMA ne sont pas des Zygomycètes typiques, cela signifie qu'ils ne peuvent pas être cultivés et donner des modèles biologiques précis qui pourraient servir pour comprendre leur biologie. Il n'est donc pas surprenant que leurs systèmes génétiques restent obscurs (MIYAUCHI et al., 2020).

5.1.1. Génome CMA

En comparant les anciens génomes des champignons mycorhiziens et les génomes modernes, nous constatons qu'ils ont perdu la plupart des gènes codant pour les enzymes dégradant la géocellulose présentes dans leurs saprophytes, ce qui explique la capacité réduite des champignons exogènes à acquérir le complexe C dans la matière organique du sol (SOM) et les parois cellulaires végétales, en conséquence, leur dépendance vis-à-vis des polysaccharides de la plante hôte augmente.

La taille du génome des CMA est variable, mais il s'avère que ce phylum contient des génomes assez grands. C'est le cas par exemple des *Glomeromycotina* qui possèdent les plus grands génomes parmi une série de 135 espèces de CMA comparés. Ce génome de l'espèce *Gigaspora rosea* est de 567 Mb (MIYAUCHI et al., 2020).

5.1.2. Les gènes de CMA induits dans la symbiose

Dans des expériences utilisant la technologie RNA-Seq, de nombreux gènes ont été trouvés dans différents types de CMA qui codent pour des protéines et des enzymes, où 38,1% des gènes sont exprimés lorsque les champignons pénètrent dans la plante, ce qui confirme leur importance dans la coexistence entre les deux partenaires de la symbiose. Tel le cas du gène KOG. D'autres protéines sont impliquées dans la régulation de la signalisation pendant la symbiose et d'autres qui régulent les processus métaboliques MiSSPs et CAZymes (MIYAUCHI et al., 2020).

5.2. La plante hôte :

5.2.1. Structure

Les plantes (Plantae) sont des organismes photosynthétiques et autotrophes, caractérisés par de nombreuses cellules végétales avec un noyau cellulaire entouré d'un cytoplasme, divers organites ou plastes, le tout étant protégé par une membrane plasmique. Elles peuvent mesurer entre 10 et 200 μm (Fig.6).

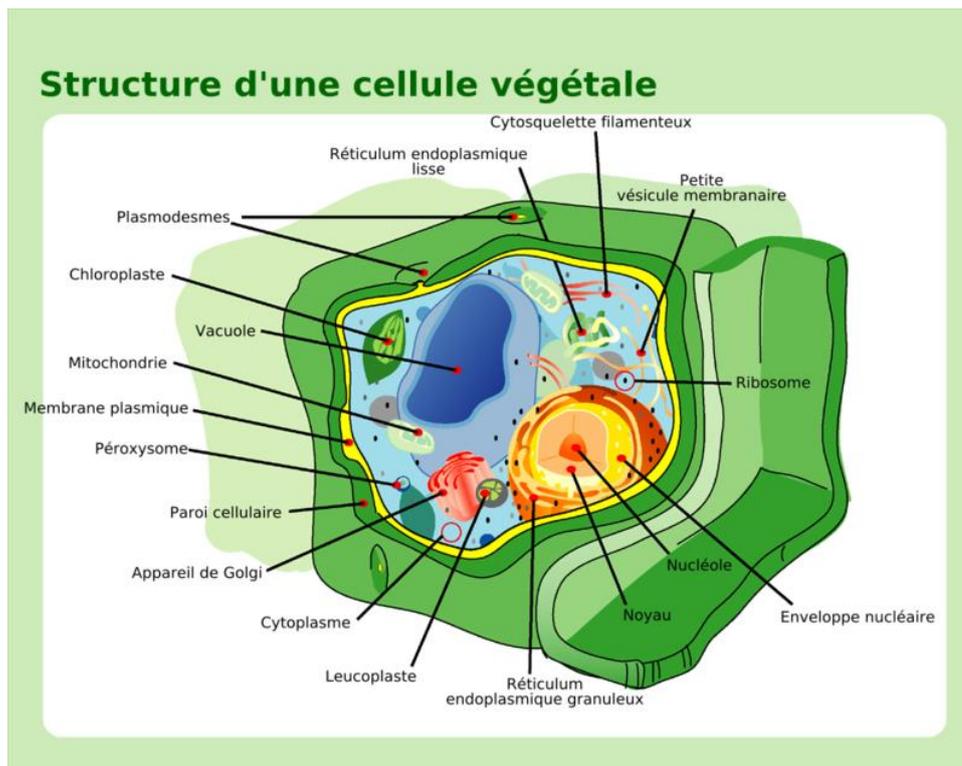


Fig (6) : Structure d'une cellule végétale.

5.2.2. Génome de la plante

Comparés aux génomes animaux, les génomes des plantes sont souvent plus grands mais très variables en taille : 130 Mb pour Arabidopsis, 200 Mb pour le marronnier, 400 Mb pour le riz, 2,4 Gb pour le maïs, 16 Gb pour le blé. (Le séquençage du génome, en ligne).

5.3. Les gènes induits dans la symbiose arbusculaire :

Des progrès significatifs dans l'analyse des systèmes végétaux modulant les interactions symbiotiques ont été réalisées grâce à l'application de techniques génétiques, ultracytologiques, biochimiques et ceux de la biologie moléculaire. Malgré des similitudes

Chapitre1 :

évidentes entre les processus d'infection des CMA et des rhizobiums chez les légumineuses, des différences importantes existent également. Un certain nombre de génotypes de légumineuses non nodulantes sont capables de former des mycorhizes.

La relation cellulaire complexe entre les racines et les CMA nécessite une reconnaissance continue et un échange de signaux entre les deux partenaires. Ces échanges affectent la régulation des gènes dont les produits participent aux changements métaboliques et structurels conduisant à la symbiose (GIANINAZZI, 1996).

- DMI1, DMI3 and IPD3

Trois gènes mycorhiziens DMI1, DMI3 and IPD3 étaient présents dans l'ancêtre commun des plantes terrestres, car ils sont présents dans presque toutes les principales lignées de plantes terrestres existantes, y compris les hépatiques, la première lignée divergente de plantes terrestres.

Les fonctions de ces trois gènes dans le contrôle de la symbiose CMA/plante ont été largement conservées dans toutes les plantes terrestres (à l'exception de la plupart des mousses) (GULDNER et al., 2004).

- MtENOD11 E

Les CMA libèrent un facteur de diffusion non identifié, connu sous le nom de facteur myc, qui active le gène inductible du facteur de nodulation MtEnod11 dans *Medicago truncatula*. Il s'agit du même gène impliqué dans l'établissement de la symbiose rhizobienne (KOSUTA et al., 2003).

Chapitre 2 : Emploie et modulation de la symbiose mycorhizienne arbusculaire

1. Inoculation arbusculaire

1.2. Principe de l'inoculation

L'ajout régulier d'engrais chimiques est la pratique la plus courante pour améliorer le rendement dans les agrosystèmes pour la production agricole intensive ce qui impact négativement l'environnement (TILMAN et al., 2002). Ceci est dû à la réduction de la fertilité des sols et le renouvellement de la matière organique importante pour les plantes. Par conséquent, il est nécessaire de rechercher des alternatives biologiques qui permettront d'augmenter la disponibilité des nutriments pour nourrir les plantes sous forme de fertilisation organique. Certaines de ces alternatives incluent l'utilisation de micro-organismes du sol (MIRANSARI, 2011). L'utilisation de biofertilisants est la meilleure pratique afin de réduire l'utilisation d'engrais chimiques tout en augmentant le rendement agricole (CELY et al., 2016).

En raison des avantages offertes par les CMA pour les cultures agricoles, et après que des entreprises australiennes et japonaises ayant développé dans les années vingt du siècle dernier des techniques d'inoculation préliminaires par des champignons arbusculaires. Ces entreprises ont commencé à développer des inoculations appropriées destinées à un usage agricole comme engrais biologiques et stimulations environnementale en même temps (GIANINAZZI, 2010). L'inoculation microbienne, ou inoculant du sol, est une modification agricole qui apporte dans le sol des micro-organismes rhizosphériques ou endophytes pour améliorer les plantes. Comme il a été expliqué dans le précédent chapitre, de nombreux microbes forment avec les cultures-cibles une relation symbiotique à bénéfice réciproque. Bien que les inoculants microbiens soient appliqués pour améliorer la nutrition des plantes, ils peuvent également favoriser la croissance des plantes en stimulant la production d'hormones végétales. Plusieurs études ont montré que l'inoculation avec des CMA présente des avantages potentiels non seulement pour la production agricole durable, mais aussi pour la conservation de l'environnement (SAITO et al., 2002)

1.2. Les facteurs d'inoculation

L'inoculation avec des CMA a une valeur potentielle pour l'amélioration de la production agricole. De nombreux essais ont été menés depuis les années 1970. Cependant, la difficulté de production d'inoculum due à la nature biotrophe obligatoire des champignons

Chapitre 2 :

mycorrhiziens arbusculaire a été le plus grand obstacle à la mise en pratique de l'inoculation (SAITO et al., 2002).

Le succès de l'inoculation par des CMA dans les sols agricoles peut être déterminé par de nombreux facteurs tels que la compatibilité des espèces, la disponibilité d'un habitat approprié pour les CMA utilisé et la compétition avec les champignons indigènes (VERBRUGGEN et al., 2013). En plus de la quantité de nutriments dans le sol en particulier du phosphore. La compatibilité est un point important pour l'inoculation précoce des plantes avec les CMA, car certains isolats peuvent présenter une spécificité hôte/champignon, tandis que d'autres sont des symbiotes « généralistes » et ces derniers favorisent la croissance des plantes et des cultures. Dans le cas d'une souche de CMA qui s'associe de manière standard sans spécificité aux plantes hôtes, le taux d'établissement de la symbiose est élevé dans cette catégorie cultures favorisant ainsi le développement et le rendement des plantes hôtes (CELY et al., 2016).

1.3. Types d'inoculation

La nécessité de bénéficier des CMA en tant que biofertilisants dans une perspective d'agriculture durable, devient urgente car la gestion appropriée de ces champignons symbiotiques pourrait potentiellement diminuer l'utilisation de produits agrochimiques. La principale stratégie adoptée pour atteindre cet objectif est l'inoculation de propagules de CMA qui sont la principale constituant de l'inoculum dans un sol cible. Les CMA sont des symbiotes obligatoires et ne peuvent pas être cultivés en cultures pures, loin de leurs plantes hôtes. Cette caractéristique contraignante rend la production à grande échelle d'inoculums de CMA très difficile et complexe. Trois parties de la rhizosphère peuvent être utilisé comme inoculums :

- D'abord, le sol de la zone racinaire d'une plante hébergeant des CMA peut être utilisé comme inoculum car il contient des fragments de racines colonisés, spores de CMA et un bon nombre d'hyphes. Cependant, à moins que des informations spécifiques sur l'abondance, la diversité et le degré d'infection des propagules soient disponibles, les inoculums indigène du sol peuvent être peu fiables et porter le risque de transfert de graines de mauvaises herbes et d'agents pathogènes.
- Deuxièmement, les spores extraites du sol peuvent à la place être utilisées comme source de production d'inoculum brut. L'inoculum brut peut être obtenu après qu'un isolat connu de CMA soit piégé par une plante piège hôte. Ce type

d'inoculum est le plus couramment utilisé pour l'inoculation des cultures à grande échelle car il contient généralement un ensemble plus concentré du même type de propagules que l'on trouve dans les inocula du sol.

- Enfin, les fragments de racines infectées seuls d'une plante hôte connue qui ont été séparés d'une culture de plante piège peuvent également servir de source d'inoculum (BERRUTI et al., 2016).

1.4. Les principaux obstacles à l'inoculation

Comme il a été cité au paravent, la production d'inoculum brut de CMA à grande échelle reste très difficile même si de nouvelles méthodes de production massive et la technologie d'enrobage des semences ont été développées ces dernières années (vander Heijden et al., 2015). Le principal obstacle est le fait que l'étape de propagation doit inclure une phase de culture avec la plante hôte qui est généralement exigeante en temps et en espace. En conséquence, la constitution des collections de référence de CMA nécessite également des méthodologies assez différentes et plus contraignantes que celles utilisées pour les autres collections microbiennes. De plus, l'absence d'une méthode rapide pour évaluer si/ et dans quelle mesure la plante hôte est colonisée ou non contribue également à rendre difficile l'utilisation agricole des CMA. La gestion de la grande quantité d'inoculum nécessaire pour une application à grande échelle est également un processus exigeant. Cependant, le processus d'inoculation est plus facile dans des systèmes de production végétale qui impliquent une étape de transplantation, car de plus petites quantités d'inoculum sont utilisées ce qui est facilement gérable.

La réalisation d'un traitement d'inoculation extensif en plein champ peut sembler techniquement peu pratique et économiquement exorbitante. Cependant, une fois que la biodiversité des CMA est restaurée et bien établie, et si une gestion favorable aux CMA, telle que les cultures de couverture d'automne (LEHMAN et al., 2012), la communauté mycorrhizienne arbusculaire est conservé et se retrouve à un niveau exploitable (SÅLE et al., 2015). Si aucune pratique culturale n'est pratiquée avant et après la culture, le réseau mycélien restera stable et inchangé et maintiendra son efficacité à l'établissement des symbioses à l'avenir. Sur la base de ce principe, Allen (1987) proposa le principe de création des «lots de fertilité», en se limitant à de petites portions d'un champ, ce qui conduirait progressivement à la constitution d'un réseau mycélien sain avec des coûts réduits. Cette technique serait particulièrement indiquée lorsque l'inoculation CMA vise à aider à la re-

végétalisation d'une terre dégradée, puisque des îlots de fertilité ont été inoculés permettant probablement aux espèces végétales indigènes de récupérer plus rapidement les terres appauvries en nutriments. Ainsi, la restauration des CMA ne représente qu'un coût initial qui, si la persistance des CMA est favorisée dans le sol, pourrait être rationnée naturellement sur les années. GULATI et CUMMINGS (2008) et BARR (2010) expliquent que l'inoculation des CMA, peut être économiquement rentable, par rapport à la fertilisation conventionnelle, offrant des économies substantielles pour les producteurs et pour les projets de récupération des terres dégradées. Afin de fournir des données supplémentaires pour évaluer l'attractivité de l'inoculation par les CMA, il est important que les utilisateurs finaux cultivent également une partie non inoculée de leur récolte, afin d'être en mesure d'évaluer la rentabilité et les effets bénéfiques sur l'aptitude des plantes dus au CMA (ANDREA BERRUTI et al., 2016).

1.5. Exemples d'expériences d'inoculation

1.5.1. L'inoculant à base du champignon mycorhiziens arbusculaires (*Rhizophagus clarus*) augmente le rendement du soja et du coton dans les conditions de terrain

Dans une expérience menée par CELY et al. (2016), l'objectif était de tester l'infection d'inoculation de CMA et l'efficacité comme apport nutritif alternatif dans le soja (*Glycine max* L.) et le coton (*Gossypium hirsutum* L.) en comparaison avec les engrais chimiques conventionnels. Des expériences ont été menées sur des blocs complètement randomisés avec la conception de cinq traitements : compost, CMA, CMA avec engrais, CMA avec 1/2 engrais. Dans cette expérience, les chercheurs ont surveillé la colonisation des racines par CMA et l'effet de l'inoculation sur la croissance des plantes, l'absorption des nutriments et le rendement (CELY et al., 2016).

Les résultats de l'expérience ont montré que l'inoculation avec le CMA augmentait d'environ 20 % la colonisation des racines dans le soja et le coton (Fig.7 et 8). Les analyses des nutriments dans les tissus végétaux ont montré une augmentation de la teneur en phosphore et en azote dans les plantes inoculées. De plus, cette expérience a montré que l'inoculation augmente l'efficacité de la plante et sa production de la culture dans tous les cas. Pour le soja, les champignons ont augmenté l'efficacité de l'engrais, tandis que dans le coton, on pouvait se passer complètement d'engrais chimiques (CELY1ET al., 2016).

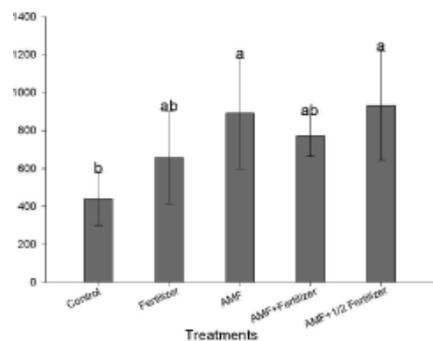


Fig (7) : Diagramme représentant les résultats de l'effet de l'inoculation et de l'engrais sur le soja

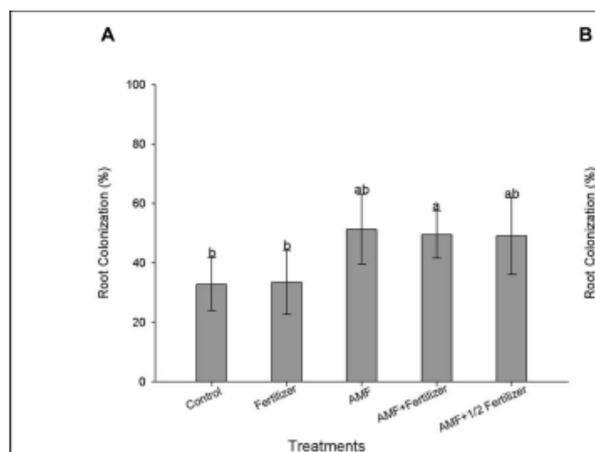


Fig (8) : Diagramme des résultats de l'effet de l'inoculation et de l'engrais sur le coton

1.5.2. Inoculation mycorhizienne arbusculaire dans l'halophyte *Asteriscus maritimus*

Dans les expériences menées par le chercheur ESTRADA et al. (2013) sur une plante saline *Asteriscus maritimus* dans les régions méditerranéennes dans un milieu salin, dans lequel il a été inoculé avec quatre types de champignons, certains d'entre eux locaux, et ils ont surveillé les changements qui se sont produits (ESTRADA et al., 2013).

■ Inoculation

L'inoculum mycorhizien dans cette expérience est composé de sol, de spores, de pousses et de fragments de racines infectées. Des quantités appropriées de chaque inoculum ont été ajoutées aux pots correspondants au moment de la plantation juste en dessous de la plante *A. maritimus*. L'inoculum mycorhizien arbusculaire a été dilué avec du sable stérile afin d'égaliser la quantité d'inoculation de CMA (ESTRADA et al., 2013).

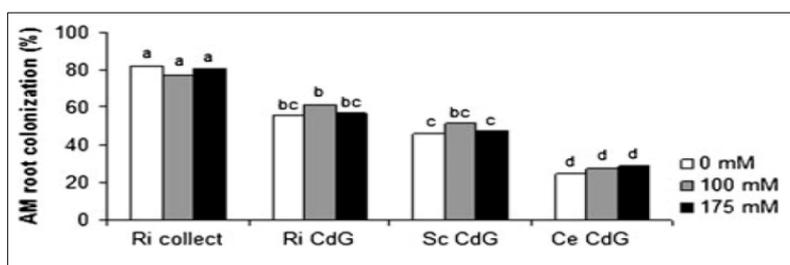


Fig (9): Diagramme représentant l'inoculation d'une plante avec quatre types de champignons dans trois milieux : blanc sans sel(0 mM NaCl) , gris avec 100 (mM NaCl) et noir à forte concentration en sel(175 mM NaCl).

Chapitre 2 :

■ Conditions

L'expérience a été menée dans des conditions contrôlées, sous serre avec des températures de 19-25°C, 16/8 période lumière/obscurité et 50-60 % d'humidité relative. De l'eau a été fournie quotidiennement pendant toute la période de croissance de la plante pour éviter tout effet de sécheresse. Les plantes ont été établies pendant 6 semaines avant la salinisation pour permettre une croissance adéquate des plantes et un établissement symbiotique.

Trois concentrations (0, 100, 175 mM de NaCl) de salinité dans le substrat du sol ont été atteintes en ajoutant les dilutions appropriées de 2 M de la solution mère.

■ Résultats

Toutes les plantes non inoculées n'ont pas achevé leur croissance. L'inoculation des plantes avec des souches de CMA indigènes ont réussi à surmonter toutes les concentrations de salinité testées. Tandis que lors de l'inoculation avec d'autres types de champignons, seuls 30% d'entre eux ont subsisté. Les résultats de cette expérience ont montré que l'inoculation est un processus complexe qui sera plus fiable en utilisant des souches de champignons autochtones (Fig.9). Cela signifie que l'inoculation doit être bien établie en respectant les souches de CMA et leur compatibilité avec la plante hôte visé (ESTRADA et al., 2013).

2. Application des souches de CMA et leur adaptation en fonction de l'environnement

Lorsqu'une plante est exposée à des conditions significativement différentes de celles optimales pour sa croissance et son développement, elle est soumise à un stress (SADE et al., 2013). Les plantes sont constamment exposées à différents types de stress tels que le manque d'eau ou l'excès d'eau, les températures et le pH extrêmes, la faible disponibilité des nutriments et la salinité du sol, tous susceptibles de réduire la croissance des plantes (SANTANDER et al., 2017).

Il est généralement connu que les effets symbiotiques de CMA sur la croissance des plantes hôtes individuelles sont influencés par des caractéristiques physiologiques telles que la germination des spores et la croissance des hyphes de CMA, on peut donc dire que la croissance des plantes hôtes est influencé par les différences des caractéristiques physiologiques de CMA.

Comme il a été expliqué auparavant, les CMA s'adaptent avec succès à la plupart des environnements sur terre et forment des relations symbiotiques avec diverses plantes hôtes.

Chapitre 2 :

Elles sont susceptibles de posséder des stratégies pour surmonter leur faible niveau de biodiversité des espèces. En effet, des études récentes ont montré que les CMA possèdent un niveau élevé de variabilité génétique intra spécifique, et que la variation génétique des CMA peut affecter les réponses de croissance des plantes hôtes.

De plus, il a été découvert que les CMA provenant de régions géologiquement distinctes possèdent des différences génétiques qui affectent leurs capacités à développer des hyphes extra radicaux et à absorber le phosphore et l'azote. Cependant, les recherches qui évaluent, au sein d'une seule rhizosphère, comme les caractéristiques génétiques au sein d'une population individuelle de CMA influencent la croissance des plantes hôtes sont également importantes. Une telle recherche aide à comprendre la biodiversité des CMA, qui à son tour influence les plantes hôtes dans l'écosystème, et permet d'identifier les stratégies des CMA pour l'évolution et la survie (LEE et al., 2015).

2.1. Stress abiotique et CMA

Le CMA réagit différemment aux stress abiotiques tels que la sécheresse, les inondations, les températures extrêmes, la salinité et les métaux lourds. Des études menées par (MILLAR et al., 2016), ont montré que les communautés de CMA modifient leur composition en réponse au stress abiotique. Ces stress réduisent la diversité des CMA et la composition alternative de la communauté des CMA, résultant en une communauté des CMA avec une proportion plus élevée d'espèces phénotypiquement similaires, car elles sont plus tolérantes à ce stress abiotique spécifique. Les changements dans la diversité des CMA affecteront la communauté végétale et conduisent à des changements correspondants dans la diversité et la productivité des espèces végétales. Les réactions deviendront plus fortes avec le changement climatique. Les CMA s'adaptent au stress abiotique indépendamment de la plante hôte. Cependant, malgré les effets négatifs du stress, plusieurs études ont montré que la symbiose mycorhizienne arbusculaire améliore la croissance des plantes, l'eau et la physiologie dans diverses conditions de stress environnemental telles que la salinité, la sécheresse et la présence de métaux lourds. En fonction du stress, les avantages de la symbiose pour les plantes hôtes peuvent varier et les espèces de la rhizosphère diffèrent dans leur réponse au changement climatique (DIAGNE et al., 2020).

2.1.1. Pollution et métaux lourds

Plusieurs études ont montré que plus de 80% des plantes étudiées poussant sur les sites miniers sont colonisées par les CMA, et il existe un grand nombre d'espèces de CMA avec

Chapitre 2 :

une grande diversité sur divers sites miniers affectés. Les CMA ont montré des effets positifs significatifs, tels qu'une survie accrue des plantes, une croissance et une nutrition améliorées, une structure et une qualité du sol amélioré et un rétablissement accru des plantes.

Plusieurs études ont révélé que les mycorhizes peuvent être utilisés comme agent de réduction du stress dans les sols contaminés par des métaux lourds pour aider les plantes à survivre dans des conditions aussi stressantes.

L'atténuation de la toxicité des métaux lourds par les CMA dépend du partenaire fongique, des conditions de croissance des plantes, du type et de la concentration des métaux lourds (DIAGNE et al., 2020).

Dans les recherches menées par ORYOWSKA et al. (2005) sur de nombreuses souches de CMA, il a été constaté que l'une des souches testées (*Claroideum sp*) est toujours plus efficace que les autres. Ce ci suggère que la sélection de souches fongiques et d'espèces végétales adaptées joue un rôle important dans le contrôle de la toxicité du substrat et l'établissement du couvert végétal dans les zones très polluées. Les souches fongiques provenant de zones qui ont été exposées à une contamination à long terme aux métaux lourds sont souvent la méthode la plus efficace pour les pratiques de phytoremédiation, bien que les propriétés physico-chimiques des déchets soient tout aussi importantes et devraient être améliorées en parallèle (Tableau 2) (ORYOWSKA et al., 2005).

Chapitre 2 :

Tableau 2 : Diversité des souches et leur rôle dans différentes plantes dans le milieu minéral pollué (DIAGNE et al., 2020).

Plantes hôtes	Souches	Réponses liées à l'inoculation CMA
<i>Trigonella foenum-graceum</i> L.	<i>F. mosseae</i>	Meilleures performances de plante
<i>Zea mays</i> L.	<i>Glomus isolée</i>	Amélioration du poids sec et de la teneur en éléments essentiels (K, P et Mg) et distincts différences dans la distribution cellulaire des métaux lourds et éléments essentiels
<i>Lonicera japonica</i> Thunb.	<i>G. versiforme</i> R <i>intraradices</i>	Diminution des concentrations de Cd dans les pousses et racines, Concentrations réduites de Cd dans les pousses mais augmentation des concentrations de Cd dans les racines
<i>Solanum lycopersicum</i> L	<i>F. mosseae</i> (syn. <i>Glomus mosseae</i>), <i>R. intraradices</i> (syn. <i>Glomus intraradices</i>) <i>C. etunicatum</i> (syn. <i>Glomus etunicatum</i>)	Il a réduit la production de malonaldéhyde et de peroxyde d'hydrogène en atténuant le stress oxydatif. L'CMA renforce le système de défense de la plante et offre une protection efficace contre le stress Cd
<i>Populus alba</i> <i>Villafranca</i> <i>Populus nigra</i> Jean Pourtet	<i>F. mosseae</i> ou <i>R. irregularis</i>	Atténuation de la phytotoxicité du Cu et du Zn
<i>Trifolium pratense</i> L.	<i>Glomus mosseae</i>	Diminution de l'absorption de Zn et des concentrations dans les racines et les pousses

2.1.2. CMA et Tolérance à la Sécheresse des Plantes

La sécheresse est l'un des principaux stress qui peuvent réduire considérablement la productivité des plantes.

La réduction considérable de la quantité d'eau dans le sol conduit à une diminution subséquente du flux de dioxyde de carbone, entraînant une diminution de l'activité de photosynthèse et de la division du carbone et une détérioration de la productivité des plantes et du rendement agricole. Les plantes à racines fongiques font face à la sécheresse en atténuant et en tolérant ce stress biotique. Cette stratégie d'atténuation est médiée par les avantages indirects des CMA et une meilleure absorption d'eau, tandis que la tolérance à la sécheresse comprend une combinaison d'avantages directs des CMA qui améliorent la capacité innée de la plante à faire face au stress.

En atténuant les effets négatifs de ce stress, l'amélioration de l'aptitude des plantes à se nourrir est probablement due à l'augmentation de la surface d'absorption d'eau fournie par les filaments de CMA, qui procure un accès accru aux petites pores du sol, et joue également un rôle dans la régulation des hormones des plantes affectées par le stress hydrique (Tableau 3). Des souches adaptées sont sélectionnées au vu de leur milieu d'origine et de leur adaptation à celui-ci, pour de bons résultats. Il est connu que les microorganismes se développent en fonction de l'environnement dans lequel ils vivent et acquièrent des caractéristiques moléculaires qui les aident à résister aux différents types de stress abiotiques tels que la sécheresse (DIAGNE et al., 2020).

Chapitre 2 :

Tableau 3: Les différents effets du CMA sur la tolérance à la sécheresse des plantes (DIAGNE et al., 2020).

Plantes hôtes	Souches	Réponses liées à l'inoculation CMA
<i>Zea mays L.</i> <i>Solanum lycopersicum L.</i>	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Débit d'eau apoplastique amélioré
<i>S. lycopersicum L.</i>	<i>F. mosseae</i> <i>R. irregularis</i>	Augmentation de la hauteur des plantes et de la biomasse, indice d'efficacité intrinsèque de l'utilisation de l'eau (iWUE), densité stomatique, capacité d'absorption du CO ₂ et de la proline concentrations réduites en peroxyde d'hydrogène et teneurs en ABA des feuilles et des racines réduites
<i>Lycopersicon. esculentum L.</i>	<i>Glomus clarum</i>	Surface foliaire, masse sèche, conductance stomatique, activité photosynthétique et conductivité hydraulique des racines améliorées
<i>L. esculatum L.</i>	<i>R. irregularis</i>	Augmentation de la hauteur de la plante, du nombre de branches primaires, de fleurs et de fruits, teneur en N et P sec des pousses et des racines, rendements en fruits, rapport foliaire teneur en eau (RWC), efficacité d'utilisation de l'eau (qualité WUE des fruits (moins d'acidité et de quantités d'acide ascorbique et de solides solubles totaux)

Chapitre 2 :

<i>S. lycopersicum</i> <i>Lactuca sativa L</i>	<i>R. irregularis</i>	Amélioration du poids sec des pousses, de la conductance stomatique, de l'efficacité du photosystème II, des teneurs en ABA et en strigolactone
<i>Triticum aestivum L.</i>	<i>R. fasciculatus</i> <i>F. mosseae</i>	Conductance stomatique améliorée et ajustement osmotique des feuilles
<i>Lavandula spica L.</i>	<i>R. irregularis</i> <i>F. mossea</i>	Augmentation de la biomasse, des teneurs en N, K et en eau, et réduction des composés antioxydants (ascorbate de glutathion et H ₂ O ₂).
<i>Allium cepa L.</i>	<i>Glomus etunicatus</i>	Poids frais et sec améliorés et nutrition en phosphore.
<i>Trifolium repens L</i>	<i>R. irregularis</i>	Poids sec amélioré, teneur en nutriments (P, K, Ca Zn et B), teneur relative en eau, concentrations de proline et glutathion réductase activité.
<i>Pistacia vera L</i>	<i>G. etunicatum</i>	Augmentation du poids des pousses et des racines, de la surface foliaire, des teneurs totales en chlorophylle et en flavonoïdes, des concentrations en nutriments (P, N, K, Ca, Fe, Zn et Cu), des teneurs en sucre soluble, en proline et en protéines solubles, activités CAT et POD.
<i>L. esculatum L.</i> <i>Capsicum annuum L</i>	<i>Rhizophagus</i> <i>irregularis</i> <i>Rhizophagus</i> <i>fasciculatus</i>	Amélioration de la biomasse, de la longueur des racines, de la longueur des pousses et du contenu en chlorophylle, et réduction de la concentration de proline.

2.1.3. CMA et tolérance des plantes aux températures extrêmes

La température est l'un des facteurs environnementaux les plus importants qui affectent négativement la croissance et la productivité des plantes.

À des températures élevées, les CMA aident les plantes à développer leur propre système racinaire pour absorber l'eau afin d'assurer une capacité photosynthétique élevée et d'éviter d'endommager l'appareil photosynthétique (Fig.10).

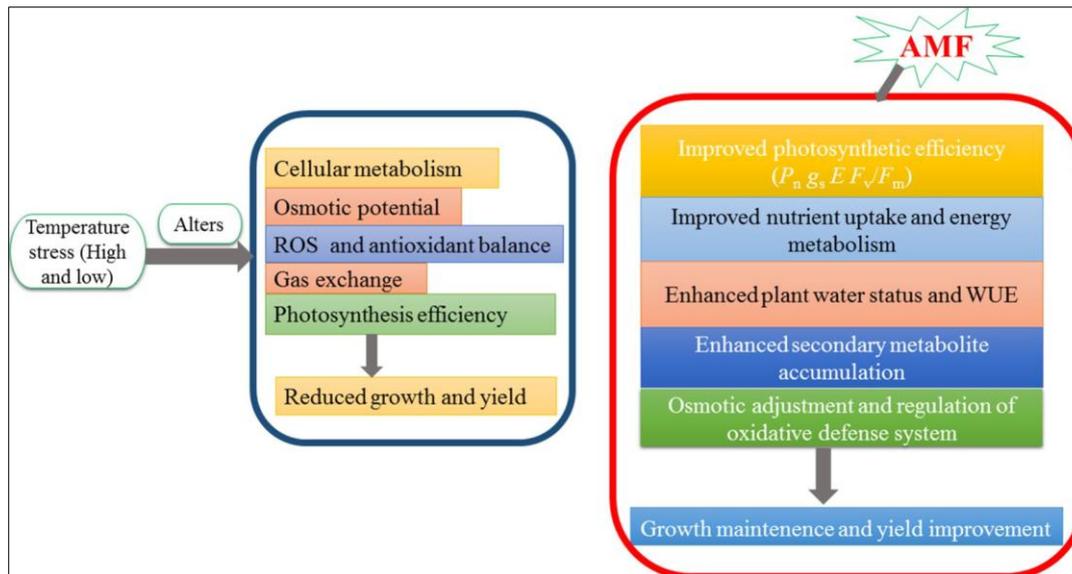


Fig (10): L'inoculation avec les CMA atténue le stress thermique chez les plantes (BEGUM et al., 2019).

Chapitre 2 :

Concernant le stress dû au froid, les expériences ont montré que *G. versiforme* était souvent plus efficace que le *R. irregularis* pour atténuer les effets négatifs du stress à basse température chez les cultivars d'hiver et de printemps, tandis que *R. irregularis* était plus efficace pour augmenter le taux de survie. Les chercheurs expliquent que ceci est dû au fait que la réponse au stress dû au froid dépend des souches de CMA et que chacune d'elle procure un bénéfice spécifique, donc la mixture d'un inoculum de CMA composé de plusieurs souches est plus efficace qu'une inoculation avec des souches individuelle (DIAGNE et al, 2020). Le Tableau4 indique quelques expériences avec les résultats obtenus avec des souches de CMA différentes.

Chapitre 2 :

Tableau 4: Effets du CMA sur la tolérance aux températures extrêmes (DIAGNE et al., 2020).

plantes hôtes	souches	Réponses liées à l'inoculation CMA
<i>Cucumis sativus</i> <i>L</i>	<i>R. irregularis</i>	Augmente l'efficacité photosynthétique des semis de concombre stressés par le froid en protégeant leur photosynthèse appareils contre les dommages induits par la lumière et en augmentant leur puits de carbone.
<i>Zea mays L.</i>	<i>Funneliformis (Glomus) species.</i>	Hétérogénéité du photosystème régulé (PS) II
<i>Hordeum vulgare</i> <i>L</i>	<i>G. versiforme</i> <i>R. irregularis</i>	Augmentation du taux de survie, atténuation du stress à basse température
<i>Cyclamen persicum Mill</i>	<i>R. fasciculatum</i>	Production de biomasse améliorée et réponse au stress thermique Augmenter l'activité des enzymes antioxydantes telles que le superoxyde dismutase et ascorbate peroxydase
<i>Elymus nutans</i> <i>Griseb</i>	<i>F. mosseae</i>	Moins de dommages oxydatifs Favorise la croissance des plantes et améliore le niveau de chlorophylle et de composés antioxydants tels que glutathion et sucres solubles

Il existe de nombreux autres stress tels que l'acidité et la salinité, et les souches sont sélectionnées en raison de leur efficacité, de sorte que leur milieu d'origine est comparé au nouveau milieu, et les souches sont également étudiées génétiquement (Fig.11).

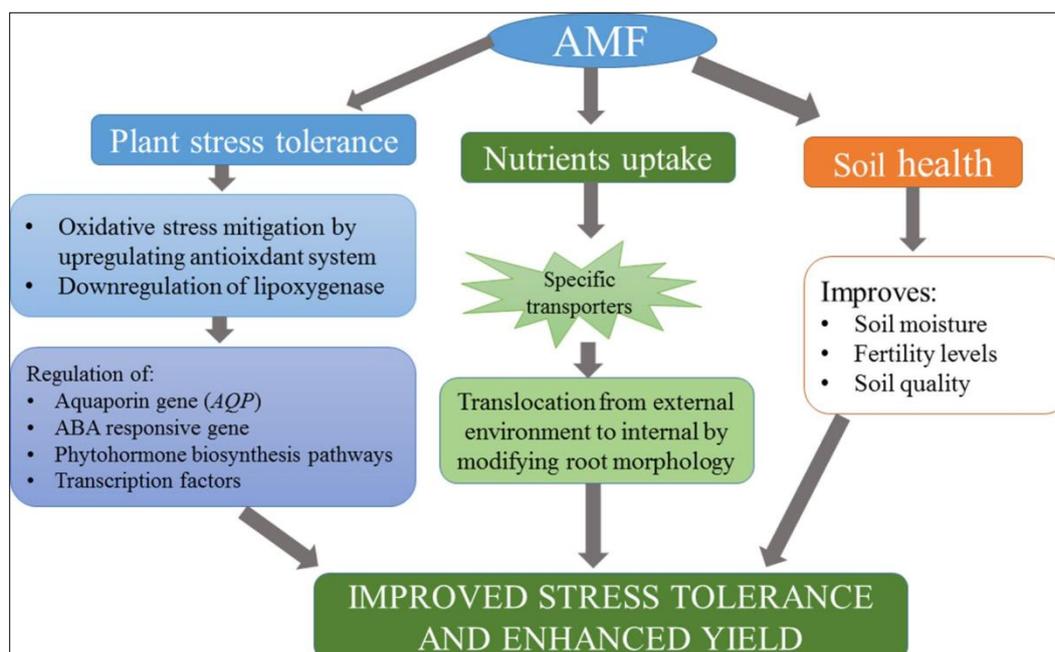


Fig (11): Représentation schématique des fonctions de CMA pour réguler divers processus dans l'écosystème et favoriser la croissance des plantes dans des conditions de stress abiotique (BEGUM et al., 2019).

2.2. Stress biotiques et CMA

De nombreuses études ont prouvé que la symbiose arbusculaire réduit les dommages causés par divers phytopathogènes. Par exemple, des études menées par SPAGNOLETTI (2020) démontrent que la gravité de la pourriture charbonneuse des racines du soja peut être réduite par l'inoculation avec des souches adéquates de CMA. Ces auteurs ont montré que les CMA augmentent la production d'enzymes anti oxydantes dans les plantes, qui peuvent agir comme une défense contre les agents pathogènes et autres stress. En plus de l'activation des mécanismes de défense des plantes, plusieurs autres raisons de la réduction des dommages causés aux agents pathogènes par le CMA ont été signalées, telles que l'amélioration de l'état nutritionnel de la plante hôte, le changement de la croissance et de la morphologie des racines, la compétition pour les sites de colonisation et la photosynthèse de l'hôte, et modifications de la mycorrhizosphère.

La contribution des CMA dans la protection des plantes contre les champignons pathogènes et les nématodes est bien documentée. Cependant, il convient de mentionner que l'efficacité des interactions varie en fonction de la plante hôte et du système de culture. La colonisation des racines de tomate par *F. mosseae* a induit une résistance systémique contre le nématode sédentaire *Meloidogyne incognita* (KOFOID et WHITE, 1919) et le nématode migrateur

Chapitre 2 :

Pratylenchus penetrans (COBB, 1917). La présence des CMA a réduit l'infection par les nématodes de 45 % et 87 % pour *M. incognita* et *P. penetrans*, respectivement, dans les plantes colonisées par rapport aux témoins. D'autres études menées sur les exsudats racinaires ont montré que la réduction de l'infection par les nématodes chez les plantes mycorhizées est probablement liée à une altération de leurs exsudats racinaires par les CMA. En effet, l'application d'exsudats racinaires mycorhiziens a encore réduit la pénétration des nématodes dans les plantes mycorhiziennes et les nématodes temporairement paralysés, par rapport à l'application d'eau ou d'exsudats racinaires non mycorhiziens. La colonisation des racines par *F. mosseae* a également causé une réduction des galles, de la reproduction des nématodes et des paramètres morphométriques des femelles dans les plants de tomates infectés par *Meloidogyne javanica* (TREUB, 1885). En ce qui concerne les champignons pathogènes, l'inoculation mycorhizienne avec a considérablement atténué la maladie de la tomate causées par *Alternaria solani* (Ellis et Martin) et *Fusarium oxysporum* Schltdl. 1824, respectivement].(Tableau 5) Cet effet bénéfique était plus prononcé lorsque les plantes étaient inoculées avec des CMA et pulvérisées avec des inducteurs hormonaux (acide jasmonique et acide salicylique), suggérant un effet synergique et coopératif entre elles conduisant à une induction et une régulation améliorées de la résistance aux maladies. Ces effets bénéfiques des CMA ont également été rapportés sur des pommes de terre et des pois chiches infectés par des agents pathogènes (DIAGNE et al., 2020).

Chapitre 2 :

Tableau 5: Les effets du CMA sur le stress biotique (DIAGNE et al., 2020).

Plantes hôtes	Maladie pathogènes ou souches	Réponses liées à l'inoculation CMA
<i>Solanum lycopersicum L.</i>	<i>M. incognita</i> <i>F. mosseae</i>	Résistance systémique induite contre le nématode sédentaire <i>Meloidogyne incognita</i> et le nématode migrateur <i>Pratylenchus penetrans</i>
<i>L. esculentum</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>Glomus sp.</i>	Production de composés antimicrobiens à partir de la racine mycorhizienne qui ont arrêté la croissance mycélienne du pathogène fongique Réduction de l'incidence de la maladie Augmentation de la croissance de la plante, du poids sec, de la teneur en N, P, K, de la teneur en chlorophylle et du rendement de la plante
<i>Glycine max (L.) Merr</i>	<i>Macrophomina phaseolina</i> (Tassi) Goid 1947 <i>R. irregularis</i>	Améliorer la hauteur de la plante et le nombre de feuilles fonctionnelles
<i>Solanum lycopersicum L</i>	<i>M. javanica</i> <i>F. mosseae</i>	A également causé une réduction des galles, de la reproduction des nématodes et des paramètres morphométriques des femelles dans les plants de tomates inoculés avec
	<i>Alternaria solani</i> Sorauer 1896 <i>Fusarium oxysporum</i> <i>F. mosseae</i>	Atténuation des maladies de la tomate
<i>Saccharum</i>	<i>Striga hermonthica</i> <i>G. etunicatum,</i>	Croissance végétale stimulée, biomasse végétale et paramètres

Chapitre 2 :

<i>officinatum L</i>	Del Benth 1836	<i>Scutellospora fulgida</i>	physiologiques des plantes en présence de Striga
<i>Solanum lycopersicum L.</i>	<i>Cladosporium fulvum</i> Cooke 1883	<i>F. mosseae</i>	Une résistance plus élevée contre l'infection pathogène ultérieure augmentations plus élevées du poids frais et sec de la teneur totale en chlorophylle et du taux net de photosynthèse
<i>Astragalus adsurgens var. Shanxi Yulin</i>	<i>Erysiphe pisi</i> DC 1805	<i>C. etunicatum</i> , <i>G. versiforme</i> , <i>F. mosseae</i>	Augmentation de la croissance des pousses et des racines de l'astragale sur pied même si leur présence dans les racines a augmenté la sensibilité à l'oïdium.
<i>Capsicum annum</i>	<i>Pythium aphanidermatum</i> (Edson) Fitzp 1923	<i>Glomus sp</i>	La croissance mycélienne du champignon pathogène a réduit l'incidence de la maladie et augmenté la croissance et le rendement des plantes cultivées
<i>Cicer arietinum L</i>	<i>Fusarium wilt</i>	<i>Glomus hoi</i> S.M. Berch & Trappe 1985, R. <i>fasciculatum</i>	Augmentation des teneurs totales en P et N dans les plantes traitées
<i>Cucumis melo L</i>	<i>Fusarium wilt</i>	<i>F. mosseae</i>	Plus grande capacité de réduction de l'incidence de la maladie
<i>Arachis hypogaea L</i>	<i>Sclerotium rolfsii</i> Sacc 1911	<i>R. fasciculatum</i> , <i>Gigaspora margarita</i> , <i>Cucumis melo</i>	Élimine les effets dommageables de <i>S. rolfsii</i>
<i>Solanum melongena L. Cucumis sativus</i>	<i>Verticillium dahliae</i>	<i>G. versiforme</i>	Atténuation des symptômes de flétrissement causés par <i>V. dahliae</i>

Chapitre 2 :

<i>L.</i>	Kleb 1913 <i>Pseudomonas lacrymans</i> 1970		
<i>S. tuberosum</i>	<i>Potato virus Y</i> (PVY)	<i>R. irregularis</i>	Des symptômes plus légers et une stimulation significative de la croissance des pousses ont été observés chez les plantes infectées par le PVY inoculées
<i>Nicotiana tabacum L</i>	<i>Tobacco mosaic virus</i> (TMV) <i>Cucumber green mottle mosaic virus</i> (CGMMV)	<i>R. irregularis</i>	A montré des symptômes de maladie et un titre de virus réduits par rapport aux plantes non mycorhiziennes
<i>Zea mays L</i>	<i>Striga hermonthica</i> Del Benth 1836	<i>G. etunicatum</i> , <i>Scutellospora fulgida</i>	Réduction de l'incidence des plantes Striga, de la biomasse végétale et de la teneur en phosphate
<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	<i>S. hermonthica</i>	<i>F. mosseae</i>	Amélioration des performances du sorgho

3. Les modulations des inoculums (technique de production et contrôlé continue des souches : approches moléculaires de contrôle).

3.1. Production des inoculums

3.1.1. Le sol comme inoculation

La présence de microorganismes bénéfiques dans le sol peut être stimulée en modifiant les pratiques agricoles telles que la rotation des cultures ou l'intensité du travail du sol qui favorisent des groupes particuliers de microorganismes. En outre, le biote bénéfique du sol peut également être délibérément introduit dans les agroécosystèmes par inoculation ou enrobage des semences afin d'ajouter une fonction souhaitée ou d'améliorer une fonction déjà existante, au sein de la communauté microbienne du sol, les champignons mycorhiziens arbusculaires (CMA) sont bien connus pour leur capacité pour améliorer l'absorption des éléments nutritifs des plantes, améliorer la croissance des plantes et influencer le fonctionnement de l'écosystème . Jusqu'à 50 % de la biomasse microbienne du sol est constituée d'CMA (Fig.12) (KÖHL et al,2016).

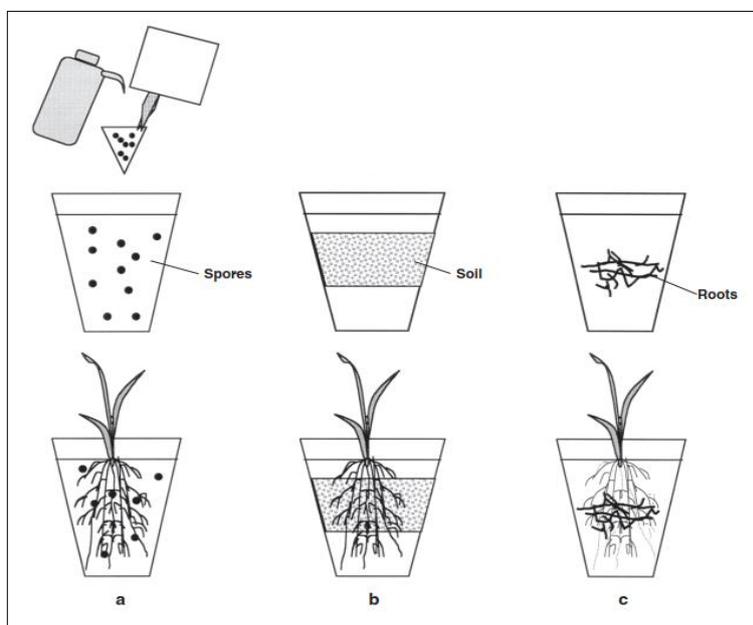


Fig (12): Production d'inoculum de CMA à partir de spores (a) et de cultures pièges à partir du sol (b) et des racines (c) (HABTE et OSORIO et al., 2001).

3.1.2. Inoculum brut

L'inoculum brut est obtenu après qu'un isolat connu de CMA et un hôte approprié aient été cultivés ensemble dans un milieu optimisé pour la formation de spores de CMA. Un tel inoculum est le type le plus courant disponible pour l'inoculation des cultures à grande échelle. Il se compose de spores, de fragments de racines infectées, de morceaux d'hyphes et du milieu dans lequel l'inoculum a été produit.

Les spores peuvent être extraites d'un tel inoculum par tamisage humide et décantation, et utilisées, seules, avant ou après désinfection de leurs surfaces. Mais en raison du temps nécessaire et de la fastidieuse extraction des spores, l'utilisation des spores seules est généralement limitée aux expérimentations et à l'initiation de cultures en pot de CMA.

Production d'inoculum brut

Le degré auquel on réussit à produire un inoculum de haute qualité dépendra d'un certain nombre de facteurs, dont les plus importants sont :

- état de la culture initiale ;
- type de plante nourricière ;
- support utilisé ;
- environnement de croissance.

L'objectif est de rapprocher la plante et le CMA dans un environnement physico-chimique le plus propice à l'activité des champignons et à la formation d'hyphes et de spores abondants.

▪ L'environnement physique

Les milieux solides les plus couramment utilisés pour la production d'inoculum brut sont le sol et le sable (sable de silice), ou un mélange de ceux-ci. Les mélanges ont le net avantage de sécher plus rapidement que le sol seul une fois le cycle de production d'inoculum terminé. Ceci est important pour minimiser la croissance d'autres micro-organismes dans l'inoculum pendant le processus de séchage.

L'hôte doit avoir suffisamment de photosynthates pour soutenir la formation et le développement de CMA sur ses racines sans effets néfastes sur lui-même. Par conséquent, les variables environnementales telles que l'intensité lumineuse, la température du sol et de l'air et l'état hydrique du sol devraient être favorables au fonctionnement normal de la plante.

Chapitre 2 :

Le développement des CMA est favorisé lorsque la teneur en humidité du milieu est légèrement inférieure à l'optimum pour la croissance des plantes. Une teneur en humidité d'environ 0,1 à 0,2 bar semble suffisante pour la production d'inoculum. La température est un autre facteur environnemental important qui régule l'activité des CMA. La température du sol est généralement considérée comme plus importante que la température de l'air.

- Types de conteneurs

Divers récipients peuvent être utilisés pour contenir des matrices solides pendant la production d'inoculum, notamment des sacs en plastique et des pots en béton, en argile et en plastique. Ils devraient avoir des trous dans le fond pour assurer un drainage adéquat.

Pour minimiser la quantité de lumière atteignant le milieu, les récipients ne doivent pas être translucides. Si un matériau transparent doit être utilisé, il doit être peint ou enfermé dans un matériau opaque.

- Culture de départ

L'inoculum à partir duquel un inoculum brut est démarré peut être un isolat pur obtenu auprès d'un autre chercheur, d'une organisation de collecte et de conservation de cultures telle que l'INVAM ou d'une entreprise commerciale fiable de production de cultures.

La quantité d'inoculum de démarrage à utiliser dépendra de sa qualité. La culture doit être hautement infectieuse, contenir au moins quatre propagules infectieuses par gramme et être exempte de micro-organismes pathogènes. L'objectif est d'ensemencer le milieu de production d'inoculum à raison de 500 propagules de CMA infectieux par kilogramme de milieu.

- Espèces de plantes nourricières

La plante nourricière cultivée pour héberger les CMA dans le milieu de production d'inoculum doit être soigneusement sélectionnée. Il doit obéir à certain nombre de critères :

- croître rapidement,
- être adapté aux conditions de croissance dominantes,
- être facilement colonisé par les CMA,
- et produire une grande quantité de racines dans un délai relativement court (45–60 jours).

Chapitre 2 :

- Il doit être résistant à tous les parasites et maladies courants dans l'environnement de production d'inoculum.

Des critères supplémentaires de sélection d'espèces de plantes nourricières sont pris en compte dans le cadre de la production d'inoculum racinaire.

3.1.3. Production d'inoculum racinaire

L'inoculum racinaire présente certains avantages par rapport aux spores et aux inoculums bruts. Ils sont généralement supérieurs aux spores dans la vitesse à laquelle ils colonisent les racines des plantes. Ils sont également beaucoup plus légers que les inoculums bruts et, surtout, ils nécessitent beaucoup moins de temps pour dans leur production que les inoculums bruts.

- Espèces de plantes nourricières

Les plantes nourricières pour l'inoculum racinaire doivent être soigneusement sélectionnées sur la base de critères tels que l'adaptabilité aux conditions prédominantes à savoir :

-le pouvoir symbiotique rapide par de nombreux CMA ;

- la capacité à produire une masse racinaire abondante en peu de temps et la résistance inhérente aux maladies et aux insectes, en particulier ceux qui s'attaquent aux espèces végétales visées par l'inoculum.

Il existe des plantes nourricières répondant à ces critères (*Leucaena leucocephala* cv. K8, *Cynodon dactylon*, *Panicum maximum*, *Chloris gayana*, *Sesbania grandiflora*, *S. pachycarpa*, *S. sesban*, *Sorghum soudanese* et *Zea mays*. Les meilleures plantes nourricières étaient *C. dactylon*, *S. grandiflora* et *Z. mays*, suivis de *Panicum maximum*. De plus, il y a d'espèces de plantes nourricières appropriées, de telle sorte que la plante nourrice utilisée doit être aussi différente que possible de l'espèce végétale pour laquelle l'inoculum est produit de sorte que la possibilité de propagation de maladies et de parasites par l'inoculum à la plante cible est minimisée.

- Procédures d'hygiène courantes

Une autre mesure de précaution contre la propagation de la maladie par l'inoculum consiste à désinfecter en surface les graines de plantes nourricières avant la germination, puis à ne transplanter que des plantules propres et saines dans le milieu de production d'inoculum. Les pratiques d'hygiène standard pour les serres ou les chambres de croissance conçues pour la

Chapitre 2 :

production d'inoculum comprennent l'utilisation d'articles de serre propres et désinfectés, le maintien d'espaces de paille propre et l'évitement de la négligence dans le transfert des matériaux et l'entretien des plantes.

- Densité des plantes nourricières

Le nombre de plantes nourricières par unité de poids de milieu peut influencer la qualité et la quantité d'inoculum racinaire produit par son effet sur la masse racinaire et le niveau de colonisation de CMA.

Les principes de base mentionnés précédemment pour la production d'inoculum brut s'appliquent également à l'inoculum racinaire, à l'exception du fait que le foyer de production de grandes quantités de racines fortement colonisées par les CMA, plutôt que sur la production de spores matures. C'est pourquoi l'inoculum racinaire peut être produit en environ la moitié du temps requis pour produire l'inoculum brut (HABTE et OSORIO., 2001).

3.1.4. Production d'inoculum hydroponique et aéroponique

Bien que les moyens les plus courants de production d'inoculum utilisent des matrices telles que le sable, la terre ou un mélange des deux, l'inoculum peut être produit dans des matrices non solides. Les techniques pour ce faire comprennent la technique de culture en solution fluide, la technique du film nutritif fluide, la technique en solution stationnaire et la technique aéroponique.

Dans la technique de culture en solution fluide, les plantes sont soutenues dans une structure qui permet à leurs racines d'être baignées par une solution à écoulement continu de nutriments dilués. Les plantes sont colonisées par les CMA soit avant leur introduction dans l'appareil, soit elles deviennent mycorhizées après leur introduction dans l'appareil. Dans la technique du film nutritif fluide, les racines des plantes sont baignées d'un mince film de solution nutritive fluide. La technique de culture en solution stationnaire est similaire à la technique de culture en solution fluide sauf qu'il n'y a pas de flux et que la solution est aérée en continu. Ils sont utiles pour produire des quantités limitées d'inoculum racinaire propre, mais leur utilité dans la production de spores est équivoque.

Dans la technique aéroponique de production d'inoculum, les racines des plantes sont continuellement exposées à un brouillard de solution nutritive dans une chambre fermée.

Chapitre 2 :

Cette technique s'est avérée utile pour produire des inoculums et des spores de racines propres.

Les systèmes hydroponiques et aéropoiques nécessitent une surveillance et un ajustement constants des solutions nutritives impliquées. Informations plus détaillées sur les techniques stationnaires hydroponiques, à film nutritif et aéropoiques (HABTE et OSORIO, 2001).

3.2. Stockage de l'inoculum

Les racines et les inoculums bruts doivent être séchés à une teneur en humidité inférieure à 5% avant d'être stockés. Il est recommandé de conserver l'inoculum dans des récipients en plastique fermés dans une pièce déshumidifiée à 22°C. L'inoculum doit être séché aussi rapidement que possible pour minimiser la croissance d'autres micro-organismes. L'inoculum brut peut être séché à température ambiante ou en serre en l'étalant finement sur une surface propre dans un environnement propre et non humide (Humidité relative équivaux 65 % ou moins). L'idéale est de stocker un inoculum brut de haute qualité à 22°C pendant jusqu'à deux ans ce qui assurera une perte minimale de viabilité. Les cultures séchées à l'air de ce type peuvent être emballées dans des sacs en plastique et conservées à 5°C pendant au moins quatre ans. L'inoculum racinaire est mieux séché dans une étuve à air pulsé à 60°C. L'inoculum racinaire séché en serre a un effet de très courte durée de conservation par rapport au matériau séché au four, et même lorsqu'il est séché au four, il a une durée de conservation de moins de 100 jours à 22 °C. Nous avons constaté qu'après seulement 14 jours de stockage, l'efficacité de l'inoculum racinaire était similaire à celle de l'inoculum brut de référence.

Au fur et à mesure que la durée de stockage augmentait, l'efficacité de l'inoculum racinaire diminuait progressivement, la diminution étant plus prononcée si les racines étaient séchées en serre ou en étuve à 40°C que si elles étaient séchées en étuve à 60°C. Il est possible de prolonger la durée de conservation de l'inoculum racinaire grâce au stockage au froid.

Cependant, cela peut augmenter considérablement le coût de l'inoculation (HABTE et OSORIO, 2001).

3.3. Évaluation de l'efficacité de l'inoculum CMA

Une façon d'évaluer la qualité d'un inoculum est de déterminer la densité de spores viables qu'il contient. Mais une meilleure façon est de déterminer le nombre total de propagules infectieux dans l'inoculum. Cela peut être fait en utilisant la technique du nombre le plus probable.

Chapitre 2 :

La qualité de l'inoculum peut également être évaluée en fonction du degré et de la vitesse avec laquelle l'inoculum colonise les racines d'une espèce indicatrice ou stimule l'absorption de P et la croissance d'une espèce végétale indicatrice fortement mycorhizienne cultivée sur un milieu optimisé pour l'activité CMA.

Le taux de développement de la colonisation par les CMA peut être déterminé en cultivant la plante indicatrice dans un milieu optimisé pour l'activité mycorhizienne en présence de l'inoculum d'essai, puis en surveillant la colonisation des racines par le CMA en fonction du temps grâce à un échantillonnage destructeur des racines.

La croissance de la plante indicatrice peut être surveillée dans le temps de manière non destructive en mesurant le nombre de feuilles, la hauteur de la plante, le diamètre de la tige et l'indice de surface foliaire, ou en déterminant de manière destructive l'accumulation de biomasse. Le statut P de la plante indicatrice peut être utilisé pour évaluer la qualité de l'inoculum en cultivant la plante en présence et en l'absence de l'inoculum d'essai dans un milieu optimisé pour la formation et l'activité de CMA. Le statut P peut être déterminé de manière non destructive au fil du temps en surveillant la teneur en P des plantules et ce selon l'espèce de la plante indicatrice utilisée (HABTE et OSORIO, 2001).

3.4. Approches moléculaires d'identification et contrôle de CMA

Les endophytes racinaires de CMA sont difficiles à mesurer dans l'environnement et chez les plantes en raison de leur mode de croissance microclonal. Traditionnellement, l'analyse microscopique a été utilisée pour observer les structures fongiques et mesurer l'abondance et l'identité. Ces méthodes sont limitées, car ces champignons ont une grande diversité génétique mais une diversité morphologique limitée. En l'absence de spores, les structures filamenteuses permettent au mieux une identification au niveau familial.

Heureusement, les méthodes moléculaires sont devenues l'approche standard pour décrire, analyser et quantifier la structure de la communauté fongique arbusculaire. Des amorces spécifiques au gloméromycota ont d'abord été développées à partir d'ARN à petite séquence 18S (SSU) par Simon et al. (1992). Depuis lors, des technologies de reconnaissance moléculaire basées sur l'ADN ont été développées pour de nombreuses régions cibles et incluent de nombreuses approches différentes (GORZELAK et al., 2012).

3.4.1. Conception expérimentale : les racines

S'il s'agit de l'étendue de la propagation des champignons dans le temps, et des réponses des plantes à la colonisation fongique, il est nécessaire d'extraire l'ADN fongique des racines de l'hôte. L'échantillonnage des racines des plantes vous donne une idée des champignons capables de coloniser et de contrôler le système racinaire moléculaire échantillonné. Par exemple, XING et al. (2012) se sont demandé si différents types de Pins hébergeaient des communautés fongiques arbusculaires distinctes. Pour ce faire, les chercheurs ont besoin de connaître les champignons actifs colonisant les racines et survivants. Il est important de noter que les plantes agissent comme des « agents » environnementaux ; Cela signifie que toutes les plantes de l'environnement ne seront pas colonisées par tous les champignons. Par conséquent, pour obtenir une mesure de tous les champignons dans un système donné, il serait important d'examiner plusieurs hôtes, et éventuellement le sol également (GORZELAK et al, 2012).

- Obtenez un ADN représentatif

Étant donné que les CMA se trouvent dans les racines et également dans le sol (par exemple les hyphes ou les spores), la sélection de la source de matériel génétique la plus appropriée est essentielle au succès du projet.

- ADN dans les spores

Les spores sont également une bonne source d'ADN fongique. Cependant, comme l'ADN des racines, l'ADN des spores dicte plus d'informations en fournissant uniquement des informations sur les champignons du sol qui se reproduisent activement.

Le véritable avantage de l'utilisation des spores comme source d'ADN est que les spores peuvent également être utilisées pour fournir une identité claire aux taxons existants ; et leur viabilité dans le temps, puisqu'il est possible d'obtenir de l'ADN à partir de spores uniques (COURTNEY et al., 2012) et d'effectuer en même temps une identification visuelle par la technique de Profilage.

- Profilage

Les techniques de profilage utilisent des différences de base par paires pour générer des différences d'appariement entre les séquences du CMA, créant une « empreinte génomique »

Chapitre 2 :

pour chaque échantillon composé qui est tracé à travers la symbiose (ANDERSON et CAIRNEY, 2004 ; LECKIE, 2005). Ces différences sont déterminées en exposant les séquences à un modificateur chimique ou de température en manipulant un gel de polyacrylamide pour créer une fluctuation de courant électrique afin d'analyser les gènes et la différence de longueur de séquence entre eux (GORZELAK et al., 2012).

➤ Techniques de dénaturation (extraction d'ADN et PCR)

L'ARN total des racines des plantes est extrait et stocké dans l'ADNc à l'aide d'un vecteur (mettre les additifs dans le vecteur) puis amplifié par la technologie de réaction en chaîne par polymérase (HARRIER., 2001), et les fragments d'ADN sont appliqués par réaction en chaîne par polymérase sur un gel d'acrylamide contenant Gradient linéaire de formamide pour la séparation de l'ADN des CMA.

Pour la DGGE (électrophorèse en gradient), les fragments d'ADN hélicoïdaux se transforment en ADN partiellement soluble et arrêtent leur mouvement à un point précis du gel, propre à chaque séquence. Ainsi, des parties des séquences uniques sont séparées pour former un hit. L'avantage de cette technique est que des segments individuels du gel peuvent être excisés, amplifiés par réaction en chaîne par polymérase (PCR) et séquencés pour correspondre à l'identifiant. Pour le SSCP (le polymorphisme combinatoire simple brin est une technique de biologie moléculaire qui vise à séparer différents allèles d'un même gène en se concentrant sur la différence de migration dans un gel non mutant de leur nature différente), les fragments d'ADN sont dénaturés avant d'être chargés dans un gel lime acrylamide afin que le solvant ne soit pas inclus dans la matrice du gel comme avec la DGGE. Le motif de bandes a été créé pour créer des répétitions, le tout dans le but de séparer et d'étudier les gènes (Fig.16) (GORZELAK et al., 2012).

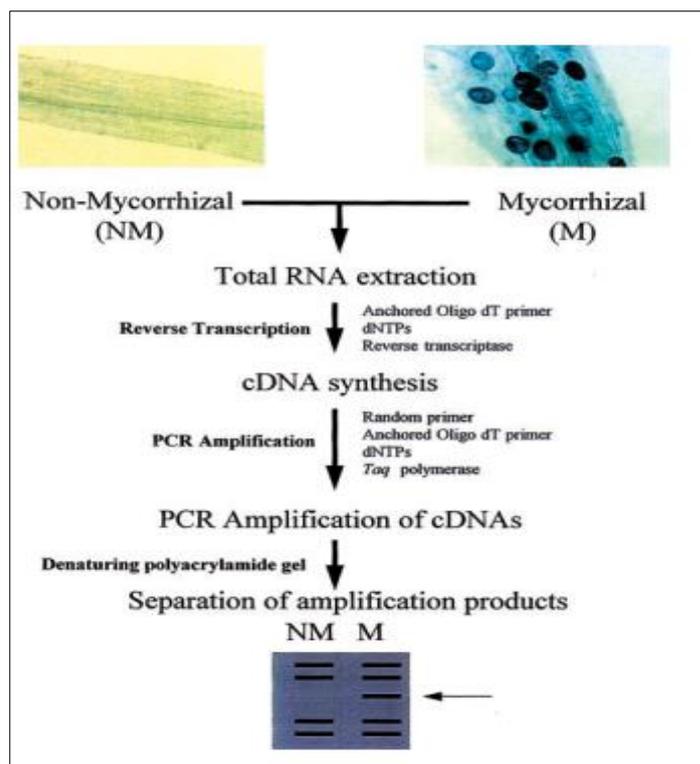


Fig. (13) : Technique d'extraction, amplification et traçage de l'ADN des CMA (HARRIER, 2001).

- Puce d'ADN

L'analyse des puces à ADN est actuellement utilisée dans la recherche sur les CAM pour mesurer simultanément l'expression de plusieurs gènes d'espèces cibles ou d'échantillons expérimentaux. L'outil ou la méthode la plus populaire est l'utilisation de la technologie Functional Gene Array (FGA), qui est une puce spécialisée contenant des sondes pour les gènes fonctionnellement importants dans les processus microbiens tels que le cycle du carbone, de l'azote ou du phosphore. Les FGA ont la capacité de cribler plusieurs gènes fonctionnels simultanément. Cette technique est généralement utilisée pour l'analyse générale des gènes microbiens fonctionnels, mais lorsqu'elle est complétée par un séquençage génétique, des déductions peuvent être faites sur la relation entre la composition de la communauté fongique et la fonction microbienne. On peut le mettre à chaque fois pour suivre le travail génétique des souches de CMA dans le temps (Fig.14) (ZHILI et al., 2011).

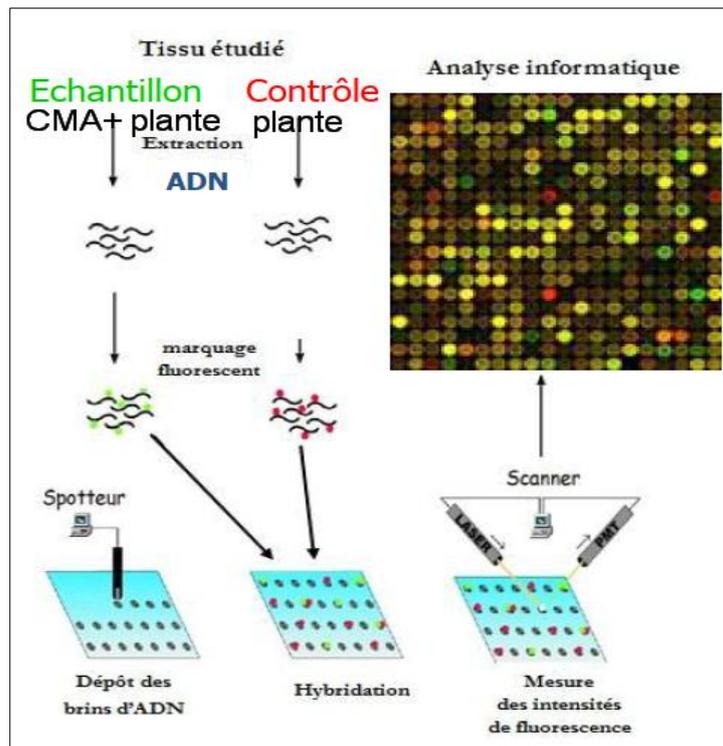


Fig (14) : Schéma représentatif du mécanisme de travail d'une puce à ADN.
(<http://www.cirad.fr/>).

Chapitre 3 : Modulation de la symbiose CMA par l'aménagement agricole et la sélection des plantes

1. Impact de l'agriculture sur la communauté de CMA.

1.1. Impact de l'agriculture sur la biodiversité des CMA

L'utilisation des terres agricoles ont généralement un niveau de biodiversité des sols inférieur (parfois beaucoup plus faible) par rapport aux écosystèmes naturels ou exploités de manière moins intensive (TSIAFOULI et al., 2015).

Il a été démontré que les pratiques de gestion agricole, telles que le travail du sol intensif, la fertilisation répétée et intensive, l'application de pesticides et la faible diversité végétale, ont des effets néfastes sur plusieurs groupes d'organismes du sol, notamment les CMA, les vers de terre, et microarthropodes, ce qui réduit la biomasse microbienne globale du sol. (TSIAFOULI et al., 2015).

Il est bien connu que les micro-organismes du sol sont influencés par ces pratiques, affectant ainsi différents processus écosystémiques du sol et les possibilités de développer une agriculture durable pour répondre à la demande mondiale croissante de nourriture (BENDER et al., 2016). Il a été démontré que la pratique de l'agriculture biologique améliore la qualité des sols en termes d'augmentation de la biomasse microbienne et de la diversité par rapport à l'agriculture conventionnelle (MANOHARAN et al., 2017).

1.2. Impact de l'agriculture sur les CMA

1.2.1. Exemple: les pratiques de gestion agricole influencent la diversité et la composition de la communauté des CMA

Les pratiques de gestion intensive des sols telles que le travail du sol peuvent affecter la biomasse des CMA et la composition de la communauté, potentiellement en raison de la perturbation des réseaux d'hyphes (SCHNOOR et al., 2011). Cependant, il existe des résultats contradictoires sur la manière dont les communautés de CMA réagissent à l'utilisation des terres (JANSA et al., 2014). Il est nécessaire de mieux connaître la manière dont les différentes pratiques agricoles affectent la composition de la communauté de CMA et les implications fonctionnelles de ces différences communautaires (WILLIAMS et al., 2017).

MANOHARAN et al., (2017) ont examiné les effets de différentes pratiques agricoles sur la composition de la communauté de CMA dans les sols de Scania, dans le sud de la Suède. Les sols de cette étude proviennent de champs de différentes pratiques agricoles, y compris la production conventionnelle et biologique de céréales à petits grains, de prairies herbeuses et de pâturages permanents (MANOHARAN et al., 2017).

Chapitre 3 :

- Méthode:

Au total, 25 fermes ont fait partie de cette étude, représentant quatre pratiques agricoles différentes ainsi que des pâturages permanents. Il y avait 5 champs en gestion biologique plantés d'orge d'hiver (*Hordeum vulgare* L.) (Org-B), 5 champs en gestion conventionnelle plantés d'orge d'hiver (Con-B), 5 champs en gestion conventionnelle plantés en prairies (Ley), 5 en gestion conventionnelle des champs aménagés plantés de blé (*Triticum aestivum* L.) (Con-W) et 5 prairies de pâturage permanent (Grass). L'ADN de tous les échantillons a été extrait à l'aide de NucleoSpin. La qualité (A260/A280) et la quantité de l'ADN extrait ont été mesurées à l'aide de NanoDrop 2000, puis les amplifications PCR ont été effectuées en plusieurs répliques et après le séquençage (MANOHARAN et al., 2017).

- Résultat:

- Effets de la gestion agricole sur la diversité de CMA : Les pratiques de gestion agricole ont considérablement affecté trois métriques de diversité sur quatre des CMA présent dans les sols. Ces métriques de diversité étaient plus différentes lorsque la comparaison des pâturages permanents (herbe) avec des sols arables et des pâturages permanents avaient la plus grande diversité (en termes de nombre d'OTU) parmi tous les sols sous différentes pratiques de gestion (Fig. 15). Les métriques de la diversité n'ont pas été significativement affectées par l'emplacement des sites d'échantillonnage, ni significativement associés à aucune des propriétés de sol mesurées (MANOHARAN et al., 2017).

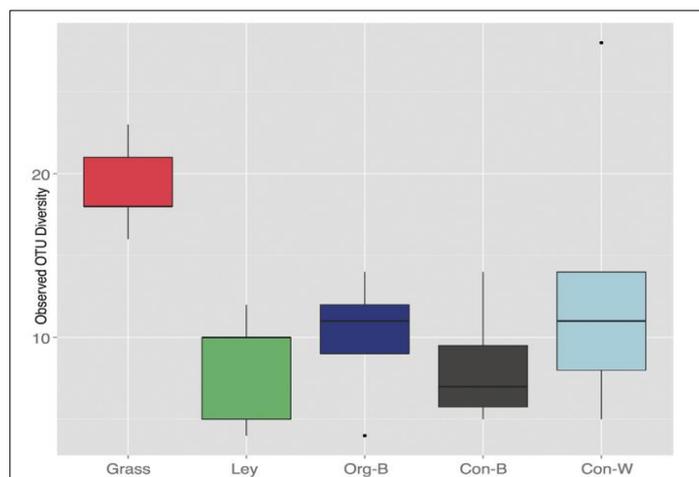
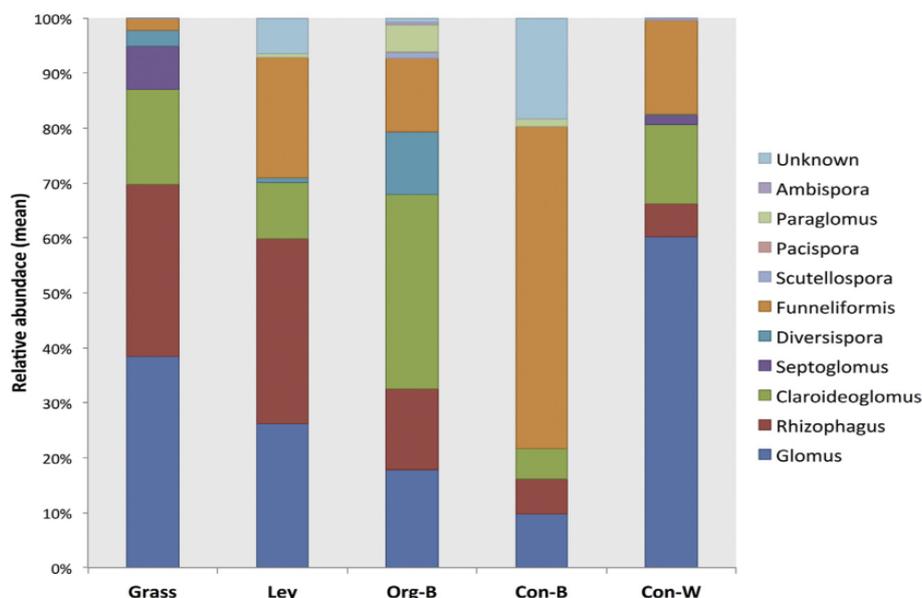


Fig (15) : Diversité CMA : La diversité des OTU CMA observées dans différentes gestions des sols après la raréfaction des échantillons à 300 séquences par échantillon (MANOHARAN et al., 2017).

➤ Composition de la communauté CMA.



Fig(16) : Genres CMA : L'abondance relative moyenne des différents genres CMA obtenue à partir de BLAST correspond à la base de données SILVA dans chaque gestion des sols (MANOHARAN et al., 2017).

L'abondance relative moyenne du genre *Funneliformis* était plus élevée dans les sols agricoles, en particulier dans Con-B (>58 %), tandis que *Septoglomus* était plus abondant dans les prairies de pâturage permanent (Fig. 16). De même, *Rhizophagus* était plus représenté dans les pâturages permanents et les champs telluriques. *Diversispora* et

Chapitre 3 :

Clareidoglomas étaient plus abondants dans les sols issus de l'agriculture biologique (MANOHARAN et al., 2017).

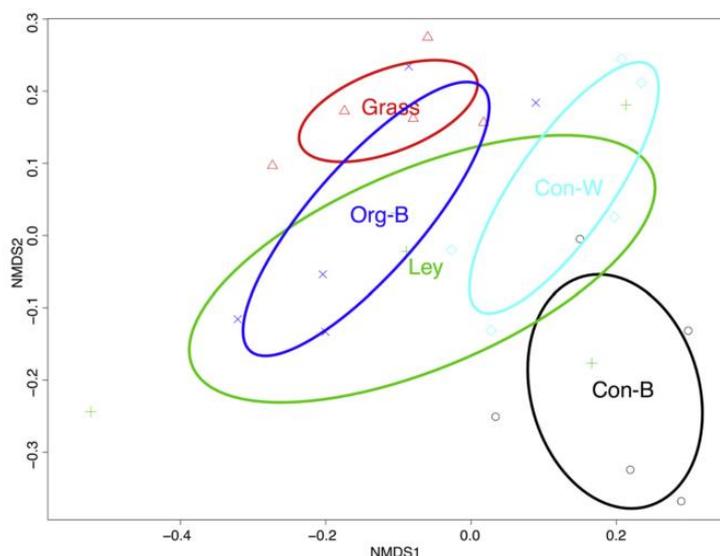


Fig (17) : Composition de la communauté CMA : NMDS de la distribution de la communauté CMA basé sur les distances Bray-curtis (stress = 0,14) obtenu par l'abondance relative des OTU sous différentes gestions agricoles. Les symboles représentent l'emplacement ($P = 0,35$) et la couleur représente le type de gestion ($P < 0,001$). Les ellipses représentent l'intervalle de confiance à 95% de la distribution OTU dans la gestion spécifique des sols (MANOHARAN et al., 2017).

La composition de la communauté CMA dans les sols, basée sur l'abondance relative des différentes OTU, était significativement affectée par le type d'utilisation des terres (herbe vs champs arables) ainsi que la gestion agricole mais pas par leur emplacement ou type de sol. Cela a été montré dans une analyse multivariée (NMDS, stress = 0,14) des 25 échantillons de sol (Fig.17) (MANOHARAN et al., 2017).

La gestion conventionnelle des sols actuellement en production céréalière (Con-Wand Con-B vs. Ley, Org-B et Grass) a eu un impact très important sur la composition communautaire des CMA. La composition de la communauté CMA d'Org-B et Grass s'est également séparée des champs arables gérés de manière conventionnelle (Org-B et Grass vs. Con-B, Con-W et Ley). Ceci montre que la composition de la communauté de CMA en pâturages permanents et en agriculture biologique était similaire, et était toutes deux différente des champs gérés conventionnellement, que ce soit sous orge, blé ou Ley (Fig. 3). Il n'y avait pas d'association

significative entre la composition de la communauté CMA et aucune des propriétés mesurées du sol, bien que le P du sol ait augmenté avec l'agriculture Organique (MANOHARAN et al., 2017).

- Conclusion de l'expérience :

Les sols des pâturages permanents présentaient une plus grande diversité de CMA par rapport aux sols sous gestion arable. La gestion biologique était également associée à une plus grande diversité de CMA. Ces résultats sont en accord avec d'autres études montrant une plus grande diversité des CMA dans les sols sous pâturage permanent (XIANG et al., 2014) et que la perturbation des sols est associée à une diversité réduite des CMA (SCHNOOR al., 2011).

Les propriétés du sol mesurées n'ont montré aucune relation avec la diversité et la composition des CMA lorsque l'effet de la gestion a été supprimé. Ce résultat est similaire à celui d'une étude récente de différents champs dans le même paysage agricole du sud de la Suède, qui n'a trouvé aucun effet des propriétés du sol sur la composition de la communauté CMA et un fort effet de la gestion (WILLIAMS et al., 2017).

Les différentes stratégies de gestion ont défini de manière significative les compositions des communautés de CMA dans les 25 sols, bien qu'elles soient géographiquement situées dans différentes parties. Ceci est conforme aux études montrant que les pratiques de gestion sont les principaux facteurs qui affectent la composition des CMA dans les sols (SÅLE et al., 2015 ; XIANG et al., 2014).

2. Sélection des plantes pour une bonne installation de la symbiose CMA

La diversité mycorhizienne peut jouer un rôle important dans l'origine, l'évolution, la distribution, la survie, la croissance et le développement des plantes. VAN DER HEIJDEN et al., (1998) ont conclu que la diversité fongique mycorhizienne déterminait la biodiversité végétale, la variabilité et la productivité des écosystèmes, tandis que d'autre part, cette diversité mycorhizienne peut dépendre de la diversité végétale dans les écosystèmes naturels modernes. Ainsi mycorhizes et diversité végétale se stimulent et se retardent mutuellement (LUI et WANG., 2003).

2.1. La diversité de la réponse des espèces végétales

L'adaptation d'un type particulier de champignon ou d'isolat à des espèces végétales ou à des taxons significativement différents a été démontrée. En dehors des quelques familles qui ne

Chapitre 3 :

sont pas consanguines, les plantes peuvent différer dans leur dépendance vis-à-vis de cette association symbiotique. Cela peut être dû à des différences physiologiques et/ou anatomiques. Cependant, même au sein d'une espèce particulière, il existe des différences importantes dans le comportement des différents groupes de taxons végétaux et groupes de champignons. Dans leur travail sur l'ananas, Guillemin et al. (1992) notent qu'il existe une spécificité entre les taxons végétaux et les isolats fongiques en ce qui concerne la stimulation de la croissance des plantes. Les plantes Queen et Smooth Cayenne ont mieux poussé lorsqu'elles ont été inoculées avec *Glomus* sp. (LPA isolat 21) par rapport à *Glomus clarum*, *Scutellospora pellucida* ou *Glomus* sp. (LPA isolat 25) tandis que les plantes de la variété 'Spanish' ont montré la plus forte augmentation de croissance associée à *Glomus* sp. (Isoler LP A 25). Il a également été observé que la dépendance des agrumes vis-à-vis des rhizomes est associée à des différences entre les caractéristiques des racines telles que la racine.

2.2. La sélection des plantes hôtes in vitro.

La sélection de la plante hôte utilisée pour propager les espèces de CMA dans les cultures en pot influence la sporulation des CMA. Les considérations de base pour le choix des plantes hôtes nécessitent la capacité de tolérer les conditions de croissance qui doivent convenir aux espèces de CMA sélectionnées. Les espèces de plantes hôtes sélectionnées doivent avoir un cycle de vie court, un développement du système racinaire adéquat, une capacité de colonisation par le grand nombre de CMA et une tolérance à des niveaux relativement faibles de phosphore. D'autres caractéristiques pertinentes sont une faible sensibilité aux agents pathogènes et une large plage de tolérance à la température (Fig.18).

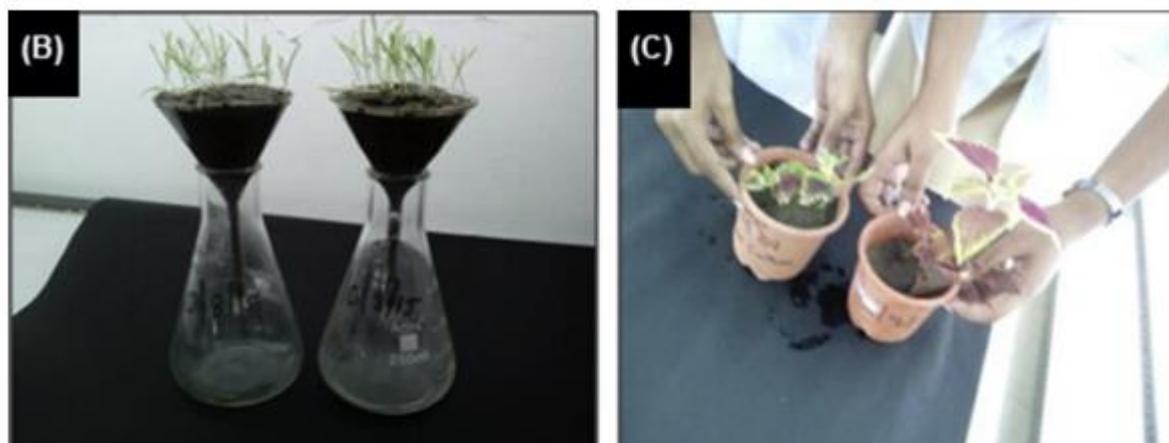


Fig (18): Sélection de plant hôte (DSOUZA., 2019).

Le choix de la plante hôte peut influencer les niveaux de colonisation de certaines espèces de CMA et peut-être aussi avoir un impact sur l'intensité de la sporulation en raison de ses besoins variés en nutriments. DSOUZA et al. 2019 (non publié) dans leur études sur *Eleusine coracana* ont observé que cette espèce était les mieux adaptés à la production en masse de CMA sélectionnées avec une amélioration de la colonisation des racines dans des conditions de culture bien contrôlées. Les études antérieures de GUAR et ADHOLEYA, (2002) ; DODD et al. (1999) ont effectué une multiplication en masse des espèces de champignons MA en utilisant les différentes espèces de plantes hôtes, cependant, une densité de spores plus faible a été signalée par rapport à la présente étude, suggérant que *E. coracana* était le meilleur hôte pour la multiplication en masse des espèces d'Acaulospora (DSOUZA., 2019).

2.3. Phénotype + génotype de la plante

Ces dernières années, des recherches sur les gènes et les protéines induites dans les racines des CMA ont débuté dans de nombreux laboratoires. L'analyse du profil protéique, le criblage différentiel et la présentation différentielle ont été utilisés pour donner un aperçu des changements moléculaires et morphologiques qui se produisent dans les symbiotes des plantes et des champignons au cours du développement des symbiotes. Les résultats obtenus par les chercheurs en observant les protéines phénotypiques dans les racines non colonisées et colonisées ont prouvé la présence de nouvelles protéines dans les racines des champignons, qui peuvent déterminer le résultat de l'interaction avec la plante hôte en affectant le degré de compatibilité entre les symbiotes (HARRISON et al., 2002).

2.3.1. Phénotype de racine

La colonisation des racines par des CMA est connue pour avoir des effets bénéfiques sur la croissance des plantes notamment en phosphore. Dans l'étude de LAZAREVIĆ et al.,(2016) , la colonisation par les CMA affecte le phénotype racinaire du blé précoce en favorisant la ramification des racines et le développement des micro-racines, et augmente la concentration de phosphore dans des conditions de carence en phosphore. Les changements dans la morphologie racinaire causés par la colonisation ont été expliqués par l'état nutritionnel altéré de la plante hôte et/ou des niveaux altérés d'hormones végétales (LAZAREVIĆ et al., 2016).

Les études de (CITERNESI et al., 1998) ont étudié l'effet des CMA sur la croissance des plantes et la formation du système racinaire de différentes variétés d'*Olea europaea*. L'analyse morphométrique des racines d'olivier a montré que la colonisation par les CMA peut modifier de manière significative le phénotype du système racinaire. La colonisation a

Chapitre 3 :

augmenté l'intensité de la ramification sur l'ordre latéral chez tous les cultivars et a significativement augmenté la proportion de ramification d'ordre supérieur dans le système racinaire. L'effet global des racines fongiques était, par conséquent, une augmentation de la fréquence des racines latérales, résultant en un système racinaire plus fourchu. De plus, les résultats ont montré qu'une telle augmentation de la ramification pourrait être en partie due à une meilleure alimentation des plantes fongiques tandis que la colonisation fongique et le type de cultivar affectaient significativement le modèle d'enracinement. Ces résultats montrent que la symbiose fongique racinaire peut non seulement conduire à une augmentation significative de la croissance des plantes mais peut également modifier la forme du système racinaire de l'olivier, ce qui affecte positivement l'établissement des jeunes plantes (CITERNESI et al., 1998) Fig. (19).

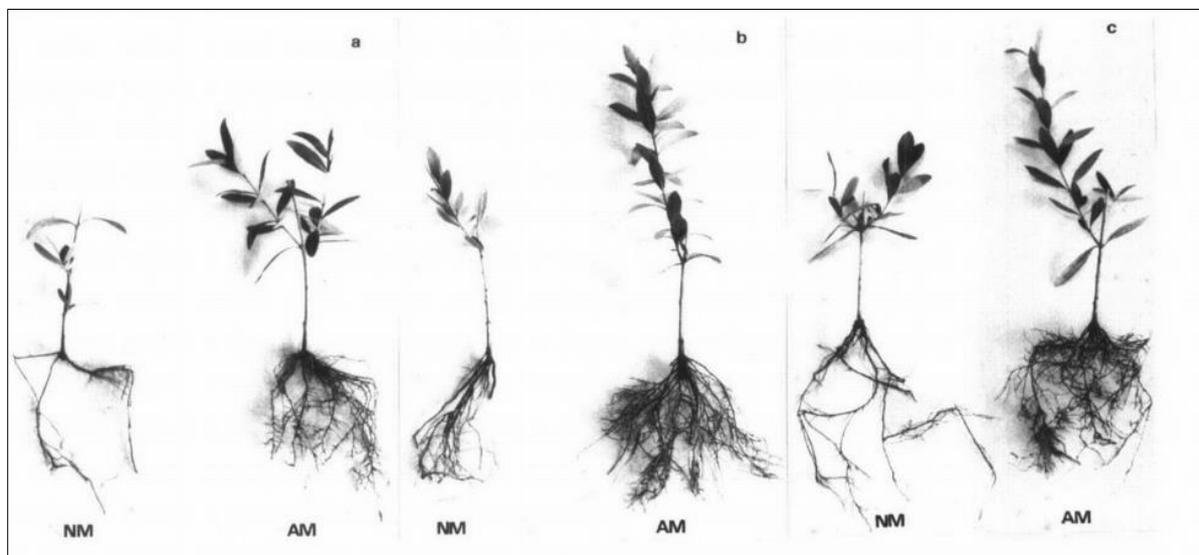


Fig (19) : Effets de *Glomus moseae* sur le système racinaire de (a) Morialo, (b) Leccino, (c) frantoio bouture enracinée d'*Olea europaea* (NM : plantes non colonisées) (Citernesi et al., 2015).

Chapitre 3 :

L'étude des changements phénotypiques des racines des plantes mycorhizées a commencé il y a longtemps en ciblant plusieurs variétés de l'espèce *Prunus cerasifera* Fig. (20) et(21) (BERTA et al., 2002).



Fig (20): Plantes de *Prunus cerasifera* micro propagées, colonisées et non colonisées par le champignon MA *GLomus* sp. E3. Chez les plantes mycorhizées, les racines sont plus ramifiées et d'un diamètre plus important que chez les témoins (BERTA et al., 2002).

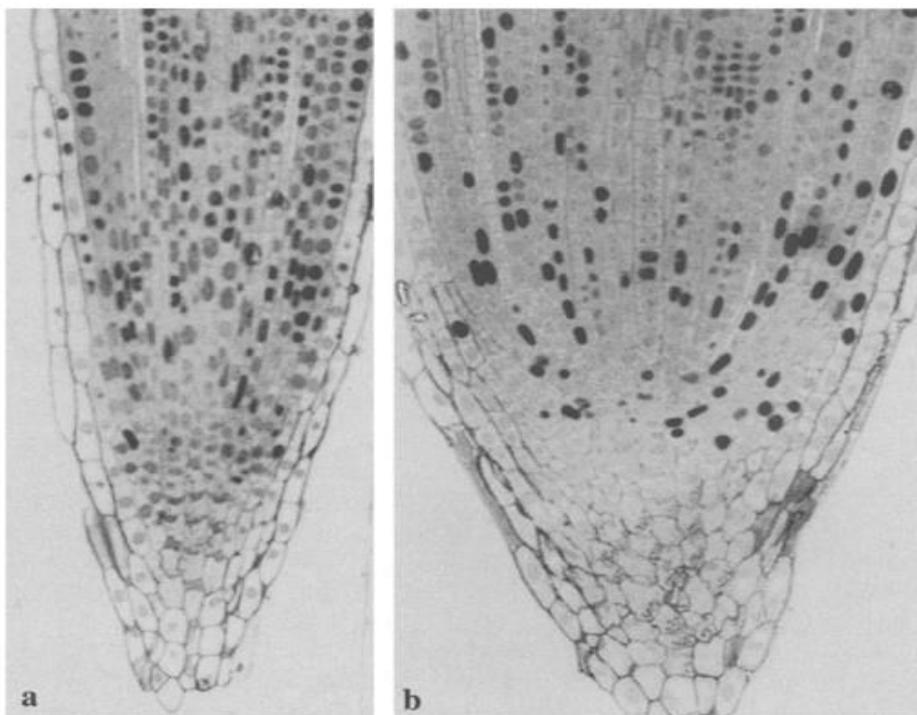


Fig (21) : Coupes longitudinales médianes d'apex racinaires de plantes d'*Allium porrum* alimentées en H-thymidine pendant 24 h. (a) témoin, (b) infecté par *Glomus* sp. Souche E3. Notez le pourcentage plus élevé de noyaux marqués dans le contrôle que dans les apex racinaires mycorhiziens, qui ont également un plus grand diamètre (a, b ont le même grossissement) (BERTA et al., 2002).

2.3.2. Phénotype et croissance des feuilles de la plante

Compte tenu des processus induits par la mycorhization arbusculaire, la symbiose devrait avoir des conséquences sur la physiologie et le phénotype de la plante entière, bien que les CMA soient morphologiquement restreintes aux racines (SCHWEIGER et al., 2015).

Un intérêt croissant pour le potentiel de la mycorhization arbusculaire pour augmenter les paramètres de croissance des plantes a conduit à une intensification des recherches sur le sujet en utilisant différentes espèces végétales. En effet, les résultats de ces études montrent des effets positifs de la symbiose sur les concentrations foliaires. Les effets médiés par la mycorhization arbusculaire sur le métabolisme et le phénotype des feuilles sont très divers, avec un excès de métabolites spécifiquement modifiées dans de nombreuses espèces végétales à travers divers taxons. Même dans le métabolisme primaire qui est censé être le plus conservé (SCHWEIGER et al., 2015) Fig. (22).

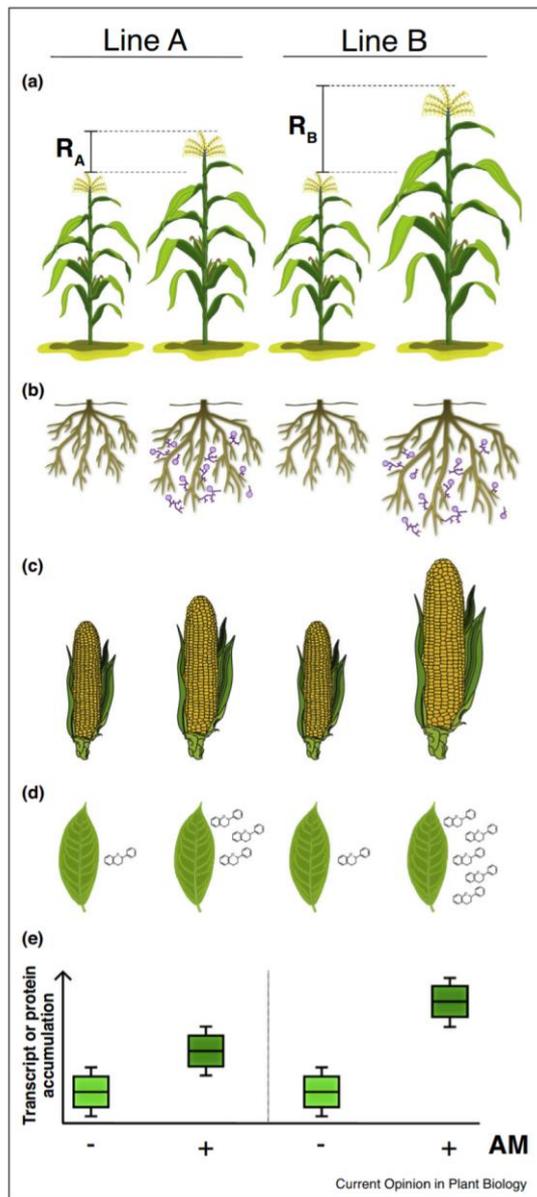


Fig (22): Impact de la mycorhization arbusculaire sur les plantes. La réactivité (R) varie parmi des âges de plantes : (a) la croissance de la prise de vue, la croissance du système racinaire et / ou l'architecture, (c) rendement céréalier, (d) accumulation de métabolites secondaires, (e) expression de gènes et / ou accumulation de protéines. R est indiqué dans le panneau (a) et s'applique à tous les panneaux, tandis que l'état AM est indiqué dans le panneau (E) et s'applique à tous les panneaux (BERGER et GUTJAHR, 2021).

2.3.3. Génotype

Medicago truncatula possède toutes les caractéristiques requises pour une recherche concertée utilisant les outils de la biologie moléculaire, de la biologie cellulaire et de la génétique. *M. truncatula* est une plante diploïde et autogame dont le génome est relativement petit, ce qui en fait le modèle végétal idéal à étudier (BARKER et al., 1990).

Des gènes végétaux présentant des réponses communes à différents CMA et non induits dans d'autres conditions biologiques ont été recherchés pour identifier des marqueurs spécifiques pour le suivi de la symbiose MA. Un sous-ensemble de 14 gènes candidats de *Medicago truncatula* a été identifié comme potentiellement mycorhizien réactif dans les analyses de microarrays d'ADNc précédentes et exclusif aux bibliothèques d'ADNc dérivées de tissus racinaires mycorhiziens. L'activité transcriptionnelle des gènes végétaux sélectionnés a été comparée au cours d'interactions racinaires avec sept CMA appartenant à différentes espèces de *Glomus*, *Acaulospora*, *Gigaspora* ou *Scutellospora*, et dans des conditions biologiques très différentes (mycorhizes, fertilisation phosphatée, interactions pathogènes/microbes bénéfiques, plante incompatible génotype). Dix des gènes de *M. truncatula* ont été communément induits par toutes les espèces de CAM testées, et tous ont été activés par au moins deux champignons. La plupart des gènes végétaux ont été transcrits uniquement dans les racines mycorhiziennes, et plusieurs étaient déjà actifs au stade appressorium du développement fongique. De nouvelles données fournissent la preuve que des réponses de reconnaissance communes à des gloméromycota phylogénétiquement différents existent chez les plantes lors d'événements qui sont uniques aux interactions avec les mycorhizes (MASSOUMOU et al., 2007). *G. geosporum*, *G. versiforme* et *G. rosea* ont colonisé efficacement les racines de *M. truncatula*. À 21 jours, ils avaient atteint des niveaux de colonisation racinaire et d'abondance d'arbuscules similaires à ceux de *G. intraradices* ou *G. mosseae*, tandis que l'établissement des mycorhizes prenait plus de temps pour *A. longula* et *S. castanea* (tableau 6).

Chapitre 3 :

Tableau 6: Poids total frais et développement mycorhizien (moyennes et ES) de *Medicago truncatula* J5, non inoculé ou inoculé avec différents champignons mycorhiziens à arbuscules (MASSOUMOU et al., 2007).

Traitement Inoculé avec :	Poids frais/plante (mg)	Intensité de colonisation du système racinaire (M%)	Abondance des arbuscules dans le système racinaire (A%)
Gloméracées			
Glomus intraradices ^a	534±30	68±9	40±5
Glomus mosseae ^a	601±42	66±5	38±7
Glomus geosporum ^a	721±43	69±4	44±4
Glomus versiforme ^a	792±35	63±7	42±6
Acaulosporacées			
Acaulospora longula ^b	1767±262	66±8	43±7
Gigasporacées			
Gigaspora rosea ^a	507±50	70±6	42±8
Scutellospora castanea ^c	3196±342	52±10	28±5
Non inoculé ^a +5 mM Na ₂ HPO ₄	813±58	0	0
Non inoculé ^a	380±22	0	0
Non inoculé ^b	1493±281	0	0
Non inoculé ^c	2719±361	0	0
a Plantes cultivées jusqu'à 21 jours			
b,c Plantes cultivées jusqu'à 35 jours			

Des analyses de transcription ont donc été effectuées à 35 jours pour ces deux derniers champignons. Dix des 14 gènes de *M. truncatula* ont montré des profils d'expression communs indépendants des racines colonisant le CAM et ont été activés dans les racines mycorhiziennes formées par *G. geosporum*, *G. versiforme*, *G. rosea*, *A. longula* ou *S. castanea* (Fig.23), ainsi que par *G. intraradices* et *G. mosseae*. Le gène de la sérine protéase

Chapitre 3 :

de *M. truncatula* a répondu à tous les champignons mais seulement très faiblement à *S. castanea*, avec un faible signal 32P-PCR (Fig.24). La réponse du cytochrome P450, de l'inhibiteur de trypsine de type Kunitz 3 et des gènes homologues de la protéine Mlo diffèrent à nouveau selon l'espèce de CAM colonisant les racines de *M. truncatula* (Figs. 23 et 24). Les transcriptions du gène du cytochrome P450 n'ont pas été détectées, même en utilisant la 32P-PCR, dans les racines colonisées par *G. versiforme*, *G. rosea*, *A. longula* ou *S. castanea*. De même, le gène inhibiteur de la trypsine de type Kunitz 3 n'a pas répondu à *G. versiforme* ou *S. castanea*, et les transcrits du gène homologue de la protéine Mlo n'ont pas été détectés dans les racines colonisées par *G. geosporum* ou *S. castanea* et seulement faiblement, en utilisant 32P -PCR, en présence de *A. longula* ou *G. versiforme* (Fig.24).

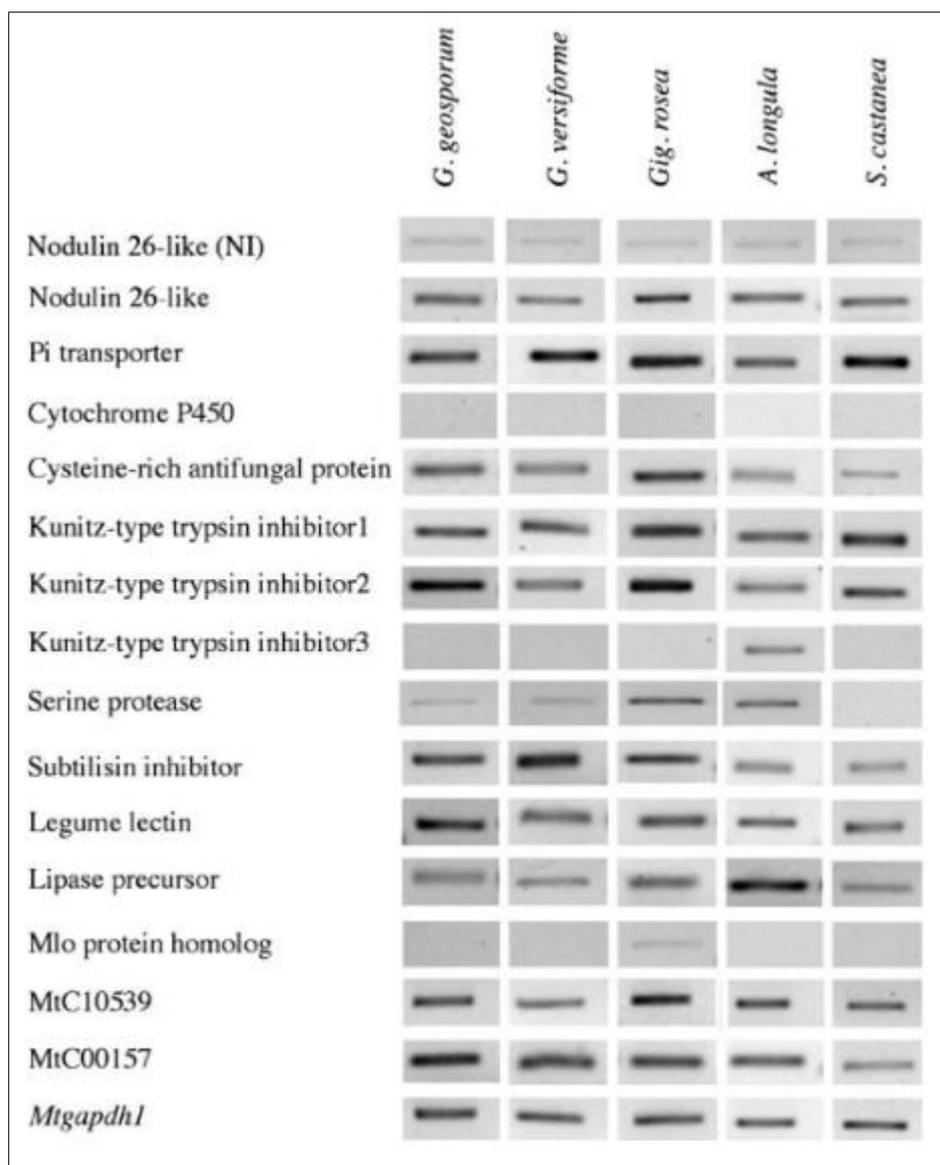


Fig (23): Profils d'expression RT-PCR représentatifs pour 14 gènes *Medicago truncatula* J5 dans les racines mycorhiziennes 21 jours après l'inoculation avec *Glomus geosporum*, *G. versiforme* ou *Gigaspora rosea* et 35 jours après l'inoculation avec *Acaulospora longula* ou *Scutellospora castanea*. *Mtgapdh1* est utilisé comme gène exprimé de manière constitutive. L'expression du gène de type noduline 26 dans les plantes inoculées simulées (NI) est également montrée.

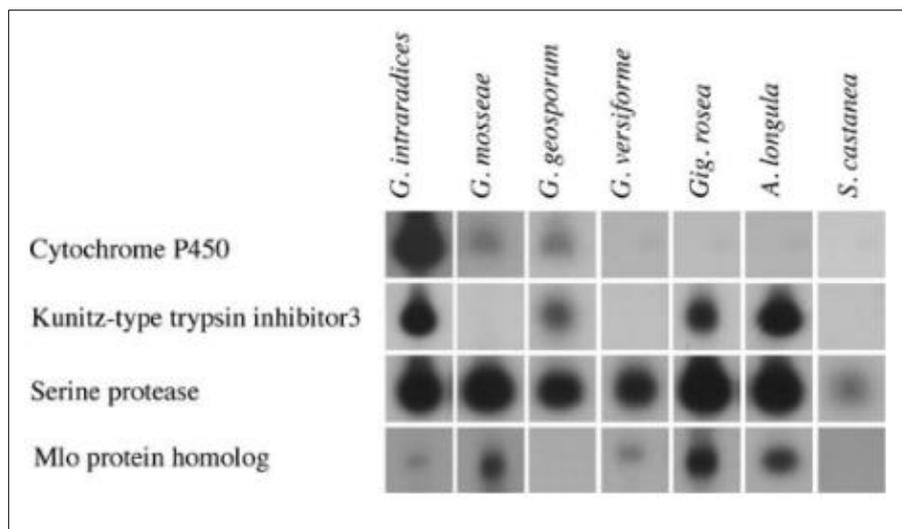


Fig (24): Profils d'expression 32P RT-PCR pour quatre gènes *Medicago truncatula* J5 dans les racines mycorhizées 21 jours après inoculation avec *Glomus geosporum*, *G. versiforme* ou *Gigaspora rosea* et 35 jours après inoculation avec *Acaulospora longula* ou *Scutellospora castanea*.

Dans la présente étude, les chercheurs ont identifié 14 gènes végétaux qui sont induits de la même manière dans les racines de *M. truncatula* par deux ou plusieurs espèces de CMA. La plupart de ces gènes ont un chevauchement considérable dans leurs profils d'expression, étant constamment activés par sept espèces de CMA testées et par différents genres. Ces résultats renforcent et étendent l'hypothèse de HOHNJEC et al. (2005) qu'un programme génétique de base doit exister qui est commun aux événements qui sont essentiels pour les interactions mycorhizes. Dans le même temps, les réponses variables de certains gènes végétaux aux différents CMA indiquent également l'existence de réponses de reconnaissance différentielles qui, cependant, ne peuvent pas être liées au genre ou à l'espèce fongique ou à leur effet sur la croissance des plantes (MASSOUMOU et al, 2007).

Seuls quatre des gènes de *M. truncatula* qui sont constamment régulés à la hausse par les sept espèces de CMA ont déjà été surveillés dans les interactions mycorhiziennes. L'expression différentielle du gène du transporteur de phosphate inorganique de *M. truncatula* MtPT4 (MtC00638) a été identifiée dans les racines mycorhiziennes colonisées par *G. versiforme*, mais pas dans les racines non mycorhizées, et la protéine codée située dans la membrane périarbusculaire de l'hôte (HARRISON et al.2002). Le gène de la protéine antifongique riche en cystéine (MtC00285) est le même gène de la défensine de classe III qui a été rapporté

Chapitre 3 :

comme étant induit dans les racines de *M. truncatula* par *G. versiforme* et presque dans la même mesure que le gène du transporteur de phosphate (HANKS et al. 2005), similaire à celle observée avec les différents champignons MA dans la présente étude. De même, les analyses d'une nouvelle famille de gènes de lectine, dont un correspondant à l'EST MtC91267, en interactions avec *G. intraradices* ont indiqué l'existence de membres pouvant jouer un rôle lors de la formation ou de la fonction des arbuscules. Les analyses de transcription du gène de type noduline 26 (MtC10430) vérifient également que sa régulation positive, bien que non spécifique à la mycorhization arbusculaire, est un phénomène courant dans les racines de *M. truncatula* colonisées non seulement par *G. intraradices* ou *G. mosseae* mais aussi par des CMA appartenant à d'autres espèces *Glomus* ou genres *Glomeromycota*. L'ensemble de ces études confirment la nature liée aux mycorhizes de cette activation des gènes végétaux et montrent qu'elle fait partie d'une large réponse à différents CMA qui peuvent s'initier très tôt au cours des interactions mycorhiziennes car les quatre gènes sont déjà actifs au stade appressorium des interactions racinaires. avec *G. intraradices* ou *G. mosseae* (MASSOUMOU et al., 2007).

2.4. Phénotype + génotype des CMA.

Malgré l'impact positif des CMA sur la nutrition des plantes et la tolérance au stress, seul un petit nombre d'études a été réalisé sur la génétique des CMA. Les informations de base, telles que la séquence du génome, le niveau de ploïdie, le nombre de chromosomes ou l'origine du matériel génétique dans les spores, ne sont actuellement pas disponibles ; cette méconnaissance entrave les investigations sur les échanges génétiques, les recombinaisons et la ségrégation au sein des CMA (SEZDZIELEWSKA et al., 2011).

L'annonce du programme de séquençage du génome du champignon modèle MA en 2004 a posé un véritable défi. Premièrement, les génomes des champignons MA sont parmi les plus grands chez les champignons, allant de 150 Mb à plus de 1 Gb selon les espèces. Deuxièmement, produire suffisamment de tissus pour les étudier présente un défi car ils nécessitent une co-culture avec une plante hôte. *Rhizophagus irregularis* DAOM 197198 a donc été choisi en raison de sa taille de génome relativement petite (153 Mb) (SEZDZIELEWSKA et al., 2011) et de la possibilité de le propager efficacement avec des cultures d'organes racinaires in vitro. Parce que leurs spores sont des structures asexuées remplies de centaines à des milliers de noyaux et parce que les noyaux d'une seule spore étaient considérés comme extrêmement divers (LAURENT et al., 2017).

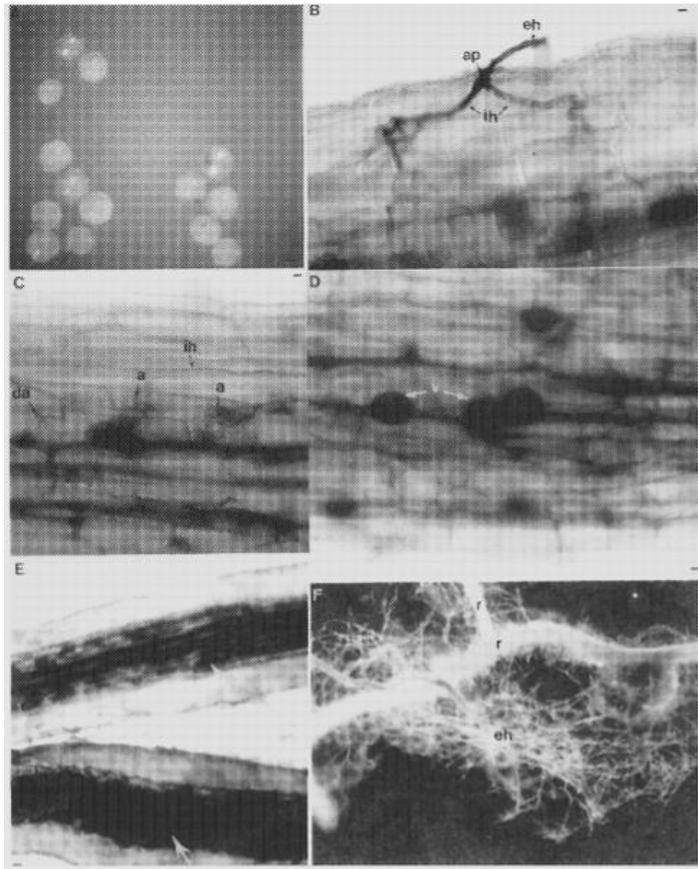
2.4.1. Phénotype

Au stade présymbiotique, les racines des plantes et les CMA sécrètent des composés diffusibles dans la rhizosphère permettant une reconnaissance réciproque avant le contact physique. La plante hôte augmente la sécrétion de molécules de signalisation, telles que les strigolactones à partir des exsudats racinaires, afin d'activer métaboliquement les CMA. Mycélium fongique hautement ramifié (MONTERO et al., 2019).

Le développement des arbuscules se reflète dans la reprogrammation développementale des cellules racinaires hôtes. L'échange réciproque de nutriments dans les cellules arbusculées en fait un type cellulaire spécialisé, ce qui est également mis en évidence par leur activité transcriptionnelle spécifique telle que déterminée dans les cellules capturées au laser. Seule une petite fraction des gènes végétaux induits dans les cellules arbusculées a été fonctionnellement caractérisée, principalement dans l'échange de nutriments et le développement de la membrane péri-arbusculaire (PAM) (MONTERO et al., 2019).

La colonisation des racines par les champignons mycorrhiziens et le développement ultérieur du mycorhize et de son phénotype au cours de la symbiose ont été clairement décrits. Lorsqu'un hyphe fongique provenant d'une spore, ou d'une racine fongique, entre en contact avec la surface de la racine et se différencie pour former un appressorium (Fig. 25-3a et b). Le champignon pénètre ensuite dans l'épiderme à travers la membrane, pénètre à plusieurs reprises entre deux cellules épidermiques et se développe entre les cellules du cortex racinaire (Fig. 25-3b). Les branches protectrices issues des hyphes intercellulaires pénètrent dans les parois cellulaires corticales et se différencient intra cellulièrement pour former des filaments terminaux à ramification dichotomique appelés arbuscules (Fig. 25-3c).

Une structure supplémentaire, la vésicule, est observée chez les champignons mycorrhiziens constitués d'espèces fongiques appartenant à la sous-classe *Glomineae*. Ces structures contiennent des lipides et sont supposées remplir la fonction de stockage (Fig.25-3d). Dans des conditions optimales, les champignons peuvent se ramifier largement dans tout le cortex (Fig. 25-3e) mais ne jamais pénétrer dans le méristème ou les tissus vasculaires. En plus de la croissance interne, le champignon développe également un réseau d'hyphes qui s'étend de la racine au sol (Fig. 25-3f). Ces hyphes sont capables de recolonisation et sont également responsables de l'acquisition de nutriments minéraux de l'environnement (HARRISON, 1997).



Fig(25) : La colonisation des racines par des champignons mycorhiziens arbusculaires. (A) Spores de *Gigaspora margarita*. La barre d'échelle représente 74 μ m. (B) Un hyphe fongique (*Glomus versiforme*) pénètre dans une racine de *Medicago truncatula* via un appressorium, des branches et se développe dans le cortex interne. La barre d'échelle représente 19 μ m. (C) Hyphes et arbuscules intercellulaires (*Glomus versiforme*) dans les cellules corticales d'une racine de poireau. La barre d'échelle représente 7 μ m. (D) Hyphes et vésicules intercellulaires dans le cortex d'une racine de *Medicago truncatula*. La barre d'échelle représente 20 μ m. (E) Colonisation extensive du cortex interne d'une racine de *Medicago truncatula* par *Glomus versiforme*. La barre d'échelle représente 37 μ m. (F) Hyphes externes (*Glomus versiforme*) poussant à proximité d'une racine de *Medicago truncatula* ; ap, appressorium ; ih, hyphes internes ; a, arbuscule ; da, arbuscule en dégénérescence ; v, vésicule ; hein, hyphes externes (HARRISON., 1997).

Bien que l'interaction entre les racines des plantes et les CMA soit de longue durée, au niveau cellulaire, l'engagement pour la symbiose est éphémère car les arbuscules disparaissent en quelques jours après leur apparition. La majorité des gènes dont il a été démontré qu'ils régulent les processus de développement des arbuscules sont d'origine végétale, mais il a également été démontré que certains gènes fongiques y participent. Pour examiner la

ramification des arbuscules, les efforts se sont concentrés sur la mise en œuvre de l'imagerie des cellules vivantes, en particulier en utilisant des lignées de marqueurs subcellulaires y compris celles pour la localisation différentielle aux sous-domaines PAM (PARK et al., 2015).

2.4.2 Variation génétique intraspécifique des CMA

On sait depuis un certain temps que différents taxons de CMA confèrent des différences dans la croissance des plantes. Bien que la variation génétique au sein des espèces de CMA ait reçu moins d'attention, elle pourrait potentiellement être une source de variation importante sur le plan écologique. Des études en cours sur la variabilité des gènes des CMA au sein de *Glomus intraradices* indiquent qu'au moins pour certains gènes, tels que le gène BiP, la variabilité de séquence peut être élevée, même dans les régions codantes. Cela suggère que la variation génétique au sein d'un CMA peut ne pas être sélectivement neutre. Ceci doit clairement être étudié plus en détail pour d'autres régions codantes des génomes des CMA. De même, les études sur la génétique des populations de CMA indiquent une variation génétique élevée dans les populations de CMA, et une quantité considérable de variation observée dans les phénotypes de la population peut être attribuée aux différences génétiques entre les champignons. L'existence d'une forte variation génétique au sein de l'espèce pourrait avoir des conséquences importantes sur la manière dont les enquêtes sur l'expression et la fonction des gènes CMA sont menées. En outre, des études sur la variabilité génétique intra-espèce et sur la manière dont elle affecte la variation de la croissance des plantes aideront à identifier à quel niveau de précision des études écologiques doivent être menées pour identifier les CMA dans les racines des plantes sur le terrain. Une approche génétique des populations pour étudier la variabilité génétique des CMA peut également être utile pour le développement de l'inoculum. En connaissant la quantité de variabilité génétique dans une population de CMA, les nombres maximum et minimum de spores qui contiendront une quantité donnée de diversité génétique peuvent être estimés. Cela pourrait être particulièrement utile pour développer un inoculum avec une grande adaptabilité à différents environnements (SANDERS., 1999).

Très peu de données existent sur la variation génétique intraspécifique des CMA. J'ai décrit ici certaines des implications concernant la variation génétique élevée dans les populations et les gènes des CMA. La plupart des données sont très préliminaires et concernent une ou quelques espèces de CMA. Ces études doivent être menées sur un large éventail d'espèces de

Chapitre 3 :

CMA différentes pour rechercher des tendances générales. Les chercheurs focalisent leurs travaux sur l'espèce modèle *R. intraradices* ou d'autres CMA qui poussent en culture axénique avec des racines transformées. Les résultats de telles études pourraient avoir des implications de grande envergure pour les études sur les gènes et sur l'écologie des CMA (SANDERS, 1999).

➤ Exemple de génotype de *Rhizophagus irregularis* en symbiose

Cette expérience vise à étudier la transformation du génotype des CMA lorsqu'il commence sa symbiose avec les plantes, afin d'observer les sécrétions des protéines et des signaux importants dans la symbiose et d'autres liés au transport des aliments (MALBREIL, 2014).

La régulation génique de la réponse précoce

Les strigolactones, des molécules exsudées par les racines des plantes, sont impliquées dans les étapes précoces de l'établissement de la symbiose : leur perception par les hyphes issues de spores de CMA en germination entraîne une augmentation de la respiration et du catabolisme lipidique, menant à la ramification des hyphes. La mycorhization de plantes mutées ne produisant plus de strigolactones est fortement diminuée, confirmant leur implication dans la mise en place de la symbiose. Pour définir si la perception de strigolactones par *R. irregularis* était suivie par la mise en place d'un programme génétique spécifique, des spores ont été pré-germées pendant 2 jours puis induites avec du GR24 (un analogue structural de synthèse de strigolactones, et collectées à 4 temps d'incubation différents correspondant à des phases spécifiques de réponse du champignon où une régulation transcriptionnelle est susceptible de se mettre en place : 1h (changement de morphologie des mitochondries), 2 jours (période précédant la ramification d'hyphes), 7 jours (optimum de ramification des hyphes) et 14 jours (état stationnaire de ramification). Au-delà des seules strigolactones, les racines des plantes exsudent des centaines de molécules. Pour tester leurs effets sur la régulation de l'expression fongique, des spores ont été déposées pendant 14 jours sur une membrane perméable le cellophane reposant sur des racines de carotte non mycorhizées en culture (hairy root clone DC1), afin d'être exposées aux molécules diffusibles des racines (condition RE - root exudates) (MALBREIL, 2014).

La régulation génique fongique lors de la symbiose MA

La régulation génique fongique à l'état symbiotique a été analysée sur deux types de prélèvement dont nous précisons ci-après les compromis expérimentaux qui ont guidé leur

Chapitre 3 :

choix. D'une part sur du mycélium intra racinaire, obtenu par collecte de racines de *Medicago truncatula* mycorhizées pendant 6 semaines (4 semaines en système nurserie + 2 semaines en culture isolée - 57 à 60% de niveau de mycorhization (MALBREIL., 2014).

Ce matériel biologique présente diverses limitations les ARN fongiques et sont fortement dilués par les ARN végétaux malgré un taux élevé de mycorhization. Ces transcrits proviennent par ailleurs de différentes structures fongiques : arbuscules, hyphes se développant dans l'hôte de façon inter- et intra-cellulaire, mais aussi hyphopodes et hyphes courant à la surface des racines (les colorations racinaires montrent toutefois que les arbuscules et les hyphes inter/intra-cellulaires sont fortement prépondérants). D'autre part sur du mycélium extra racinaire obtenu sur des cultures in vitro de racines de carotte produite en boîte double compartiment. Cet hôte a été préféré à *Medicago truncatula*, dont des racines transformées par agrobactéries poussent plus lentement et produisent moins d'ERM en système double compartiment. les ERM sont concomitants aux IRM et afin d'identifier des gènes spécifiquement impliqués dans le développement du champignon dans les tissus végétaux, les ERM nous semblent correspondre à une condition de référence plus appropriée que les spores en germination (MALBREIL, 2014).

Chapitre 2 :

Tableau 7: Liste des 51 gènes les plus fortement exprimés dans les IRM comparativement aux ERM et qui possèdent une annotation. SP : peptide sécrété. Les valeurs $+\infty$ représentent les gènes non exprimés dans les ERM, mais détectés dans les IRM (MALBREIL., 2014).

ID protéiques	Annotations	IRM/ ERM	Moy des RPKM (IRM)	Moy des RPKM (ERM)	ID protéiques	Annotations	IRM/ ERM	Moy des RPKM (IRM)	Moy des RPKM (ERM)
11377	SP	$+\infty$	994.3	0	33560	Rich protein	$+\infty$	10.2	0
25518	Sp	$+\infty$	801.6	0	322915	Sp	13456.6	1186.9	0.1
7226	Sp	$+\infty$	419.0	0	248224	Sp	10990.2	2595.5	0.2
22081	SP	$+\infty$	155.3	0	337599	Serine/ threonine kinase	5436.2	1049.1	0.2
61649	Lipase-like	$+\infty$	123.1	0	17957	SP	3742.7	127.7	0.0
322556	Hydroxylase	$+\infty$	100.6	0	11536	Putative	3739.5	1323.3	0.3
12103	SP	$+\infty$	89.4	0	20607	SP	3575.1	411.0	0.1
34922	SP	$+\infty$	79.4	0	343985	SP	3184.8	1745.0	0.5
4928	SP	$+\infty$	71.3	0	6890	SP	2282.4	1252.0	0.5
72651	Cytochrome P450	$+\infty$	62.1	0	12926	SP	2077.8	146.4	0.1
51978	Serine protease	$+\infty$	58.5	0	18384	SP	1916.3	131.2	0.1
329082	SP	$+\infty$	56.4	0	30117	SP	1949.7	396.3	0.2
26422	Oxidoreducta	$+\infty$	54.5	0	344204	SP	1741.0	21684.5	11.7

Chapitre 3 :

	se								
62708	Cytochrome P450	+ ∞	49.4	0	9388	SP	1710.3	296.3	0.2
49071	Containing protien 5	+ ∞	46.3	0	349895	SP	1615.3	15067.9	8.8
31142	Cytochrome P450	+ ∞	45.6	0	75635	Transporter Mdr1	1551.2	51.8	0.0
26740	SP	+ ∞	45.6	0	30459	Superfamily protein	1520.6	619.1	0.4
74501	Serine protease	+ ∞	41.1	0	27325	Lipase family protein	1451.2	428.7	0.3
19646	SP	+ ∞	40.4	0	11869	SP	1333.7	369.7	0.3
321933	SP	+ ∞	38.5	0	21945	SP	1333.4	5961.6	4.2
51123	Cytochrome P450	+ ∞	34.4	0	7716	SP	1301.2	1306.5	0.9
19895	SP	+ ∞	30.3	0	8716	SP	1284.4	1300.4	0.9
44834	Cytochrome P450-like	+ ∞	24.7	0	8744	SP	1178.9	1234.2	1.0
77536	Cytochrome P450	+ ∞	20.8	0	322704	SP	1177.2	531.7	0.4
217882	SP	+ ∞	5.2	0	320886	Isoform 1	1109.3	112.7	0.1
32644	SP	+ ∞	12.7	0					

Chapitre 2 :

Tableau 8 : Liste des peptides sécrétés prédits différentiellement exprimés en réponse au GR24 et aux exsudats racinaires. Les valeurs correspondant au niveau de surexpression en comparant l'expression dans la condition indiquée à son contrôle correspondant. Code couleur : rouge foncé indique une forte induction (>10), le rouge clair à une induction comprise entre 2 et 10 dans les IRM, le bleu clair à une induction entre -2 et -10 dans les ERM. Les valeurs +∞ représentent les gènes non exprimés dans les contrôles, mais détectés dans les spores traitées au GR24 (MALBREIL., 2014)

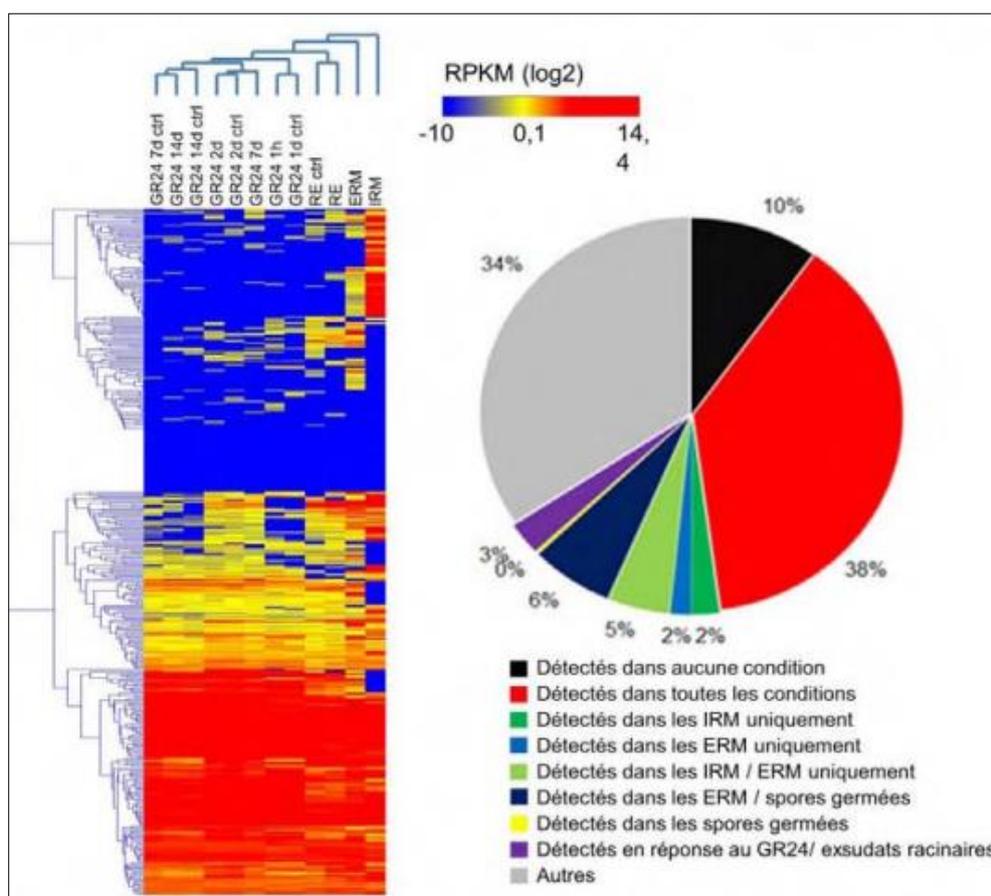
ID protéiques	Exsudats racinaires	GR2 4 1h	GR 24 2j	GR 24 7j	GR 24 14j	ID protéiques	Exsudats racinaires	GR24 1h	GR 24 2j	GR 24 7j	GR 24 14j
347085				23.9		341327	3.2				
342269				10.8		326009	2.6				
337168				-2.1	-2.4	336922	2.6				
345761				4.2		349684	3.6				
31003				5.2		216408	2.3				
25979				3.1		348533	2.3				
217882				4.1	2.8	344250	2.1				
334310				6.3		347071	-2.4				
7226			+∞			84949	-2.7				
345922		2.1				338978	-2.5				
340055		2.4				348693	-2.1				
26977		3.4				348497	-2.3				
344648	2.6										

Les données significatives sont comparées (val. abs. Expérimentale Différence>10 ; FDR<0,05). Le comparatif des données d'expression GR24 vs témoin aux différents temps montre que plus d'une centaine de gènes sont régulés. Après 1 heure de traitement au GR24, 123 gènes sont surexprimés dont 14 fortement (fold change>10x, FDR<0.05) et 17 gènes sont réprimés (Tableau7). Après 2 jours, seulement 33 gènes sont induits et 12 réprimés. Le nombre de gènes régulés augmente fortement après 7 jours avec 106 gènes induits (dont 11 fortement induits) et 13 réprimés. Enfin, au bout de 2 semaines après induction, il n'y a plus que 19 gènes induits et 10 sont réprimés (Tableau 7). Cependant, très peu de gènes restent induits (Tableau 7) ou réprimés (Tableau 7) aux différents temps de collecte de manière robuste à l'exception des gènes induits à 2 jours et 14 jours (51,5% et 63.2% des gènes

Chapitre 3 :

induits le sont dans une autre condition, respectivement). Au total, ce sont donc 237 gènes qui sont induits (Tableau 7). On peut également noter que l'ajout de GR24 induit l'expression de 9 transporteurs dont le transporteur de sucre MST2, l'aquaporine AQP1 et enfin un transporteur de nitrate. Enfin, il est intéressant de pointer qu'un gène codant pour une chitine synthase est très fortement induit de manière robuste à 1h (fold change = 55), 7 jours (fold change = 69) et 14 jours (fold change = 17) il est également fortement induit après 2 jours d'induction, mais non statistiquement robuste (Tableau 7) (MALBREIL., 2014).

Il y a très peu de gènes qui sont induits ou réprimés en commun en réponse au GR24 et aux exsudats racinaires (Tableau 7 et 8). Le gène codant pour la chitine synthase précédemment décrite est également surexprimée en réponse aux exsudats racinaires, bien que non statistiquement robuste. Enfin, seuls 2 gènes sont induits par le GR24 à tous les temps et par les exsudats racinaires (ID prot : 349048 – sans annotation et ID prot : 350118 -ATP-dependent protease LA LON) domain protein (MALBREIL., 2014).



fig(26): Représentation au niveau d'expression des gènes prédits pour coder des protéines sécrétées selon des condition biologique et carte thermique d'expression génétique (MALBREIL., 2014).

Réponse aux stimuli présymbiotiques

Seules les données significatives sont comparées (val. abs. Experimental Différence > 10 ; FDR < 0,05). Le comparatif des données d'expression GR24 vs témoin aux différents temps montre que plus d'une centaine de gènes sont régulés. Après 1 heure de traitement au GR24, 123 gènes sont surexprimés (dont 14 fortement) et 17 gènes sont réprimés. Après 2 jours, seulement 33 gènes sont induits et 12 réprimés. Le nombre de gènes régulés augmente fortement après 7 jours avec 106 gènes induits (dont 11 fortement induits) et 13 réprimés. Enfin, au bout de 2 semaines après induction, il n'y a plus que 19 gènes induits et 10 sont réprimés. Cependant, très peu de gènes restent induits ou réprimés aux différents temps de collecte de manière robuste à l'exception des gènes induits à 2 jours et 14 jours (51,5% et 63,2% des gènes (MALBREIL., 2014).

Enfin, il est intéressant de noter qu'un gène codant pour une chitine synthase est très fortement induit de manière robuste à 1h, 7 jours et 14 jours (fold change = 17) il est également fortement induit après 2 jours d'induction, mais non statistiquement robuste. Concernant les 46 gènes réprimés en réponse au GR24, seuls 7 présentent une annotation (2 cytochromes P450, une oxydoréductase, une protéine sécrétée putative, une pyridoxine 4-dehydrogenase et un facteur de transcription) (MALBREIL., 2014).

En réponse aux exsudats racinaires, 251 gènes sont induits dont 14 très fortement et 63 sont réprimés, dont 2 fortement. Ces effectifs sont à comparer aux 119 et 29 gènes différentiellement régulés respectivement à 7 et 14 jours après ajout de GR24, indiquant que les exsudats ont un fort effet inducteur.

Il y a très peu de gènes sont induits ou réprimés en commun en réponse au GR24 et aux exsudats racinaires. Le gène codant pour la chitine synthase précédemment décrite est également surexprimée en réponse aux exsudats racinaires, bien que non statistiquement robuste. Enfin, seuls 2 gènes sont induits par le GR24 à tous les temps et par les exsudats racinaires (MALBREIL., 2014).

2.5. Facteurs contrôlant l'interaction entre les deux partenaires.

Si le champignon est cultivé dans son hôte sans surveillance, le « coût » de l'infection (en transfert de carbone réduit, par exemple) pourrait facilement l'emporter sur tout « bénéfice » dérivé d'une meilleure absorption des nutriments. Le résultat net peut être une diminution de l'efficacité des plantes (KOIDE et SCHREINER, 1992).

La régulation de la symbiose implique un ensemble de mécanismes qui limitent ou renforcent l'infection fongique, en fonction des conditions environnementales (KOIDE et SCHREINER., 1992).

2.5.1. Les mécanismes de CMA et l'hôte contrôlant les associations

Parce que les CAM sont des symbiotes obligatoires, les gènes impliqués dans le détournement du métabolisme de l'hôte sont essentiels pour la stabilité de ces associations. Les CMA obtiennent des glucides dérivés de la photosynthèse des hôtes en échange de nutriments tels que le phosphore et l'azote. Jusqu'à récemment, on pensait que les CMA utilisaient cette source de carbone pour synthétiser des lipides pour leurs vastes réseaux mycéliens, mais l'analyse du génome de *R. irrégulier* a révélé l'absence d'acide gras synthase. Les SAF sont également absents dans d'autres génomes MA tels que ceux de *G. margarita* et *G. rosea* ainsi que dans cinq souches de *R. irréguliers* (KOBÆ et al., 2014). 36 lipases sécrétées putatives se trouvent dans le génome de *R. irregulieris*. L'extraction de génomes hôtes et non hôtes a révélé que plusieurs protéines de transfert de lipides non spécifiques pourraient être impliquées dans les associations AM. Ces protéines pourraient jouer un rôle dans le transfert des lipides de l'hôte aux champignons.

Les approches génomiques ont mis en lumière les mécanismes Hôte/CMA qui contrôlent les associations mycorhiziennes arbusculaires :

(a) Cycle de vie : Des données génomiques récentes ont révélé des souches homocaryotiques et dicaryotes potentielles de *Rhizophagus irréguliers*, ainsi qu'un locus d'accouplement putatif et des types d'accouplement. À l'heure actuelle, on ne sait pas si des événements de plasmogamie/caryogamie se produisent (Fig26).

(b) Exigences obligatoires. L'absence de voies métaboliques essentielles et de protéines (par exemple, la synthase des acides gras) dans les CAM a conduit à proposer de nouvelles hypothèses sur les origines des acides gras dans ces champignons oléogènes (Fig26).

(c) Interactome hôte–symbiote. En réponse aux signaux des plantes, les CMA produisent des lipochitoooligosaccharides et des chitoooligosaccharides courts (Fig26).

(d) Évolution des associations MA. L'acquisition de la « boîte à outils symbiotique hôte » s'est produite de manière progressive en commençant par les algues charophytes non mycorhiziennes. La corrélation entre la perte de symbiose et la perte de gènes essentiels de

Chapitre 3 :

cette boîte à outils a conduit à des approches innovantes d'exploration du génome pour identifier les gènes des plantes suivant le même modèle évolutif et les mêmes exigences pour les associations MA. Les comparaisons de génomes fongiques MA permettront l'identification d'une « boîte à outils symbiotique fongique » et sa conservation chez les Gloméromycota (Fig27).

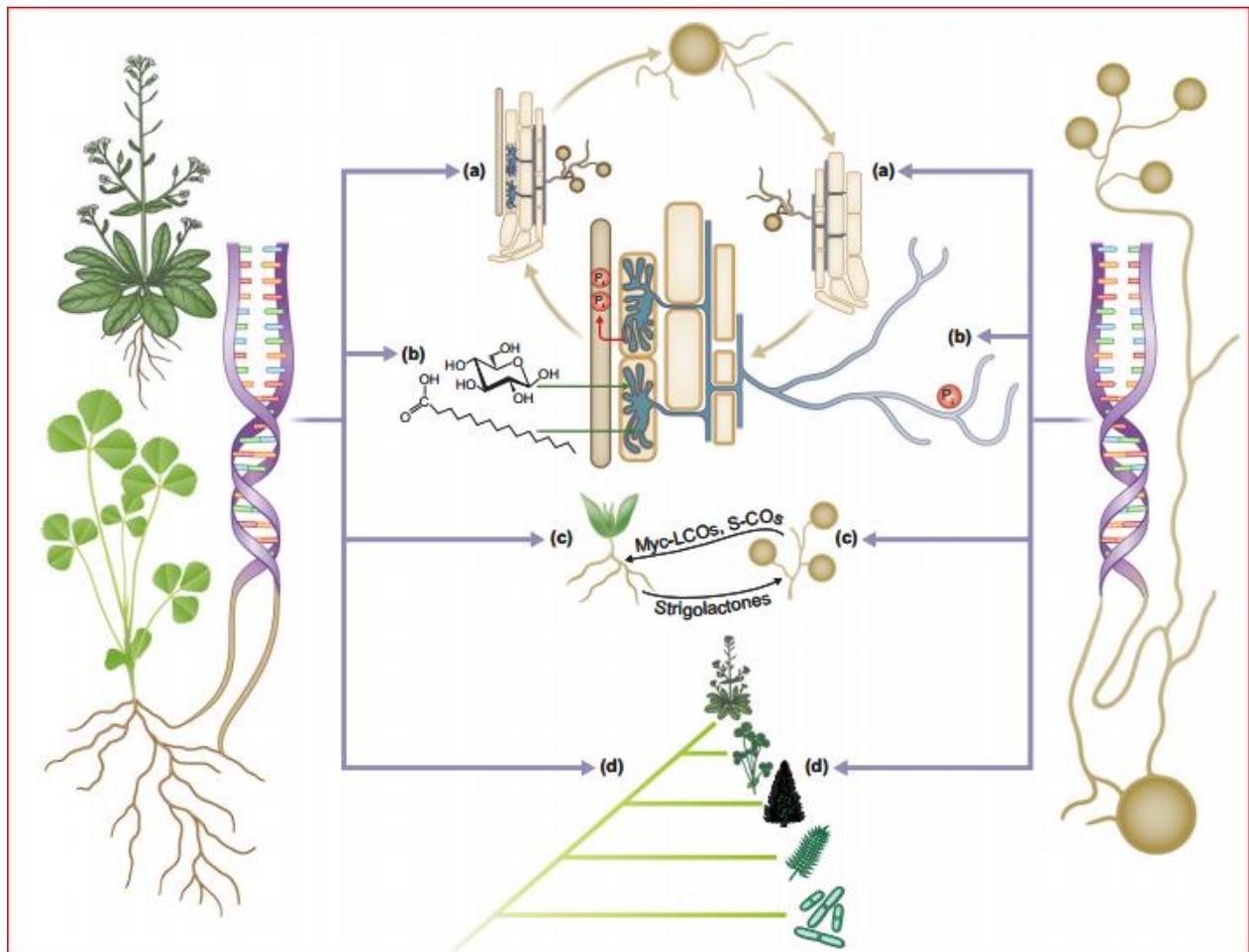


Fig (27): Les approches génomiques entre CMA et l'hôte (LAURENT, 2017)

2.5.2. Les nutriments comme contrôle de la symbiose

Bien que le transfert de nutriments ne soit pas le seul bénéfice pour les partenaires symbiotiques, il représente certainement un facteur de contrôle important des interactions mycorhiziennes. En raison des propriétés inhérentes des partenaires symbiotiques, toutes les interactions mutualistes plantes-microbes présentent essentiellement les mêmes schémas commerciaux et des caractéristiques structurelles similaires (HAUSE, 2005).

Chapitre 3 :

Les glucides sont fournis par la plante en échange de nutriments minéraux fournis par le microsymbiote. Les nutriments doivent être transportés à travers la plante et la membrane plasmique des microsymbiotes. Ces processus, en combinaison avec les protéines identifiées comme étant impliquées dans la symbiose MA (Fig 28).

Ce mécanisme repose sur l'existence d'un gradient de protons à travers la membrane considérée. La coloration des racines mycorhiziennes (*Allium porrum* et *Glomus versiforme*) au rouge neutre et au Lyso-Sensor Green DND-189 a révélé l'existence d'un compartiment acide en périphérie des arbuscules vraisemblablement identique à l'espace périarbusculaire séparant les membranes plasmiques de la plante et du champignon. Cette acidification de l'espace périarbusculaire correspond à des gradients de protons à travers la membrane arbusculaire fongique et la membrane périarbusculaire végétale alimentant les processus de transport à travers ces membranes (HAUSE, 2005).

Les gènes des H⁺-ATPases de la membrane plasmique des plantes ont été spécifiquement induits dans les cellules corticales des racines contenant des arbuscules. Les H⁺-ATPases fongiques impliquées dans le transfert symbiotique des nutriments ont été caractérisées. En ce qui concerne le transport des nutriments individuels, le transfert des glucides est considéré comme le principal avantage pour le partenaire symbiotique fongique. L'un des principaux facteurs expliquant la biotrophie obligatoire des champignons MA était la découverte que les hyphes extraradicaux de ces champignons sont incapables d'absorber les glucides. Ceci a été démontré par l'application de divers composés marqués au ¹³C pour diviser des boîtes de Pétri contenant des racines de *Daucus carota* transformées en ADN-T Ri colonisées par *R. intraradices* dans un compartiment et du mycélium extraradical du champignon seul dans l'autre compartiment. L'absorption de glucose et de fructose par les structures fongiques intraradicales a été documentée. Les H⁺-ATPases fongiques, possiblement impliquées dans l'absorption fongique des glucides de l'apoplaste, se sont avérées être principalement localisées sur les troncs arbusculaires et les hyphes intercellulaires, favorisant l'absorption des glucides par ces structures (HAUSE, 2005). Cette expérience de marquage a permis de décrire les étapes d'absorption des hexoses par le mycélium extraradical et d'observer leurs transferts vers les cellules corticales des racines symbiotiques (HAUSE, 2005).

Les racines des plantes colonisées réduisent l'activité de leur propre phosphate. système d'absorption et dépendent principalement de leurs symbiotes fongiques pour l'approvisionnement en phosphate (HAUSE, 2005). Des transporteurs de phosphate

Chapitre 3 :

impliqués dans l'absorption du phosphate du milieu externe vers les hyphes fongiques ont été clonés à partir de *G. versiforme* et *G. intraradices*. Les deux transporteurs sont similaires aux membres de la famille des transporteurs de phosphates végétaux Pht1, qui contient des transporteurs H⁺-dépendants de haute affinité. Les transporteurs de la même famille de protéines sont spécifiquement exprimés dans les racines AM et ont été clonés à partir de *Solanum tuberosum*, *M. truncatula* et *Oryza sativa*. L'immunolocalisation du transporteur de phosphate MtPT4 de *M. truncatula* suggère sa localisation spécifique dans la membrane périarbusculaire. Cette localisation caractérise MtPT4 comme un transporteur important utilisant le gradient de pH établi à travers la membrane périarbusculaire afin de capter le phosphate libéré des arbuscules fongiques vers l'espace périarbusculaire (Fig.28).

Outre le phosphate, un certain nombre de nutriments minéraux et plus particulièrement l'eau sont transportés par les CMA vers leurs plantes hôtes. Dans le cas du nitrate, les CMA jouent un rôle encore plus actif par rapport au phosphate, car ils sont capables de libérer le nitrate de la matière organique complexe du sol. Peu de protéines impliquées dans le transport du nitrate dans les racines mycorhizées ont été trouvées jusqu'à présent, parmi lesquelles un transporteur de nitrate de tomate avec des niveaux de transcription accrus dans les racines colonisées (HAUSE,2005).

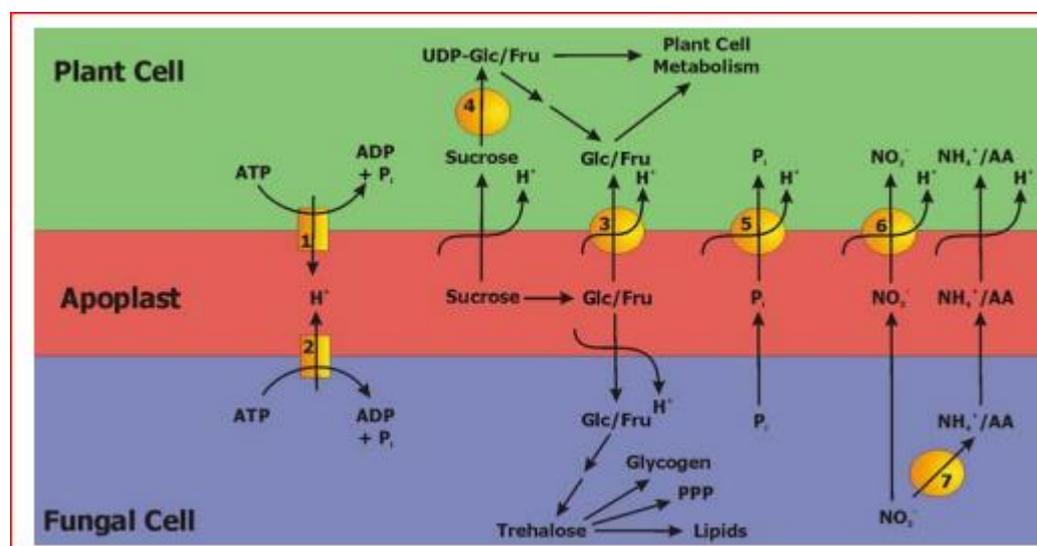


Fig (28): Transfert de nutriments dans les racines AM. Les enzymes et les transporteurs décrits comme étant spécifiquement induits dans les racines AM sont indiqués.

2.5.3. Les signaux comme contrôle de la symbiose

Afin que la symbiose soit établie, des événements de signalisation moléculaire qui conduisent à différents changements physiologiques et anatomiques doivent se produire dans les symbiotes. Ces signaux peuvent être échangés entre le champignon et la plante hôte dans la zone racinaire, au point d'attache ou à l'intérieur de la racine elle-même. Les signaux établis par l'hôte peuvent influencer la germination des spores, le taux d'extension du tube germinatif et la direction de l'extension du tube germinatif. Des signaux à la surface de la racine peuvent réguler l'adhésion et la pénétration. Les signaux dans la racine peuvent influencer la myogénèse, le taux de transfert des glucides vers les champignons, le taux de croissance des champignons dans la racine, la probabilité de réinfection, la production de vésicules et de spores, et il contrôle la symbiose entre les champignons et les racines (KOIDE et SCHREINER, 1992).

Par exemple le NRF1 et NRF5 sont des récepteurs kinases spécifiques pour la reconnaissance du facteur Nod et médient des réponses spécifiques à Rhizobia. Les récepteurs kinases SYMRK/NORK pourraient être les premiers récepteurs agissant dans la voie de signalisation de la mycorhization arbusculaire. Ces récepteurs activent, probablement par phosphorylation, DMI1, un canal ionique prédit. Ce canal ionique est nécessaire pour le pic de calcium dans les poils absorbants interagissant avec Rhizobia. De plus, la DMI3, la protéine kinase dépendante du calcium et de la calmoduline (CCaMK), est impliquée dans les deux voies de signalisation, ce qui indique que Ca^{2+} pourrait également être un messager dans la signalisation mycorhizienne (Fig 29) (HAUSE, 2005).

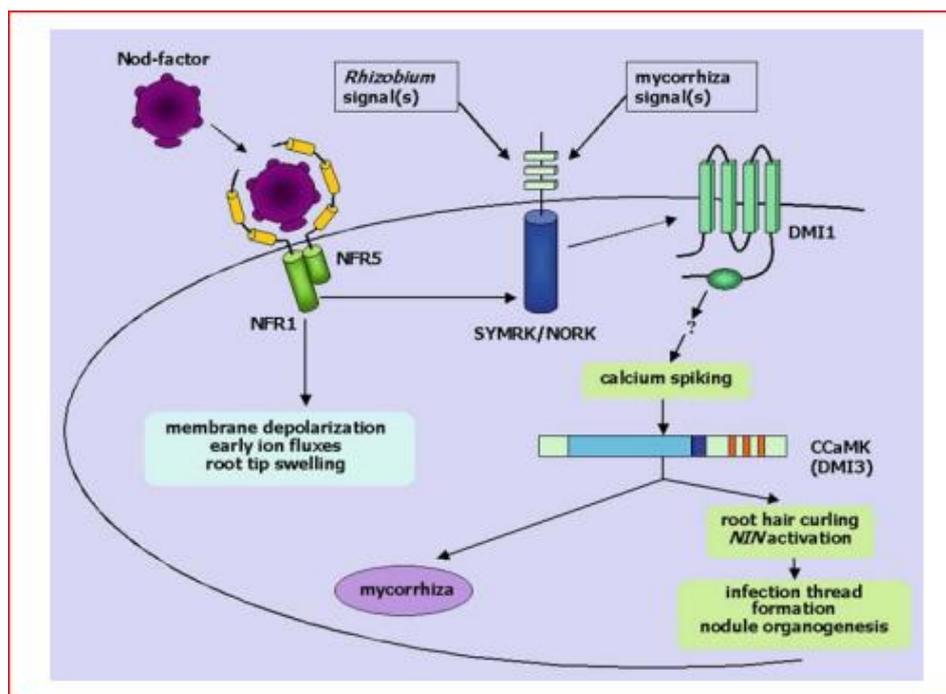
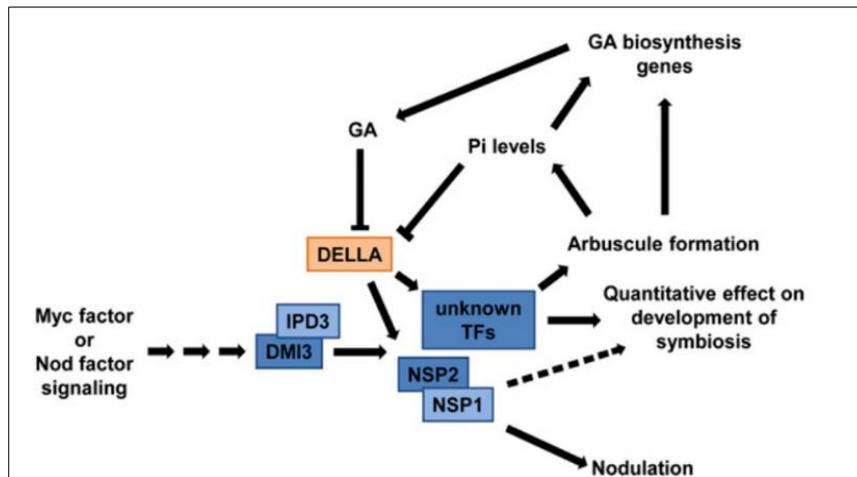


Fig (29): Modèle de voies de signalisation selon l'analyse génétique des gènes SYM (adapté de PARNISKE 2004; HAUSE,2005).

3.5.4. Le protéine DELLA comme contrôle de la symbiose

La symbiose mycorhizienne est extrêmement ancienne et a été trouvée dans les premières plantes terrestres, suggérant que le rôle des DELLA dans la symbiose MA est probablement très ancien. Un rôle pour SLR1 au cours de la symbiose CAM fournit un lien direct entre les niveaux de GA et la colonisation MA. Le fait que SLR1 soit nécessaire pour la colonisation explique pourquoi le traitement GA inhibe la symbiose arbusculaire: la dégradation induite par GA de SLR1 limitera la signalisation AM (YU et al., 2014).

Lier la signalisation MA à une composante de la signalisation GA devrait permettre une régulation hormonale directe de la colonisation. Ainsi, GA, agissant comme un signal général pendant le développement de la plante, peut réguler l'association MA, vraisemblablement en fonction de l'état de développement de la plante. Les DELLA agissent comme un nœud pour la diaphonie lors des réponses nutritionnelles, du stress abiotique, de la perception de la lumière et de la signalisation de plusieurs hormones en interaction, notamment l'auxine, l'éthylène, l'acide abscissique et les brassinostéroïdes. La colonisation par MA est étroitement régulée par l'hôte en réponse à son environnement local (Fig.30) (YU et al., 2014).



Fig(30): Un modèle intégrant les DELLA et la symbiose MA (FLOSS et al., 2013)

Les protéines DELLA appartiennent à la famille des protéines GRAS et agissent comme des répresseurs de la gibbérelline (GA) qui y signalent en limitant la croissance des plantes. Trois études indépendantes ont maintenant montré que les protéines DELLA sont nécessaires au développement de l'MA (GUTJAHR., 2014).

Un phénotype remarquable a été observé dans les racines d'un double mutant de *M. truncatula* *della1 della2* : le nombre d'arbuscules était fortement réduit tandis que la colonisation de la longueur des racines était normale et les hyphes intraradicalaires semblaient proliférer encore plus que dans le type sauvage. Les quelques arbuscules qui ont pu se former dans *della1 della2* se sont développés jusqu'à leur pleine maturité, ce qui indique que les protéines DELLA sont nécessaires à l'initiation de la formation des arbuscules mais pas aux stades ultérieurs du développement des arbuscules). Cependant, le génome de *M. truncatula* contient trois gènes DELLA et on ne sait pas comment la perturbation des trois gènes DELLA affecterait la MA (GUTJAHR, 2014).

Chapitre 3 :

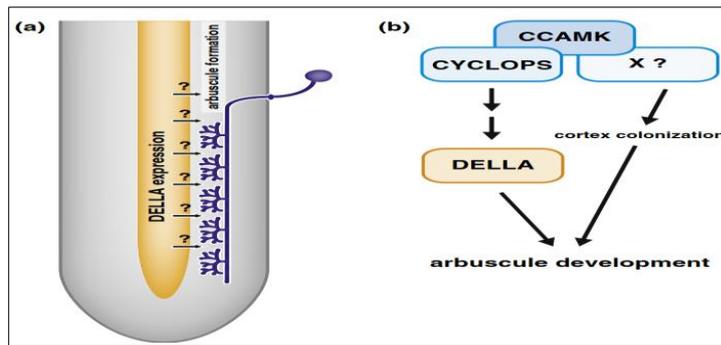


Fig (31) Les protéines DELLA fonctionnent dans le développement des arbuscules (GUTJAHR, 2014).

La gamme de phénotypes observés chez *Medicago*, le pois et le riz indique un double rôle des protéines DELLA dans la promotion de la colonisation des couches cellulaires externes ainsi que la formation des arbuscules dans le cortex .Cette hypothèse est cohérente avec une étude précédente montrant une inhibition dose-dépendante du développement de CM par le traitement GA du pois où des concentrations plus faibles en GA inhibent la formation d'arbuscules tandis que des concentrations plus élevées supprimaient complètement la colonisation (Fig 31)(GUTJAHR, 2014).

Conclusion

Les \varnothing CMA étaient et sont toujours au centre de l'attention des chercheurs en raison de leur grande utilité lors de la symbiose avec diverses plantes dans différentes régions du monde, que ce soit leur utilité pour fournir une nourriture importante pour la vie végétale ou pour leur résistance au stress et aux maladies des plantes, qui les rend importants pour l'agriculture et la production agricole en tant qu'alternative aux pesticides nocifs et pour éviter des pertes soit financières ou matérielles importantes. Par conséquent, l'étude des aspects moléculaires et génétiques a été abordée pour comprendre les mécanismes de leur travail et de leur symbiose, malgré la difficulté de la recherche. Dans notre présente étude nous avons essayé de passer en revue les principales études scientifiques qui ont mis l'accent sur le principe de la symbiose mycorhizienne arbusculaire en focalisant sur la spécificité plante hôte/champignon arbusculaire et tous les aspects phénotypiques et génotypiques qui peuvent influencer la symbiose de façon directe ou indirecte.

Cette revue bibliographique nous a permis de confirmer qu'il existe une spécificité entre les deux partenaires de la symbiose et que cette spécificité est non seulement dépendante de la plante et du champignon lui-même mais elle est tributaire des différents facteurs environnementaux qui peuvent soit la favoriser soit la ralentir.

Cette étude est un point de départ pour des études ultérieures visant à étudier l'aspect de la spécificité dans les environnements bien déterminés tel que le milieu steppique et d'essayer de définir les principaux couples formant les associations symbiotiques sous les différents stress abiotiques.

Références bibliographiques

❖ B ❖

- Barker, D. G., Bianchi, S., Blondon, F., Dattée, Y., Duc, G., Essad, S., ... & Huguet, T. (1990). *Medicago truncatula*, a model plant for studying the molecular genetics of the Rhizobium-legume symbiosis. *Plant Molecular Biology Reporter*, 8(1), 40-49.
- Begum, N., Qin, C., Ahanger, M. A., Raza, S., Khan, M. I., Ashraf, M., ... & Zhang, L. (2019). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. *Frontiers in plant science*, 10, 1068.
- Bender, S. F., Wagg, C., & van der Heijden, M. G. (2016). An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. *Trends in ecology & evolution*, 31(6), 452-440.
- Berger, F., & Gutjahr, C. (2021). Factors affecting plant responsiveness to arbuscular mycorrhiza. *Current Opinion in Plant Biology*, 59, 101994.
- Berruti, A., Lumini, E., Balestrini, R., & Bianciotto, V. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. *Frontiers in microbiology*, 6, 1559.
- BERTA, G., Fusconi, A., & Hooker, J. E. (2002). Arbuscular mycorrhizal modifications to plant root systems: scale, mechanisms and consequences. In *Mycorrhizal technology in agriculture* (pp. 71-85). Birkhäuser, Basel.
- Blaszkowski, J., Czerniewska, B. (2008). *Glomus eburneum* and *scutellospora fulgida*, species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota), new for Europe, *Acta mycol*, 43(1), P37-65.
- Bonfante, P., & Genre, A. (2010). Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications*, 1(1), 1-11.
- Boris, L., & Tomáš, L. (2018). Arbuscular mycorrhizae modify winter wheat root morphology and alleviate phosphorus deficit stress. *Plant, soil and environment*, 64(1), 47-52.

❖ C ❖

- Cely, M. V., De Oliveira, A. G., De Freitas, V. F., de Luca, M. B., Barazetti, A. R., Dos Santos, I. M., ... & Andrade, G. (2016). Inoculant of arbuscular mycorrhizal fungi (*Rhizophagus clarus*) increase yield of soybean and cotton under field conditions. *Frontiers in Microbiology*, 7, 720.
- Citernesi, A. S., Vitagliano, C., & Giovannetti, M. (1998). Plant growth and root system morphology of *Olea europaea* L. rooted cuttings as influenced by arbuscular mycorrhizas. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 73(5), 647-654.
- Clapp, J. P., Helgason, T., Daniell, T. J., Peter, J., & Young, W. (2003). Genetic studies of the structure and diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities. In *Mycorrhizal ecology* (pp. 201-224). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Courtney, K. C., Bainard, L. D., Sikes, B. A., Koch, A. M., Maherali, H., Klironomos, J. N., & Hart, M. M. (2012). Determining a minimum detection threshold in terminal restriction fragment length polymorphism analysis. *Journal of microbiological methods*, 88(1), 14-18.

❖ D ❖

- Damien Aubert, *Classer le vivant : Les perspectives de la systématique évolutionniste moderne*, Paris, Ellipses, 2017, 496 p
- Dexheimer J. (1997). Etude structurale et fonctionne des interfaces entre le champignon et la plante- hôte, sp, P43-56.
- Diagne, N., Ngom, M., Djighaly, P. I., Fall, D., Hoher, V., & Svistoonoff, S. (2020). Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and performance: Importance in biotic and abiotic stressed regulation. *Diversity*, 12(10), 370.
- Doidy, J., van Tuinen, D., Lamotte, O., Corneillat, M., Alcaraz, G., & Wipf, D. (2012). The *Medicago truncatula* sucrose transporter family: characterization and implication of key members in carbon partitioning towards arbuscular mycorrhizal fungi. *Molecular Plant*, 5(6), 1346-1358.
- Drigo, B., Pijl, A. S., Duyts, H., Kielak, A. M., Gamper, H. A., Houtekamer, M. J., ... & Kowalchuk, G. A. (2010). Shifting carbon flow from roots into associated

microbial communities in response to elevated atmospheric CO₂. Proceedings of the National Academy of Sciences.10942-10938 ,(24)107

- Dsouza, J. (2019). Techniques for the mass production of Arbuscular Mycorrhizal fungal species. In *Advances in Biological Science Research* (pp. 445-451). Academic Press.

❖ E ❖

- Estrada, B., Aroca, R., Barea, J. M., & Ruiz-Lozano, J. M. (2013). Native arbuscular mycorrhizal fungi isolated from a saline habitat improved maize antioxidant systems and plant tolerance to salinity. *Plant science*, 201, 42-51.

❖ F ❖

- Floss, D. S., Levy, J. G., Lévesque-Tremblay, V., Pumplin, N., & Harrison, M. J. (2013). DELLA proteins regulate arbuscule formation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(51), E5025-E5034.
- Fortin, J. A., Plenchette, C., & Piché, Y. (2015). Les mycorhizes: La nouvelle révolution verte. Éditions MultiMondes.
- FortinJA (2013), les mycorhizes en agriculture et horticulture : le model canadien, revue jardins de france de la société nationale d'hoticulture de France et de ses sociétés adhérentes, numéro 622, pp14-15.

❖ G ❖

- Garbaye J. (2013). La symbiose mycorrhizienne, une association entre les plantes et les champignons. Versailles, France, Éditions Quae, 251 p.
- Gavériaux, J.P. (2012-2). Les Glomeromycota- Mycorhizes V AM et Geosiphon pyriformis (kutzing) wettstein, 92, PO 1-1 7.
- Gianinazzi, S., Gollotte, A., Binet, M. N., van Tuinen, D., Redecker, D., & Wipf, D. (2010). Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza*, 20(8), 519-530.

- Gianinazzi-Pearson, V. (1996). Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi: getting to the roots of the symbiosis. *The Plant Cell*, 8(10), 1871.
- Gobat, J. M., Aragno, M., & Matthey, W. (2010). *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols* (Vol. 14). PPUR Presses polytechniques.
- Gorzelak, M. A., Holland, T. C., Xing, X., & Hart, M. M. (2012). Molecular approaches for AM fungal community ecology: a primer. *Journal of microbiological methods*, 90(2), 108-114.
- GOTO BT, SILVA GA, ASSIS D, SILVA DK, SOUZA RG, FERREIRA AC and OEHLF (2012) Intraornatosporaceae (Gigasporales), a new family with two new genera and two new species. *Mycotaxon*, 119(1), 117-132.
- Guldner, E., Godelle, B., & Galtier, N. (2004). Molecular Adaptation in Plant Hemoglobin, a Duplicated Gene Involved in Plant–Bacteria Symbiosis. *Journal of molecular evolution*, 59(3), 416-425..
- Guo, X., & Gong, J. (2014). Differential effects of abiotic factors and host plant traits on diversity and community composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungi in a salt-stressed ecosystem. *Mycorrhiza*, 24(2), 79-94.
- Gutjahr, C. (2014). Phytohormone signaling in arbuscular mycorrhiza development. *Current opinion in plant biology*, 20, 26-34.

❖ H ❖

- Habte, M., & Osorio, N. W. (2001). *Arbuscular mycorrhizas: producing and applying arbuscular mycorrhizal inoculum*. University of Hawaii.
- Harrier, L. A. (2001). The arbuscular mycorrhizal symbiosis: a molecular review of the fungal dimension. *Journal of Experimental Botany*, 52(suppl_1), 469-478.
- Harrison, M. J. (1997). The arbuscular mycorrhizal symbiosis. In *Plant-microbe interactions* (pp. 1-34). Springer, Boston, MA.
- HAUSE, B., & Fester, T. (2005). Molecular and cell biology of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Planta*, 221(2), 184-196.
- He, zhili., Van Nostrand, J. D., Deng, Y., & Zhou, J. (2011). Development and applications of functional gene microarrays in the analysis of the functional diversity,

composition, and structure of microbial communities. *Frontiers of Environmental Science & Engineering in China*, 5(1), 1-20.

❖ J ❖

- Jansa, J., Erb, A., Oberholzer, H. R., Šmilauer, P., & Egli, S. (2014). Soil and geography are more important determinants of indigenous arbuscular mycorrhizal communities than management practices in Swiss agricultural soils. *Molecular Ecology*, 23(8), 2118-2135.

❖ K ❖

- Kaiser, C., Kilburn, M. R., Clode, P. L., Fuchslueger, L., Koranda, M., Cliff, J. B., et al. (2015). Exploring the transfer of recent plant photosynthates to soil microbes: mycorrhizal pathway vs direct root exudation. *New Phytol.* 205, 1537–1551. doi: 10.1111/nph.13138
- Kobae Y, Gutjahr C, Paszkowski U, Kojima T, Fujiwara T, Hata S. 2014. Lipid droplets of arbuscular mycorrhizal fungi emerge in concert with arbuscule collapse. *Plant & Cell Physiology* 55: 1945– 1953.
- Koide, R. T., & Schreiner, R. P. (1992). Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual review of plant biology*, 43(1), 557-581.
- Kosuta, S., Chabaud, M., Loughon, G., Gough, C., Dénarié, J., Barker, D. G., & Bécard, G. (2003). A Diffusible Factor from Arbuscular Mycorrhizal Fungi Induces Symbiosis-Specific MtENOD11 Expression in Roots of *Medicago truncatula*. *Plant physiology*, 131(3), 952-962.

❖ L ❖

- Le séquençage du génome - Semences Pédagogie (gnis-pedagogie.org) (consulté le 16/06/2021) en ligne, url: Le séquençage du génome - Semences Pédagogie (gnis-pedagogie.org)
- Lee, E. H., & Eom, A. H. (2015). Growth characteristics of *Rhizophagus clarus* strains and their effects on the growth of host plants. *Mycobiology*, 43(4), 444-449.

- Lehman, R. M., Taheri, W. I., Osborne, S. L., Buyer, J. S., & Douds Jr, D. D. (2012). Fall cover cropping can increase arbuscular mycorrhizae in soils supporting intensive agricultural production. *Applied Soil Ecology*, 61, 300-304.
- Liu, R., & Wang, F. (2003). Selection of appropriate host plants used in trap culture of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 13(3), 123-127.
- Lovato, P. E., Schüepp, H., Trouvelot, A., & Gianinazzi, S. (1995). Application of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in orchard and ornamental plants. In *Mycorrhiza* (pp. 443-467). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Lugo, M. A., Ferrero, M., Menoyo, E., Estévez, M. C., Siñeriz, F., & Antón, A. (2008). Arbuscular mycorrhizal fungi and rhizospheric bacteria diversity along an altitudinal gradient in South American Puna grassland. *Microbial ecology*, 55(4), 705.
- Luttge, U., Kluge, M., Bauer, G. (2002). *Botanique*, 3ème Edition, Lavoisier, Paris, 571P.

❖ M ❖

- Malbreil, M., Tisserant, E., Martin, F., & Roux, C. (2014). Genomics of arbuscular mycorrhizal fungi: out of the shadows. *Advances in Botanical Research*, 70, 259-290.
- Malbreil, M. (2014). La biologie du champignon mycorrhizien à arbuscules *Rhizophagus irregularis* DAOM 197198 à la lumière de la génomique et de la transcriptomique (Doctoral dissertation, Université de Toulouse, Université Toulouse III-Paul Sabatier).
- Manoharan, L., Rosenstock, N. P., Williams, A., & Hedlund, K. (2017). Agricultural management practices influence CMA diversity and community composition with cascading effects on plant productivity. *Applied Soil Ecology*, 115, 53-59.
- MASSOUMOU, M., van Tuinen, D., Chatagnier, O., Arnould, C., Brechenmacher, L., Sanchez, L., ... & Gianinazzi-Pearson, V. (2007). *Medicago truncatula* gene responses specific to arbuscular mycorrhiza interactions with different species and genera of Glomeromycota. *Mycorrhiza*, 17(3), 223-234.

- Millar, N. S., & Bennett, A. E. (2016). Stressed out symbiotes: hypotheses for the influence of abiotic stress on arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia*, 182(3), 625-641.
- Miransari, M. (2011). Soil microbes and plant fertilization. *Applied microbiology and biotechnology*, 92(5), 875-885.
- Miyauchi, S., Kiss, E., Kuo, A. et al. Large-scale genome sequencing of mycorrhizal fungi provides insights into the early evolution of symbiotic traits. *Nat Commun* 11, 5125 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18795-w>.
- Montero, H., Choi, J., & Paszkowski, U. (2019). Arbuscular mycorrhizal phenotyping: the dos and don'ts. *The New Phytologist*, 221(3), 1182.
- Morton, J.B. et Redecker, D. (2001). Two families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae with two new genera Archaeospora and Paraglomerum, Based on concordant molecular and morphological characters, *Mycologie*, 93, Pl 81-195.
- Mosse B. (1957). Growth and chemical composition of mycorrhizal and non-mycorrhizal apples. *Nature* 179 923–924 mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 55: 158-161.

❖ P ❖

- Park, H. J., Floss, D. S., Levesque-Tremblay, V., Bravo, A., & Harrison, M. J. (2015). Hyphal branching during arbuscule development requires Reduced Arbuscular Mycorrhizal 1. *Plant Physiology*, 169(4), 2774-2788.
- Parniske, M. (2004). Molecular genetics of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current opinion in plant biology*, 7(4), 414-421.

❖ S ❖

- Sade, D., Brotman, Y., Eybishtz, A., Cuadros-Inostroza, Á., Fernie, A. R., Willmitzer, L., & Czosnek, H. (2013). Involvement of the hexose transporter gene LeHT1 and of sugars in resistance of tomato to tomato yellow leaf curl virus. *Molecular plant*, 6(5), 1707-1710.
- Sadhana, B. (2014). Arbuscular Mycorrhizal Fungi (CMA) as a biofertilizer-a review. *Int J Curr Microbiol App Sci*, 3(4), 384-400.

- Saito, M., & Marumoto, T. (2002). Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi: the status quo in Japan and the future prospects. *Diversity and Integration in Mycorrhizas*, 273-279.
- Säle, V., Aguilera, P., Laczko, E., Mäder, P., Berner, A., Zihlmann, U., ... & Oehl, F. (2015). Impact of conservation tillage and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 84, 38-52.
- Sanders, I. R. (1999). No sex please, we're fungi. *Nature*, 399(6738), 737-738.
- Santander, C., Aroca, R., Ruiz-Lozano, J. M., Olave, J., Cartes, P., Borie, F., & Cornejo, P. (2017). Arbuscular mycorrhiza effects on plant performance under osmotic stress. *Mycorrhiza*, 27(7), 639-657.
- Schnoor, T. K., Lekberg, Y., Rosendahl, S., & Olsson, P. A. (2011). Mechanical soil disturbance as a determinant of arbuscular mycorrhizal fungal communities in semi-natural grassland. *Mycorrhiza*, 21(3), 211-220.
- SCHÜBLER, A., Schwarzott, D., & Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological research*, 105(12), 1413-1421.
- Schweiger, R., & Müller, C. (2015). Leaf metabolome in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 26, 120-126.
- Selosse, M.A., Duhoceux, E., Oriche, N. (2004). Intractin rhiziennes, In, atlas de biologie et interaction cher les plants, Dunod, paris, P54-78.
- SHI, Z. Y., Zhi-kai, D., XU, Q., LI, M., & LIU, R. J. (2006). Effects of Media and Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Growth and Yield of Watermelon [J]. *Journal of Laiyang Agricultural College*, 1.
- Simon, L., Lalonde, M., & Bruns, T. D. (1992). Specific amplification of 18S fungal ribosomal genes from vesicular-arbuscular endomycorrhizal fungi colonizing roots. *Applied and environmental microbiology*, 58(1), 291-295.
- Singh, S. (2001). Role of mycorrhiza in tree plantings in the field, Part II: field inoculation, fungal succession, and effect of climatic and edaphic factors. *Mycorrhiza News*, 12(4), 2-12.

- Smith, S. E., & Read, D. J. (1997). The symbiosis forming VA mycorrhizas. Mycorrhizal symbiosis. 2nd edition. Academic Press, Inc., San Diego, CA,(EE. UU.), 9-11.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2010). Mycorrhizal symbiosis. Academic press.
- Smith SE, Read DJ (1997), Mycorrhizal symbiosis. Second edition. Academic Press; Harcourt Brace and Company Publishers, 605p.
- Smith SE, Read DJ . (2008).Mycorrhizal Symbiosis. 3rd edn, Academic Press: London, UK.
- Strack, D., Fester, T., HAUSE, B., Schliemann, W., & Walter, M. H. (2003). Arbuscular mycorrhiza: biological, chemical, and molecular aspects. Journal of chemical ecology, 29(9), 1955-1979.
- Strullu D. G. 1991. Mycorrhizes et développement des plantes. In : Strullu DG., Garbaye J., Perrin P., Plenchette C. eds. Les mycorrhizes des arbres et plantescultivées. Paris: Lavoisier, 51-91.
- Sugiyama, A. (2019). The soybean rhizosphere: Metabolites, microbes, and beyond— A review. Journal of advanced research, 19, 67-73.

❖ T ❖

- TACON L. F. 1985. INRA Nancy- La Recherche n° 166 mai.
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. Nature, 418(6898), 671-677.
- Tsiafouli, M. A., Thébault, E., Sgardelis, S. P., De Ruiter, P. C., Van Der Putten, W. H., Birkhofer, K., ... & Hedlund, K. (2015). Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. Global change biology, 21(2), 973-985.

❖ V ❖

- Van Der Heijden, M. G., Klironomos, J. N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., ... & Sanders, I. R. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. Nature, 396(6706), 69-72.

- van der Heijden, M. G., Martin, F. M., Selosse, M. A., & Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New phytologist*, 205(4), 1406-1423.
- Verbruggen, E., van der Heijden, M. G., Rillig, M. C., & Kiers, E. T. (2013). Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success. *New Phytologist*, 197(4), 1104-1109.

❖ W ❖

- Wagg, C., Jansa, J., Stadler, M., Schmid, B., & Van Der Heijden, M. G. (2011). Mycorrhizal fungal identity and diversity relaxes plant–plant competition. *Ecology*, 92(6), 1303-1313.
- Wang, M. Y., Diao, Z. K., Liang, M. X., & Liu, R. J. (2005). Advances in the study of AM fungal diversity in agroecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 25(10), 2744-2749.
- Williams, A., Manoharan, L., Rosenstock, N. P., Olsson, P. A., & Hedlund, K. (2017). Long-term agricultural fertilization alters arbuscular mycorrhizal fungal community composition and barley (*H ordeum vulgare*) mycorrhizal carbon and phosphorus exchange. *New Phytologist*, 213(2), 874-885.
- WRIGHT, S. F. (2005). Management of arbuscular mycorrhizal fungi. *Roots and soil management: interactions between roots and the soil*, 48, 181-197.

❖ X ❖

- Xiang, D., Verbruggen, E., Hu, Y., Veresoglou, S. D., Rillig, M. C., Zhou, W., ... & Chen, B. (2014). Land use influences arbuscular mycorrhizal fungal communities in the farming–pastoral ecotone of northern China. *New Phytologist*, 204(4), 968-978.
- Xing, X., Koch, A. M., Jones, A. M. P., Ragone, D., Murch, S., & Hart, M. M. (2012). Mutualism breakdown in breadfruit domestication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1731), 1122-1130.

❖ Y ❖

- Yang, H., Yuan, Y., Zhang, Q., Tang, J., Liu, Y., & Chen, X. (2011). Changes in soil organic carbon, total nitrogen, and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi along a large-scale aridity gradient. *Catena*, 87(1), 70-77.
- Yang, H., Zang, Y., Yuan, Y., Tang, J., & Chen, X. (2012). Selectivity by host plants affects the distribution of arbuscular mycorrhizal fungi: evidence from ITS rDNA sequence metadata. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 1-13.
- Yu, N., Luo, D., Zhang, X., Liu, J., Wang, W., Jin, Y., ... & Wang, E. (2014). A DELLA protein complex controls the arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants. *Cell research*, 24(1), 130-133.

❖ Z ❖

- Zarei, M., Hempel, S., Wubet, T., Schäfer, T., Savaghebi, G., Jouzani, G. S., ... & Buscot, F. (2010). Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil chemical properties and heavy metal contamination. *Environmental Pollution*, 158(8), 2757-2765.
- Zhalnina, K., Louie, K. B., Hao, Z., Mansoori, N., da Rocha, U. N., Shi, S., et al. (2018). Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nat. Microbiol.* 3, 470–480. doi: 10.1038/s41564-018-0129-3.

ملخص

في النظم البيئية الطبيعية ، تقترن جذور العديد من النباتات مع الفطريات الجذرية الشجرية (AM)، وأهم منفعة لهذا التعايش هو الزيادة في تغذية الفوسفور. ومع ذلك ، فقد لوحظت آثار أخرى ، بما في ذلك زيادة المقاومة للضغوط اللاأحيائية والحيوية. لا تزال معرفة العناصر الأساسية لهذا التعايش ضعيفة الى حد ما ، مع ذلك، فقد حاولنا في هذه الدراسة ذكر مختلف الجوانب من هذا التعايش من خلال التركيز على تفاعلات الأنماط الظاهرية / الأنماط الجينية للنبات مع الأنماط الظاهرية / الأنماط الجينية للفطريات الجذرية ، قمنا بتسليط الضوء على الجانب الجزيئي والتغيرات التي طورت داخل كلا الشريكين أثناء التعايش. ويمكن استخدام هذه الدراسة كأساس لإجراء المزيد من الدراسات العملية على تفاعلات الأنماط الظاهرية/الجينية: بين المضيف والفطريات الجذرية من خلال تتبع التغيرات الجزيئية أثناء التعايش.

الكلمات المفتاحية: الفطريات الجذرية الشجرية، التعايش، الجينوم الوظيفي، التقنيات الجزيئية.

Résumé

Dans les écosystèmes naturels, les plantes vasculaires se trouvent en association avec des champignons mycorhiziens arbusculaires (CMA). L'avantage le plus important de cette symbiose est l'augmentation de la nutrition en phosphore. Cependant, d'autres effets ont été observés, notamment une résistance accrue aux stress abiotiques et biotiques. Les connaissances actuelles sur les éléments de base de cette symbiose sont assez vagues. Dans la présente étude nous avons essayé de passer en revue les divers aspects de cette symbiose en focalisant sur les interactions phénotypes/génotypes-plantes avec les phénotype/génotypes des CMA. Nous nous sommes également intéressés à l'aspect moléculaire de la symbiose et les changements élaboré au sein des deux partenaires lors de l'installation de la symbiose. Cette étude peut servir de base à d'autres études pratiques sur les interactions phénotypes/génotypes : hôte/CMA en suivant les changements moléculaires lors de l'installation de la symbiose.

Mots clés : champignons mycorhiziens arbusculaires, symbiose, génome fonctionnel, techniques moléculaires.

Abstract

In natural ecosystems, vascular plants are found in association with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). The most important benefit of this symbiosis is the increase in phosphorus nutrition. However, other effects were observed, including increased resistance to abiotic and biotic stress. Current knowledge of the basic elements of this symbiosis is rather vague. In this study, we have attempted to review the various aspects of this symbiosis by focusing on the phenotypes/genotypes-plant interactions with the phenotype/genotypes of AMF. We also looked at the molecular aspect of the symbiosis and the changes developed within both partners during the installation of the symbiosis. This study can be used as a basis for further practical studies on phenotypes/genotypes: host/AMF interactions by tracking molecular changes during symbiosis installation.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi, symbiosis, functional genome, molecular techniques.

