



Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique



Université Ziane Achour- Djelfa.

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie.

Département de Biologie.

Polycopié de Cours : Relations symbiotiques

Présenté par :

Mme BENCHERIF Trodi Karima (Maître de conférences classe A : MCA).

Le présent polycopié de cours est destiné aux étudiants du domaine des Sciences de la Nature et de la Vie, pour les spécialités :

Master 2 : Biotechnologie végétale (Module : Relation symbiotiques ; Module : Relation plantes environnement ; Module : Relation hôtes/pathogènes).

Master 1 : Biotechnologie végétale (Module : Amélioration des plantes).

Licence3 : Biologie et physiologie végétale (Module : Physiologie du stress).

Année universitaire : 2022/2023

Avant-Propos :

La rhizosphère constitue un environnement dynamique fortement influencé par les plantes qui jouent un rôle primordial dans l'équilibre physico-chimique du sol. Cette influence vient principalement de la capacité des racines à modifier la porosité, le pH, la structure du sol et à exsuder des molécules organiques dans la solution du sol. De plus, à l'heure du développement durable, la gestion et la valorisation des services écosystémiques rendus par les symbioses rhizosphériques représentent un des enjeux majeurs pour l'optimisation qualitative et quantitative des productions végétales et pour la réhabilitation des sols dégradés.

Les microorganismes symbiotiques vivent en association avec la majorité des plantes terrestres. L'étude de ces associations a pris, durant les dernières décennies, beaucoup d'ampleur jusqu'à devenir une discipline à part entière des sciences biologiques. Nous retrouvons des spécialistes des symbioses mycorhiziennes, des spécialistes en symbioses fixatrices d'azote qu'elles soient rhizobiennes ou actinorhiziennes, des lichénologues, etc., tous voués à l'étude des interactions bénéfiques aux partenaires impliqués.

Néanmoins, à l'heure du développement durable, la gestion et la valorisation des services écosystémiques rendus par les symbioses rhizosphériques représentent l'un des enjeux majeurs pour l'optimisation qualitative et quantitative des productions végétales et pour la réhabilitation des sols dégradés en vue d'une agriculture durable.

Plusieurs ouvrages traitent des symbioses racinaires ; ils présentent leurs morphologies, la physiologie des symbioses sans oublier les apports de la biologie moléculaire. Néanmoins, le présent ouvrage, loin d'être un traité d'écologie des symbioses racinaires, se propose de donner un aperçu aussi clair et complet que possible des relations étroites entre les microorganismes symbiotiques et leur plante hôtes. Un ouvrage basique pour les étudiants universitaires de classes spécialisées, voir même les élèves des écoles d'agricultures, soucieux d'acquérir des notions de base sur les symbioses racinaires. L'ouvrage passe au travers des trois types de symbioses en milieux arides et semi-arides, notamment en milieux salins, dont la surface de par le monde ne cesse de se développer. Ce volet est jugé comme étant un point positif en faveur de cet ouvrage.

Un nombre conséquent de références bibliographiques a été consulté afin de consolider la qualité de chaque information fournie.

Dans le premier chapitre le consortium sol/microorganismes/plante est abordé et le rôle de chaque partenaire y est défini. Par la suite le deuxième chapitre est dédié à l'explication des

trois symbioses racinaires, leur établissement et les étapes de leur installation. Le troisième chapitre et un complément du deuxième où le dialogue moléculaire lors de l'installation de chaque symbiose est abordé. Enfin, en dernier chapitre les interactions entre les différentes symbioses et l'environnement sont avancées en focalisant sur les points positifs à exploiter pour chaque symbiose.

Cet ouvrage a pour ambition de contribuer à une meilleure compréhension de la relation symbiotique qui lie les microorganismes rhizosphériques avec leurs plantes hôtes, sous ses aspects techniques et organisationnels, et cela avec une simplicité qui permettra à la jeune génération de chercheurs de s'intéresser à ce volet et de l'exploiter, de plus en plus, en vue d'une agriculture saine et durable.

Table des matières :

Liste des figures	7
Liste des tableaux	9
Introduction	10
Chapitre 1 : Concept de symbiose racinaire : Le consortium plante-sol-microorganismes.....	12
1.1. Le sol	12
1.2. Les plantes	13
1.3. Les microorganismes	13
1.4. La rhizosphère	14
1.4.1. Les propriétés physicochimiques de la rhizosphère	18
1.4.2. La composition des exsudats racinaires	18
Chapitre 2. Les différents types de symbiose racinaire	21
2.1. Introduction	21
a. Les Bactéries Nodulant les Légumineuses	21
b. Les Frankias	22
c. Les phycorhizes	22
d. Les mycorhizes	22
2.2. La symbiose mycorhizienne	24
2.2.1. Définitions	24
2.2.2. Importance et classification	24
2.2.1. La symbiose ectomycorhizienne	28
2.2.1.1. Les partenaires	28
2.2.1.2. La morphologie des ectomycorhizes	29
2.2.1.3. Etapes d'installation de la symbiose ectomycorhizienne	31
2.2.1.4. Les champignons ectomycorhiziens des régions steppiques	35
2.2.2. Les mycorhizes à arbuscules	37
2.2.2.1. Classification des champignons mycorhiziens arbusculaires (CMA)	38
2.2.2.2. Cycle de développement des CMA	41
2.2.2.4. Structure des CMA	43
2.2.2.5. Bénéfices de la symbiose arbusculaire	44
b. Bénéfices pour la plante	45
b.2. Résistance aux stress	48
2.2.3. Les mycorhizes des orchidées	60
2.3. La symbiose rhizobienne	64

2.3.1. Définition	64
2.3.2. Intérêt de la symbiose	64
2.3.3. Caractéristique des partenaires	65
2.3.3.1. Le partenaire microbien : les <i>Rhizobia</i>	65
2.3.3.2. Le partenaire végétal : les Fabacées	66
2.3.4. Etablissement de la symbiose rhizobienne	67
2.3.5. La symbiose rhizobienne dans les zones arides et semi-arides.....	73
2.4. La symbiose actinorhizienne (Actinomycètes)	74
2.4.1. Les éléments de la symbiose actinorhizienne	74
2.4.3. Les actinomycètes dans les zones arides et semi-arides	79
2.5. Les PGPR : Plant Growth Promoting Rhizobacteria.....	80
Chapitre 3 : Dialogues moléculaires des symbioses racinaires	81
3.1. Dialogue moléculaire entre deux partenaires symbiotiques	81
3.2. Dialogue moléculaire entre les champignons mycorhiziens et la plante hôte	82
3.2.1. Les strigolactones	83
3.2.2. Les signaux moléculaires envoyés par les champignons	83
3.2.3. L'établissement du dialogue entre les deux partenaires	84
3.3. Dialogue moléculaire entre les bactéries rhizobiennes et les plantes hôtes	89
3.3.1 Les flavonoïdes	89
3.3.2. Les signaux moléculaires émis par la bactérie	89
3.3.3. Le dialogue moléculaire entre les deux partenaires	91
3.3.4. Fixation de l'azote atmosphérique par les rhizobia	97
3.4. Dialogue moléculaire entre les actinorhizes et les plantes hôtes	98
3.4.1. Les exsudats racinaires	98
3.4.2. Les signaux moléculaires envoyés par les symbiotes actinorhiziens.....	99
3.4.3. Le dialogue moléculaire entre les deux partenaires de la symbiose actinorhizienne	99
Chapitre 4 : Les interactions entre les symbioses racinaires et les composantes de l'environnement	103
4.1. Facteurs influençant les symbioses racinaires	103
4.1.1. Facteurs biotiques	103
4.1.2. Facteurs abiotiques (environnementaux).....	104
4.2. Les effets des facteurs anthropiques sur la symbiose racinaire	106
4.3. Impacts des symbioses racinaires au niveau des écosystèmes	109
4.3.1. La symbiose mycorhizienne dans les écosystèmes	109
4.3.2. La symbiose rhizobienne dans les écosystèmes	110

4.3.3. La symbiose actinorhizienne dans les écosystèmes	110
4.4. Les microorganismes symbiotiques dans leur environnement	111
4.4.1. Les champignons mycorhiziens dans l'environnement	111
4.4.1.2. Les CMA et les lipides des plantes et du sol	113
4.4.2. La mise en place de la symbiose rhizobienne dans les écosystèmes	113
4.4. La mise en place de la symbiose actinorhizienne (<i>Frankia</i>) dans les écosystèmes	115
4.5. Les symbioses racinaires dans une approche de développement durable	116
4.5.4.1. La symbiose mycorhizienne	120
4.5.4.2. La symbiose rhizobienne	120
4.5.4.3. La symbiose actinorhizienne	122
Conclusion.....	124
Références bibliographiques	126

Liste des figures	Page
Figure 1 : Graphique de Whittaker illustrant les interactions possibles entre deux organismes dans le même habitat.	11
Figure 2 : Les cycles de quelques composés chimiques dans le sol.	13
Figure 3 : Rôle des microorganismes dans la vie des plantes	14
Figure 4 : Le consortium plante-microorganismes-sol. a. Endosphère et rhizosphère. b. Interactions plante-microorganismes.	16
Figure 5: Dynamique réactionnelle entre le système racinaire et le sol	17
Figure 6 : Microflore et activités racinaires	20
Figure 7 : Fonctionnement de la symbiose lichénique.	21
Figure 8 : Les différents types de symbiose mycorhizienne.	25-26
Figure 9: Coupe transversale d'une racine d' <i>Helianthemum guttatum</i> ectomycorhizé par <i>Terfezia arenaria</i> .	30
Figure 10 : Éléments de la symbiose ectomycorhizienne.	32
Figure 11 : Exemples d'Ectomycorhizes : <i>Tuber aestivum</i> sur noisetier (culture en pot)	33
Figure 12: Étapes d'installation de la symbiose ectomycorhizienne	34
Figure 13: Schéma hypothétique du cycle de vie du genre <i>Terfezia</i>	36
Figure 14: Schéma du cycle biologique hypothétique de la truffe du désert	37
Figure 15 : Etablissement de la symbiose mycorhizienne arbusculaire.	38
Figure 16: Classification des champignons mycorhiziens arbusculaires	39
Figure 17 : Le passage de l'identification morphologique à l'identification moléculaire.	40
Figure 18 : Cycle de développement et étapes de colonisation racinaire chez les CMA.	41
Figure 19 : Observation microscopique d'arbuscules de CMA dans les racines de <i>Tamarix articulata</i> .	43
Figure 20 : Observation microscopique de vésicules dans les racines de <i>Tamarix articulata</i> .	44
Figure 21 : Schéma récapitulatif des principaux processus d'échanges de nutriments entre l'hôte et le champignon arbusculaire.	46
Figure 22 : Bénéfices réciproques entre les deux partenaires de la symbiose arbusculaire.	47
Figure 23 : Voie générique chez les plantes en réponse au stress	52
Figure 24: Voie de biosynthèse de la proline	59
Figure 25 : Structure de canaux ioniques végétaux nucléotides cycliques-dépendants (CNGC)	60
Figure 26 : Etapes d'installation de la symbiose mycorhizienne des orchidées.	62
Figure 27: La germination des orchidées	63
Figure 28 : Illustration d'une Fabacée en symbiose rhizobienne.	64
Figure 29: Bénéfices de la symbiose rhizobienne.	65
Figure 30: Le processus d'infection dans les poils absorbants et les cellules sous-jacentes	68
Figure 31 : Organogenèse nodulaire.	70
Figure 32 : Les différents types de nodules chez les Fabacées	71
Figure 33 : Les différentes parties du nodule rhizobien.	72
Figure 34: Principe de la fixation de l'azote atmosphérique chez les Fabacées	73
Figure 35 : Actinomycètes <i>Frankia</i> sur <i>Casuarineae</i> .	77
Figure 36: Organogenèse d'un lobe nodulaire d'une plante actinorhizienne.	78
Figure 37 : Comparaison entre les nodules établis par les rhizobiums et ceux établis par les actinorhizes (<i>Frankia</i>)	79

Figure 38 : Schématisation des étapes d'établissement de la symbiose actinorhizienne.	79
Figure 39 : Shématisation des symbioses racinaires	81
Figure 40 : Modèle en zig-zag des interactions plantes-microorganismes.	82
Figure 41 : Dialogue moléculaire chez les champignons ectomycorhiziens.	83
Figure 42 : Le dialogue moléculaire chez les champignons mycorhiziens arbusculaires.	86
Figure 43 : Etapes de contrôle de l'installation de la symbiose arbusculaire.	88
Figure 44 : Régulation du fonctionnement des différents gènes <i>nod</i>	90
Figure 45 : Etapes moléculaires de l'installation de la symbiose rhizobienne.	93
Figure 46 : Proposition de régulation en cascade des gènes <i>nif</i> dans <i>E. coli</i> EN-01 dans des conditions de fixation d'azote.	95
Figure 47 : Modèle de régulation des gènes <i>nif</i> et <i>fix</i> chez <i>Arabidopsis brasiliense</i>	96
Figure 48 : Processus de fixation de l'azote atmosphérique	98
Figure 49 : Contrôle de l'installation de la symbiose actinorhizienne	101
Figure 50 : Schématisation des étapes d'intervention des gènes régulateurs lors du processus d'installation de la symbiose actinorhizienne.	102
Figure 51 : Facteurs de répartition des ectomycorhizes.	105
Figure 52 : Les facteurs écologiques les plus influents sur les symbioses racinaires	106
Figure 53 : Impact des facteurs agro-sylvo-pastoraux sur les symbioses racinaires	107
Figure 54 : Les biocides et leur utilisation	108
Figure 55 : Conséquences de l'introduction d'espèces exotiques	108
Figure 56 : Impact de la pollution sur les CMA	109
Figure 57 : Principe de la réhabilitation des sites à grands travaux	117
Figure 58 : Impacts positifs de la symbiose mycorhizienne.	120
Figure 59 : Impacts positifs de la symbiose rhizobienne sur l'environnement.	126
Figure 60 : Impacts négatifs de la symbiose rhizobienne sur l'environnement.	121
Figure 61 : Impacts positifs de la symbiose actinorhizienne sur l'environnement.	122

Liste des tableaux	Page
Tableau 1 : Les différentes symbioses végétales	22
Tableau 2 : Les différents types de mycorhizes.	26
Tableau 3 : Les différents types de symbioses mycorhiziennes.	29
Tableau 4 : Exemples d'espèces de CMA osmo-tolérantes.	53
Tableau 5 : Tableau récapitulatif de l'impact du stress salin sur les stades de développement des CMA	55-56
Tableau 6 : Comparaison entre l'expression des gènes d'Aquaporine : PIP1, TIP et PIP2 sous stress salin dans différentes études	58
Tableau 7 : Les principaux genres et familles des espèces actinorhiziennes.	75

Introduction

L'étude de la vie animale nous amène le plus souvent à constater que les organismes vivants sont en perpétuelle compétition pour leur nourriture et leur habitat. Cette **compétition** pour les ressources toutes simples peut se traduire chez les animaux par des relations plus agressives telles que le **parasitisme** et la **prédation** (Fortin et al., 2008).

Ce concept de vie conjointe entre espèces distinctes a été formalisé pour la première fois par le biologiste allemand, Albert Frank (1839-1900), qui a proposé le terme '*symbiotismus*' dans un article de 1877 pour désigner l'association de l'algue et du champignon dans les lichens. Dès 1879, le mot prend son envol sous sa forme actuelle de '*symbiose*' grâce à Anton de Bary (1831-1888) un grand microbiologiste allemand. Il définit la symbiose comme "La vie ensemble d'organismes de noms différents", conformément à l'étymologie grec *sun* : avec et *bios* : vie. Les partenaires de ce vivre-ensemble sont appelés des "symbiontes". Cette définition désigne une coexistence durable entre espèces, durant toute ou une partie de la vie des symbiotes (Selosse, 2018).

L'étude de la symbiose n'est pas une science ancestrale, elle date grosso modo du début du 20^{ème} siècle et a pris son envol dans les années 1950. Plusieurs définitions du terme symbiose circulent, celle donnée par Selosse (2000) résume bien le propos : « La symbiose est l'association physique durable au cours de la vie de deux organismes qui en tirent un bénéfice mutuel ».

Il a également été prouvé que la symbiose a joué un rôle déterminant dans l'évolution des cellules eucaryotes, telles qu'elles sont connues aujourd'hui (Fortin et al., 2008). En effet, les plantes vertes vivent en étroite et universelle collaboration avec de nombreux microorganismes du sol. Ces microorganismes invisibles à l'œil nu, jouent des rôles déterminant dans l'évolution de l'ensemble des plantes supérieures. Ils interviennent dans leur nutrition, dans l'absorption de l'eau à partir des sols, dans leur protection contre les organismes pathogènes et dans leurs résistances aux stress environnementaux.

Quand on parle de symbiose racinaire, il est question de microbiome. Le microbiome : est l'ensemble des microorganismes vivant dans un être vivant (animal ou végétal). Quand il est question de symbiose végétale, les microorganismes vivent à l'intérieur de leur hôte constituant ainsi un microbiome (Fortin et al., 2008). En effet, les microorganismes jouent un rôle déterminant dans la vie des plantes, ces relations se manifestent sous forme de prédation, de parasitisme, de commensalisme, d'antibiose, d'amensalisme et de symbiose (Figure1).

L'évolution de ces relations diffère en fonction des espèces étudiées. L'exemple le plus commun de la symbiose racinaire est la symbiose fixatrice d'azote ; qui fait intervenir la famille des Fabacées avec les *Rhizobia*. D'autres bactéries fixatrices d'azote comme les Actinomycètes, sont également capables d'interagir avec les plantes. Dans les deux cas, la symbiose avec les bactéries aboutit à la formation d'un nouvel organe au niveau des racines (et/ou tiges), le nodule fixateur d'azote. Dans les nodules, les bactéries, protégées et nourries par la plante, lui fournissent en échange de l'azote fixé.

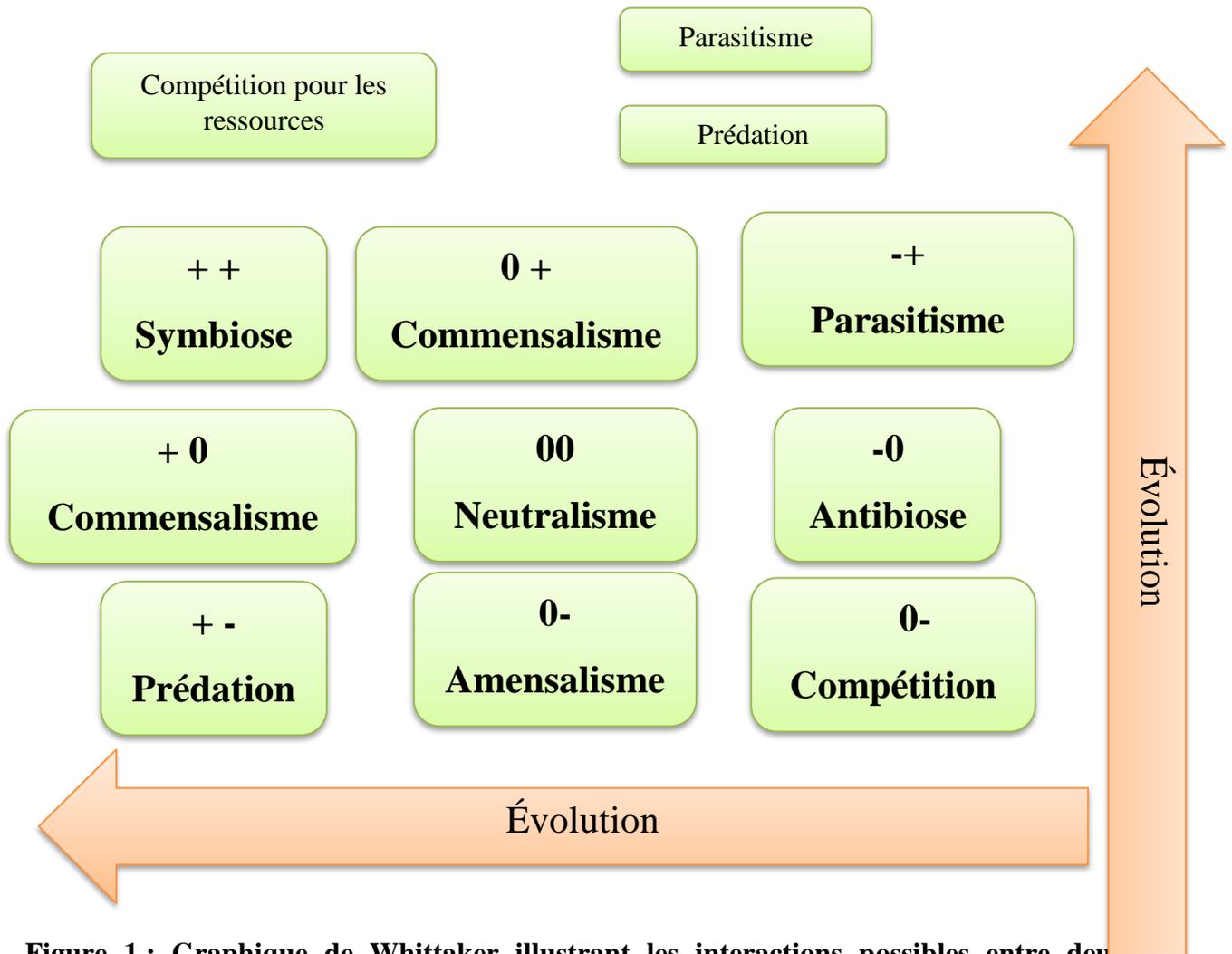


Figure 1 : Graphique de Whittaker illustrant les interactions possibles entre deux organismes dans le même habitat. Lorsque deux organismes se trouvent dans le même habitat, ils peuvent interagir de différentes manières. La compétition constitue un mode d'interaction primitif, alors que la symbiose représente le mode d'interaction le plus évolué. Chez les végétaux le cheminement de l'évolution passe surtout par le parasitisme, alors que chez les animaux la prédation constitue le plus souvent l'étape intermédiaire. + : influence positive du partenaire, - : influence négative, 0 : neutralité (aucune influence).

Chapitre 1 : Concept de symbiose racinaire : Le consortium plante-sol-microorganismes.

Le concept de la symbiose racinaire implique trois éléments majeurs : le sol, la plante et les microorganismes ce qui forme un consortium entre ces trois partenaires.

1.1. Le sol :

Le sol est considéré comme la couche superficielle de l'écorce terrestre située à l'interface entre la lithosphère et l'atmosphère. Il est la conséquence de la transformation de la roche mère enrichie par des apports organiques et caractérisée par la présence de vie. Il constitue un environnement dans lequel interagissent directement ou indirectement de nombreux microorganismes, que ce soit entre eux ou aussi avec les composantes abiotiques du sol (matière organique, matrice minérale, etc.) ainsi qu'avec les racines des plantes (Duponnois et al., 2013).

Le sol peut être défini comme un réacteur biologique très actif où se développent des réactions biochimiques abondantes et variées. Le sol est un milieu vivant composé de nombreux microorganismes, essentiellement hétérotrophes, c'est-à-dire qu'ils ont besoin d'une source de carbone organique pour réaliser leur croissance (Lepinay, 2013). La production primaire des plantes, via le « turnover » de la matière organique sénescente et les rhizo-dépositions d'exsudats, constitue une des principales voies par lesquelles le carbone atmosphérique alimente le cycle du carbone dans le sol (Carpenter-Boggs et al., 2000; Six et al., 2006 ; Duponnois et al., 2013). La libération de carbone organique dans la rhizosphère constitue une source importante de nutriments pour ces microorganismes. Cette interaction trophique est à la base de l'effet rhizosphère (Lepinay, 2013).

En plus du carbone, de nombreux autres composés chimiques et certains xénobiotiques se retrouvent également dans les sols et les microorganismes sont fortement impliqués dans leur évolution (Figure 2).

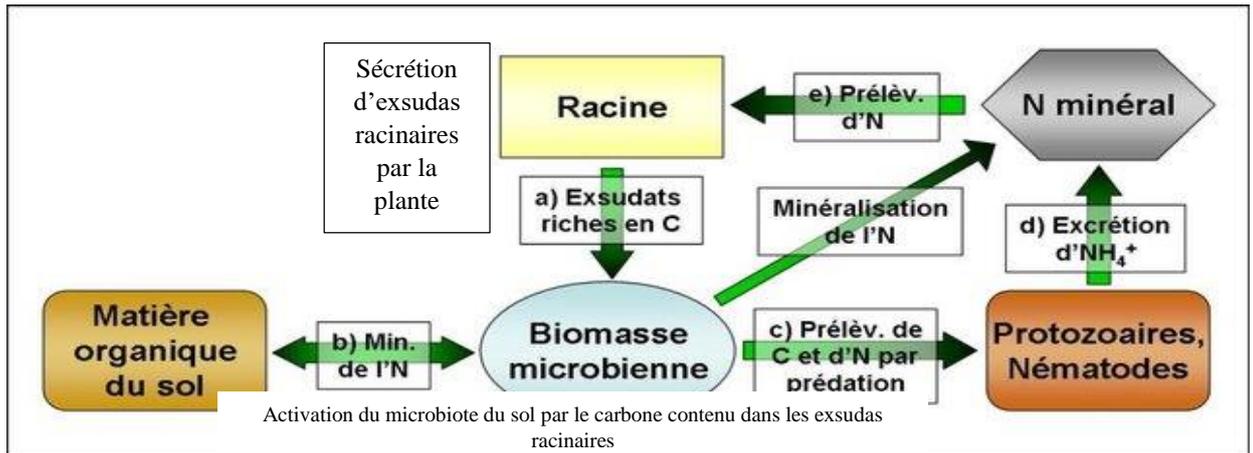


Figure 2 : Les cycles de quelques composés chimiques dans le sol (Callot, 1983 modifié).

1.2. Les plantes :

La structure des communautés microbiennes associées aux racines des plantes est fortement dépendante de la quantité et de la qualité des exsudats racinaires. D'autre part, la composition des exsudats racinaires est principalement déterminée par les caractéristiques du couvert végétal. Deux points sont alors à prendre en considération :

- Composition spécifique, âge de la formation, etc ;
- Conditions environnementales (Duponnois et al., 2013).

La sécrétion des exsudats racinaires est la liaison directe entre la plante et le sol : L'exsudation racinaire représente la diffusion passive de solutés racinaires vers la solution du sol. Ces exsudats sont constitués majoritairement de sucres, d'acides carboxyliques et d'acides aminés et sont plus particulièrement présents en abondance au niveau des extrémités racinaires.

1.3. Les microorganismes :

Les microorganismes symbiotiques sont un facteur déterminant de l'évolution des plantes supérieures (Figure 3). Les interactions entre la plante hôte et les microorganismes peuvent être soit facilitatrices, soit antagonistes pour un indicateur donné (ex.: croissance de la plante). Parmi les groupes fonctionnels composant la microflore tellurique, certains jouent un rôle majeur dans la stimulation de la croissance et de la survie des plantes. Cela en augmentant notamment la biodisponibilité d'éléments minéraux qui constituent fréquemment la principale

contrainte au bon développement du végétal. De nombreux microorganismes telluriques ont été considérés comme des biofertilisants potentiels dans le cadre d'une agriculture durable à faible apport d'intrants.

Ces mécanismes d'origine biotique et abiotique permettent un retour des éléments chimiques dans le pool de nutriments dissous dans la solution du sol qui sont alors mobilisables par la plante pour assurer ses besoins.

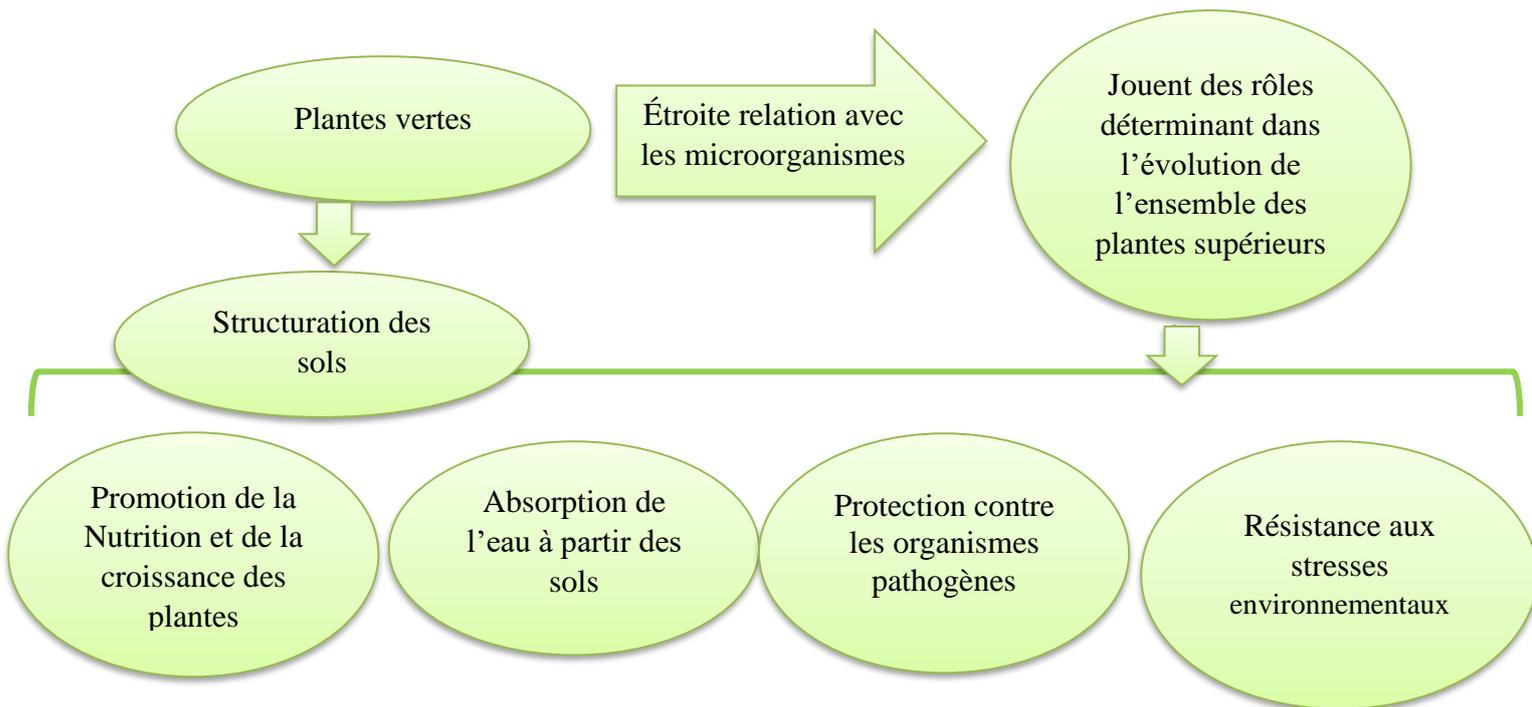


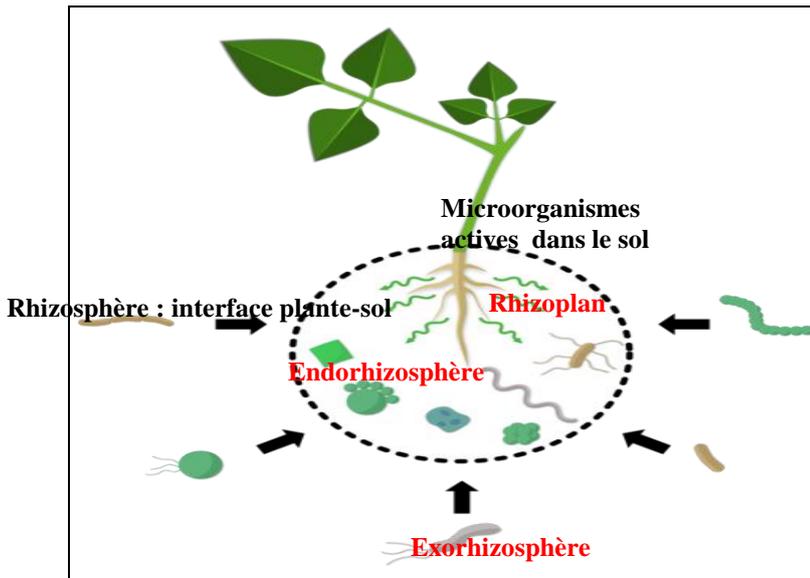
Figure 3 : Rôle des microorganismes dans la vie des plantes ((Conception de l'auteur d'après les explications de Selosse, 2017).

1.4. La rhizosphère :

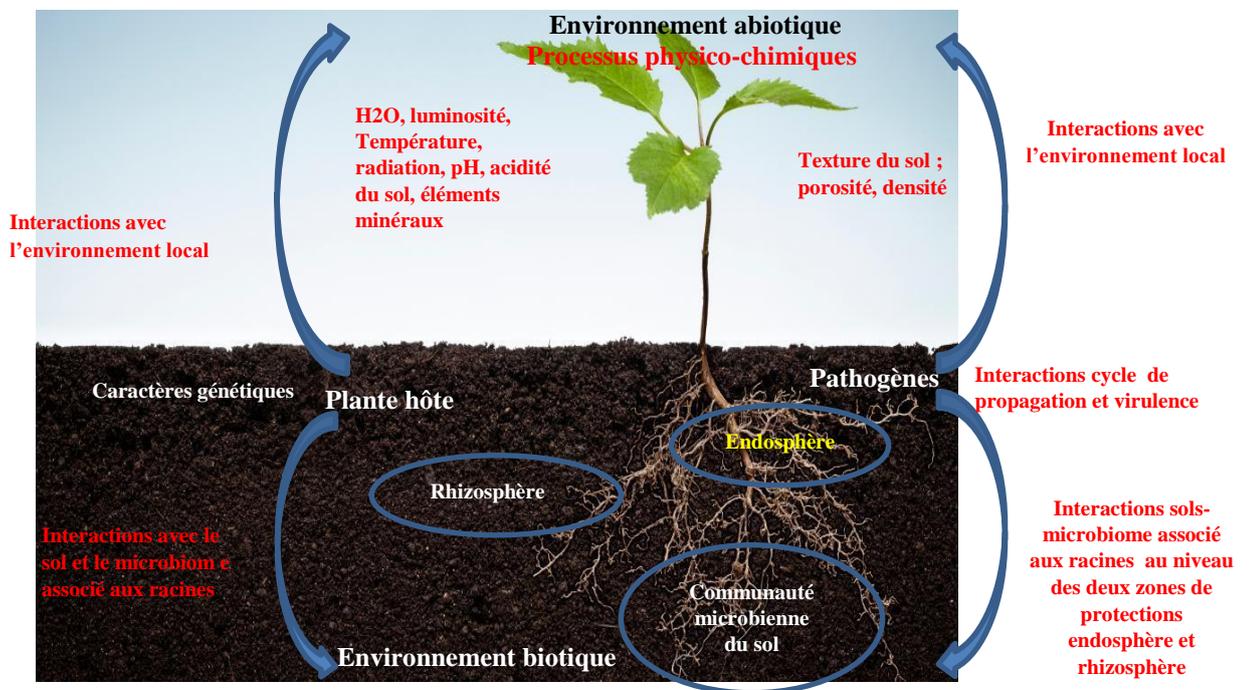
La rhizosphère a été définie par Hiltner (1904) comme le volume de sol évoluant sous l'influence des racines et caractérisé par une intense activité microbienne résultant de la diffusion ou de l'exsudation de composés organiques au niveau racinaire (Duponnois et al., 2013).

De ce fait l'« effet rhizosphère » est un processus dynamique résultant d'interactions entre la plante hôte, le sol, les microorganismes telluriques et différentes caractéristiques du milieu (climat, pratiques culturales, nature du sol, ...etc.) attribuant à ce compartiment rhizosphérique des caractéristiques physico-chimiques et biologiques particulières.

Toutefois, la rhizosphère est la région du sol qui est sous l'influence directe de la racine. Elle représente une interface essentielle entre la plante et le sol. Autrement dit, c'est une interface active par la présence de microorganismes : bactéries et champignons ainsi que par la présence de leurs prédateurs. Considérée comme l'habitat des microorganismes liés aux activités de la racine, la rhizosphère s'étend de la surface des tissus (Rhizoplan) à l'intérieur de ceux-ci (endorhizosphère). De ce fait, nous qualifions d'exorhizosphère la région du sol située au voisinage de la racine et influencée par celle-ci (Gobat et al., 2001).



a. La rhizosphère : Endo et exorhizosphère.



b. Interactions plante- microorganismes.

Figure 4 : Le consortium plante-microorganismes-sol. a. Endosphère et rhizosphère. b. Interactions plante-microorganismes.

Il existe une dynamique réactionnelle entre le système racinaire et le sol, soit des couches profondes du substratum en direction des parties aériennes des végétaux (figure 5). En effet les végétaux terrestres se développent à l'interface sol-atmosphère. Et dans l'ensemble sol/plante/atmosphère, existe une circulation constante d'eau et de solutés (molécules ou ions) qui est commandée par l'énergie reçu par l'interface « feuilles-atmosphère ». Cette interface joue un rôle prépondérant dans la croissance et le développement des végétaux. Il existe une

absorption active et passive des ions par les cellules racinaires (interface : phase liquide-racine). Les ions étant puisés dans le film d'eau entourant les racines, des mécanismes d'enrichissement de la phase liquide aux dépens des réserves contenues dans la phase solide surgissent. A ce niveau les transferts des ions sont limités par les difficultés de diffusion des solutions dans le sol et par l'hétérogénéité du milieu (Callot et al., 1983).

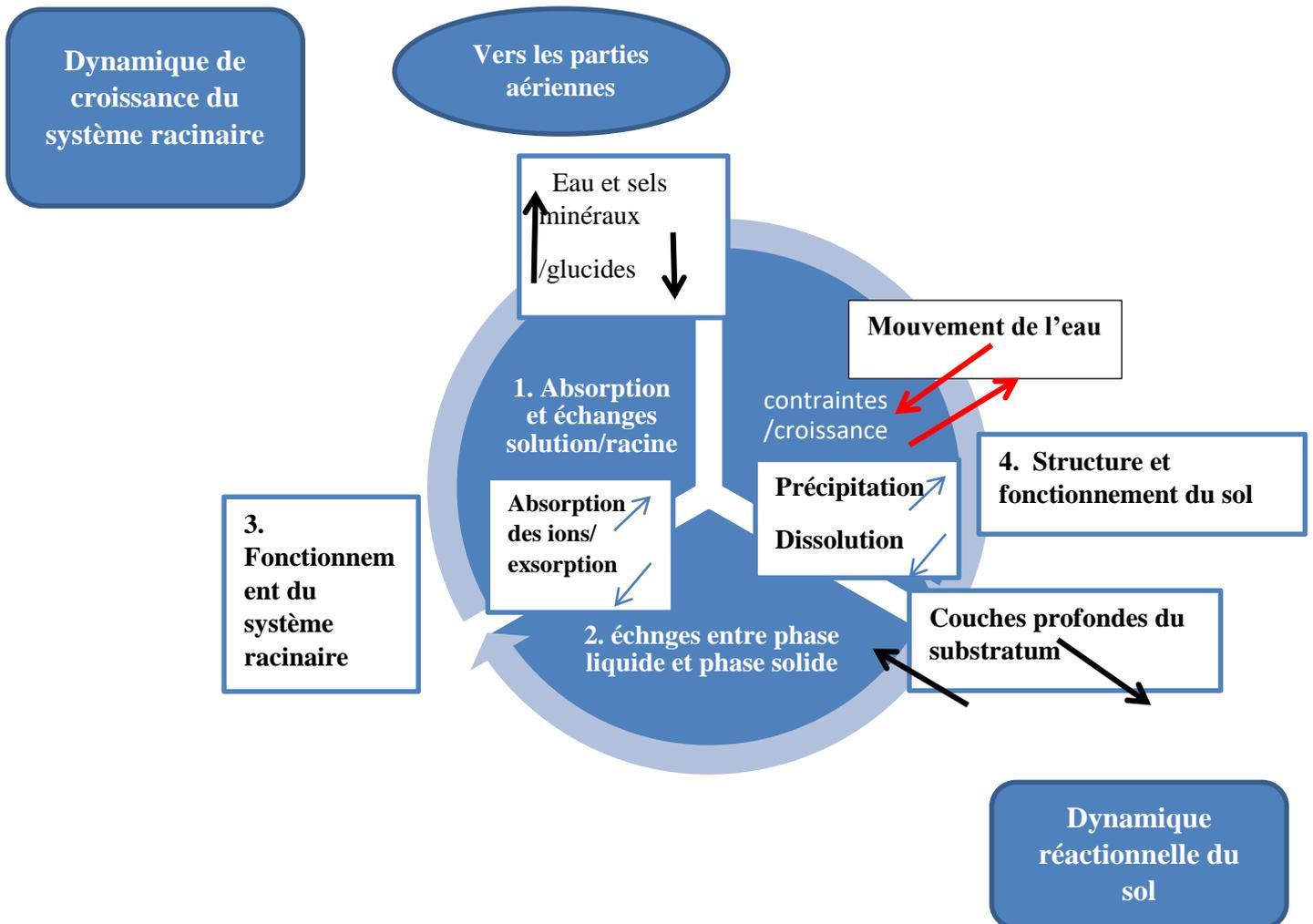


Figure 5 : Dynamique réactionnelle entre le système racinaire et le sol.

1.4.1. Les propriétés physicochimiques de la rhizosphère :

La rhizosphère désigne le volume de sol soumis à l'influence de l'activité racinaire. Dans la pratique, le sol considéré comme rhizosphérique est celui qui adhère aux racines. Ce volume de sol est plus ou moins important et varie selon les plantes et le sol. La racine fournit au sol une grande quantité de rhizo-dépôts fortement hydratés ce qui permet d'améliorer le contact entre les particules de sol et la racine (Czarnes et al., 2000; Hinsinger et al., 2001). Il a également été prouvé que la plante libère dans le sol diverses substances chimiques dont des acides minéraux et organiques afin de faciliter l'acquisition des nutriments (Duponnois et al., 2013). La sécrétion des différents composés dans le sol influe directement sur le pH du sol et sur l'altération de la roche. En effet, l'acidification induite par la racine s'étend sur une distance de 1 à 3 mm (Schaller, 1987) tandis que le prélèvement d'eau ou de nitrate peut s'étendre à plusieurs centimètres de la racine (Hamza et Aylmore, 1992). Parallèlement, au cours de leur respiration, les plantes et les microorganismes y prélèvent l'oxygène dont elles ont besoin, ce qui diminue localement la pression partielle de dioxygène et augmente la concentration de dioxyde de carbone (Hinsinger et al., 2001).

1.4.2. La composition des exsudats racinaires :

Les racines représentent la principale source d'entrée du carbone dans le sol, notamment par les rhizo-dépôts : exsudats, mucilage, poils absorbants, tissus desquamés (Duponnois et al., 2013). Les plantes supérieures sont caractérisées par une sécrétion massive des exsudats racinaires, cependant, les racines libèrent également une quantité importante de carbone dans le sol. Cette quantité avoisine les 17 % du carbone fixé par l'activité photosynthétique de la plante (Nguyen, 2002) et les exsudats racinaires représentent de 2 à 4 % des photosynthétats. Autrement dit, une grande partie des produits de la photosynthèse est transférée vers le sol et en fait bénéficier les microorganismes rhizosphériques.

Les exsudats racinaires sont constitués de deux fractions majeures : (i) Les mucilages : fraction visible (macromolécules) ; (ii) Les exsudats solubles en solution : Fraction non-visible. La nature des exsudats racinaires varie selon les espèces de plantes et les facteurs du milieu notamment la déficience en phosphore ou en fer. La présence de champignons mycorhiziens à arbuscules, lesquels vivent en symbiose avec les racines des plantes peut modifier l'exsudation de ces dernières. L'âge physiologique des racines joue aussi un rôle important dans la qualité

des exsudats. Les exsudats racinaires jouent un rôle dans la protection de la racine notamment de la coiffe en plus d'alimenter en composés carbonés la microflore du sol.

L'interaction entre les exsudats racinaires et les microorganismes du sol implique divers phénomènes biochimiques : (i) la biodégradation des exsudats, (ii) le chimiotactisme, (iii) la stimulation de l'exsudation. Sans oublier que les exsudats servent également de substrat aux micro-organismes du sol, principalement, les bactéries et les champignons qui interagissent dans les processus de biodégradation.

Dans cette rhizosphère nous rencontrons divers types d'interactions entre les microorganismes ainsi qu'entre les microorganismes et les plantes hôtes.

Les interactions les plus étudiées sont la symbiose et le parasitisme et les intermédiaires entre les deux foisonnent. Il est difficile dans certain cas de savoir si nous avons vraiment affaire à une symbiose. Un même partenaire hétérotrophe (champignon, bactérie) peut se comporter en symbiote ou en parasite, selon les conditions et le degré de compatibilité entre les deux partenaires. Les deux principales symbioses de ce type rencontrées dans le sol sont les symbioses mycorhiziennes et les symbioses fixatrices d'azote (Gobat et al., 2001).

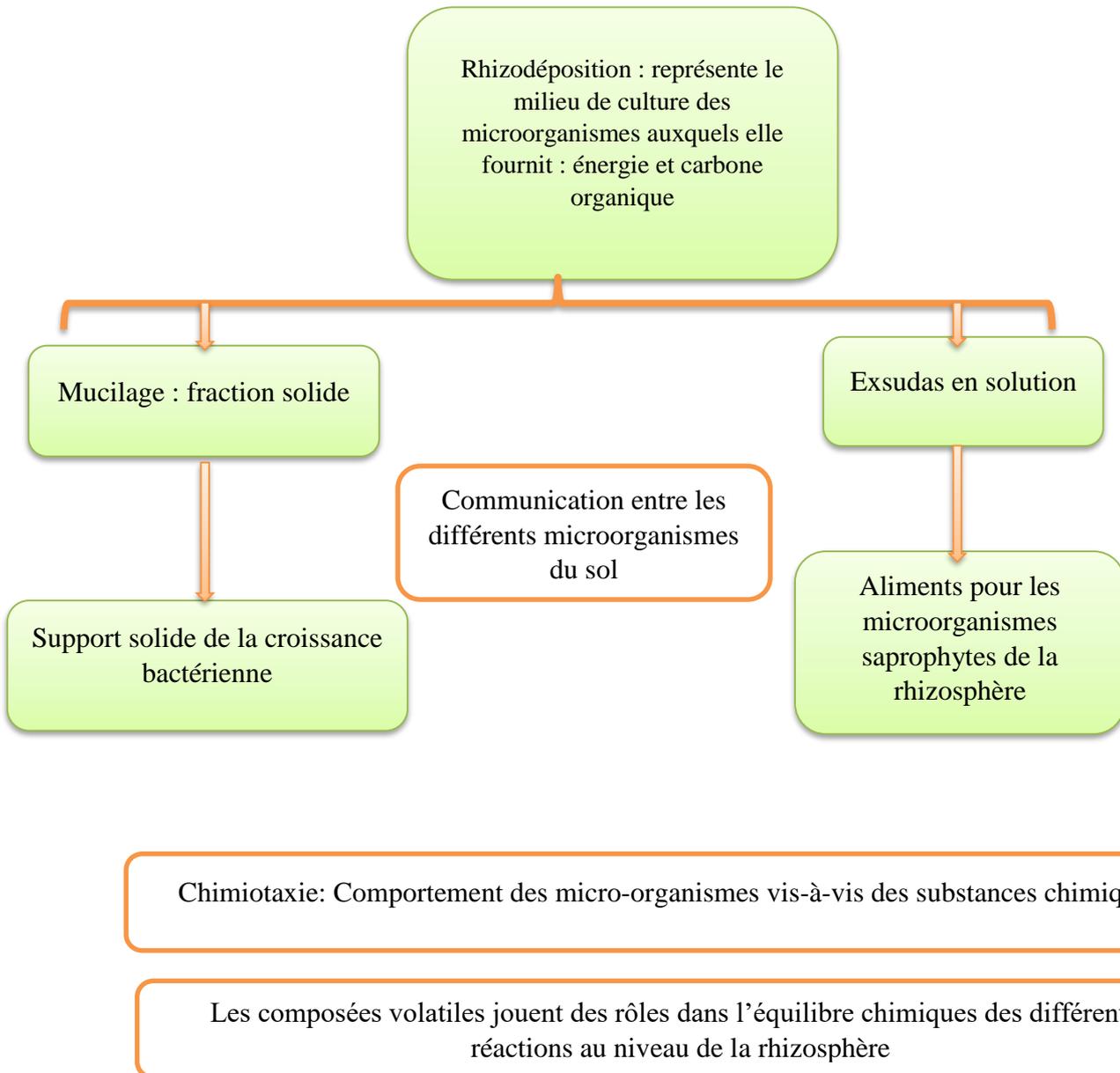


Figure 6 : Microflore et activités racinaires (Conception de l'auteur, original, 2021).

Chapitre 2. Les différents types de symbiose racinaire

2.1. Introduction :

Le type de symbiose le plus ancien dans le monde est la symbiose lichénique. Il s'agit d'une association entre une algue et un champignon. L'algue fournit au champignon les composés carbonés et de son côté le champignon lui procure l'eau et les sels minéraux (Figure 7). Autrement dit : Les photo symbiotes, autotrophes pour le carbone, réalisent la photosynthèse et fournissent aux champignons des substances carbonées. Les algues vertes fabriquent, entre autres, des polyols, substances dérivées des sucres, ainsi que de la vitamine B.

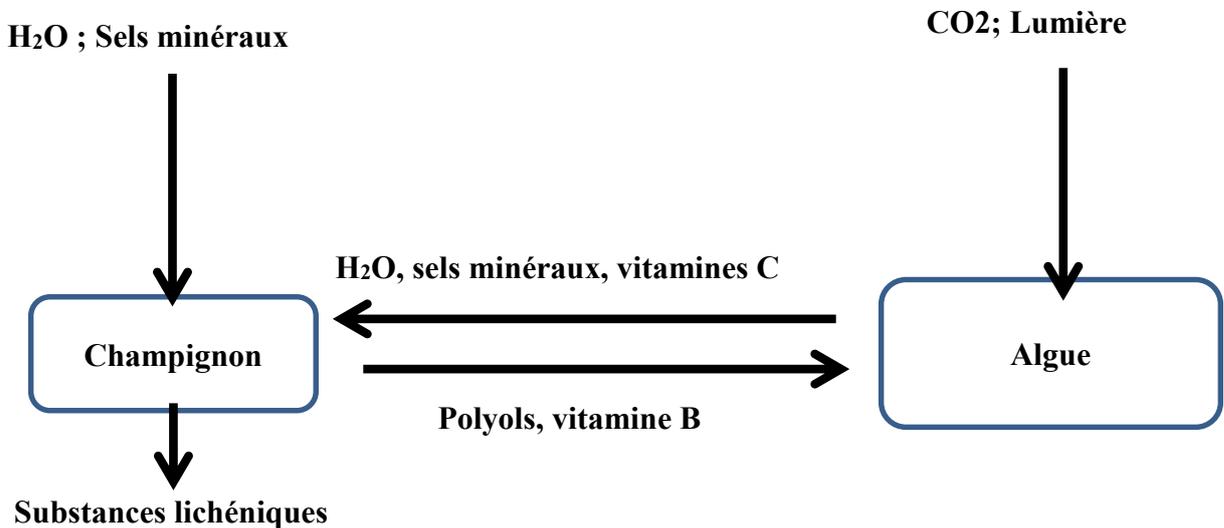


Figure 7 : Fonctionnement de la symbiose lichénique (Conception de l'auteur, original, 2021).

Cette symbiose a une durée de vie limitée, elle dépend de la longévité des deux partenaires.

Les symbiotes végétaux les plus importantes dans la nature sont représentés au tableau N° 1.

a. Les Bactéries Nodulant les Légumineuses :

Les bactéries de type *Rhizobium* entrent en symbiose avec une large gamme de plantes vasculaires appartenant à la grande famille des Fabacées. Ces bactéries colonisent la racine en pénétrant les poils absorbants, avant de s'aventurer dans le cortex racinaire où elles provoquent la formation de nodosités. Ces nodules finissent par se connecter au système vasculaire de la

plante, lequel assurera la nutrition des bactéries. Contrairement aux champignons, aucune structure filamenteuse ne permette aux bactéries d'irradier dans le sol adjacent.

b. Les *Frankia* :

Dans le cas des actinomycètes de type *Frankia*, la colonisation des racines procède sensiblement de la même façon que pour les *Rhizobium*. L'association s'effectue avec un nombre limité de plantes vasculaires dont les aulnes (Bétulacées), les dryades (Rosacées) et les myriques (Éricacées) (Selosse, 2017).

L'intérêt particulier des nodules formés par les rhizobiums et les *Frankia* vient de leur capacité à effectuer la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique. Nous savons que l'azote est un constituant fondamental de toute matière vivante, mais qu'il a la fâcheuse habitude, par l'intermédiaire d'une microflore abondante dans les sols de retourner à l'atmosphère. Le rôle des nodules à *Rhizobium* et à *Frankia* est donc de ramener l'azote dans la biosphère, en le mettant directement au service des plantes symbiotiques et indirectement au service des autres plantes ainsi qu'aux animaux (Fortin et al., 2008).

c. Les phycorhizes :

Les Cyanophycées aussi appelées algues bleues peuvent établir un partenariat lichénique, mais elles peuvent également établir une symbiose directe avec les plantes vasculaires principalement avec des fougères, des graminées ainsi qu'avec des conifères du genre *Cycas* (Selosse, 2000).

d. Les mycorhizes :

Les mycorhizes consistent en l'association symbiotique entre une plante et un champignon. Le terme mycorhizes : en Grec : *mykés* : champignon et en latin, *Rhiza* signifie racine, donc le terme mycorhize fait référence à une association champignon-racine. Il existe plusieurs formes d'associations mycorhiziennes (Tableau 2) (Garbaye, 2013).

Tableau1 : Les différentes symbioses végétales

Symbiose	Nature des symbioses microbiennes	Plantes impliquées	Structures microbiennes	Pourcentage des espèces de plantes	Structure de l'hôte	Fonctions acquise ou améliorées
Lichen	Champignons Ascomycètes et Basidiomycètes	Algues vertes et Cyanophycées	Mycélium entourant l'algue	Nd	Algues entourées du champignon	Apport en minéraux et en eau, fixation de N, résistance à la sécheresse
Bactériorhizes	Bactérie des genres <i>Rhizobium</i> et <i>Bradyrhizobium</i>	Légumineuses, par ex. haricot, luzerne, acacia	Bactéroïdes dans les cellules corticales des racines	5%	Nodules racinaires souvent fugaces, production de léghémoglobine	Fixation de l'azote atmosphérique
Actinorhizes	Actinomycètes du genre Frankia	Divers genres par ex. aulnes, myriques, dryades, Casuarina	Mycélium, vésicules septées dans les cellules corticales des racines	1%	Nodules pérennes sans leghémoglobine	Fixation de l'azote atmosphérique
Phycorhizes	Algues cyanophycées	Cycadales, par ex. Cycas	Algues intercellulaires dans les cellules corticales des racines	<1%	Dichotomie de racines, à géotropisme négatif	Fixation de l'azote atmosphérique
Mycorhizes	Champignons Ascomycètes, Basidiomycètes et Gloméromycètes	Majorité des plantes vasculaires	Mycélium associé aux racines	>85%	Complexe racine- champignon.	Voir le tableau des mycorhizes (tableau2)

Nd : non définie. Fortin et al., (2008).

2.2. La symbiose mycorhizienne :

2.2.1. Définitions :

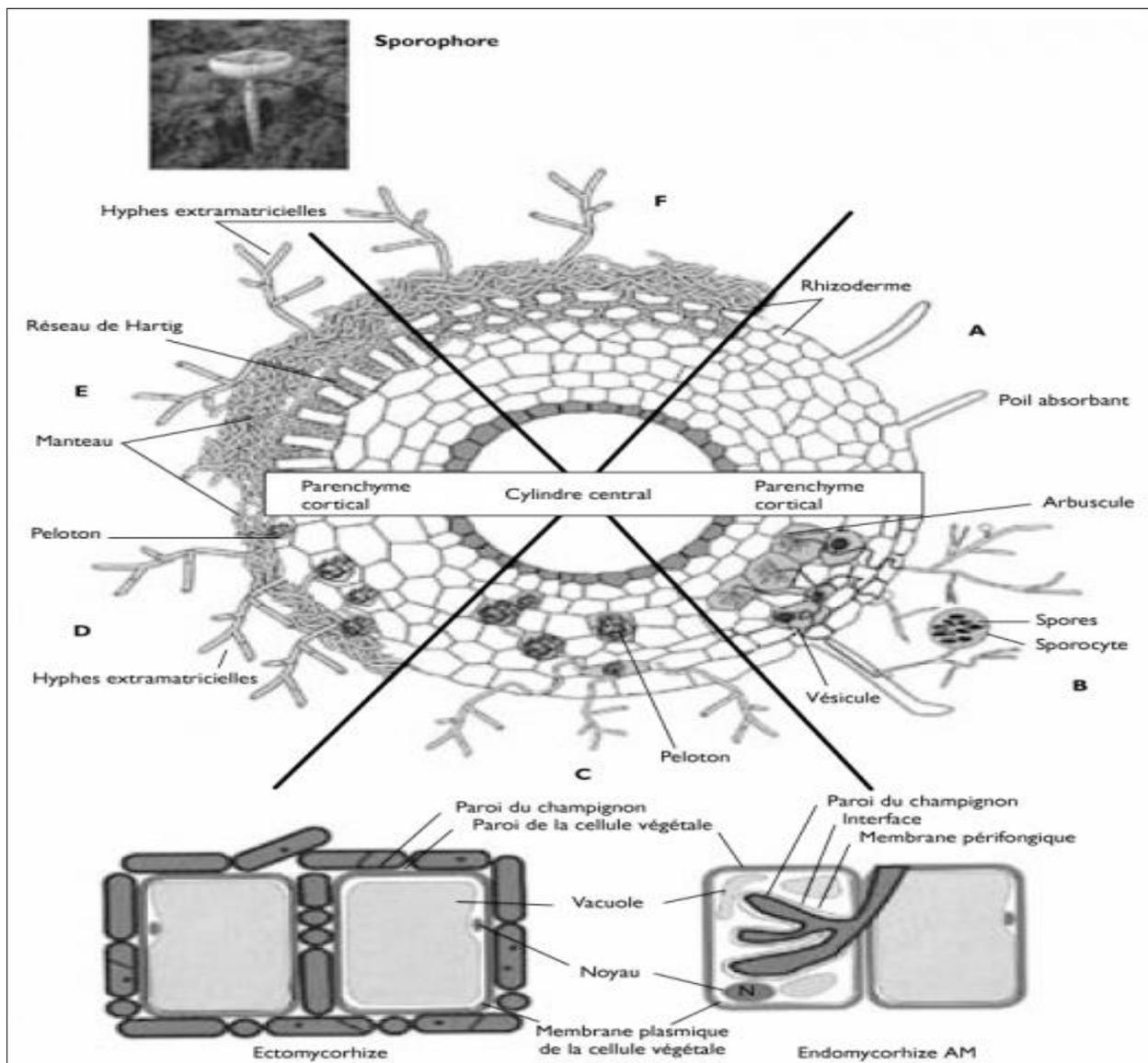
Plusieurs définitions de la symbiose mycorhizienne existent et toutes traitent de l'association symbiotique entre une plante hôte et un champignon.

- a. La symbiose mycorhizienne est une association obligatoire et à bénéfice réciproque entre les racines de plante et un champignon, les avantages pour les deux partenaires devant dépasser les coûts de fonctionnement. Ceci est vrai pour la majorité des plantes terrestres et pour la majorité des plantes ligneuses, dont en particulier les arbres forestiers (Béreau et al., 2003).
- b. Les mycorhizes résultent d'une union durable basée sur des échanges réciproques entre les racines des végétaux et certains champignons du sol. Elles constituent des composantes essentielles dans la relation sol-plantes-microorganismes (Gobat et al., 2001 ; Duponnois et al., 2013).
- c. Une symbiose entre un champignon et une plante, une relation nommée « mycorhize », est un phénomène généralisé en milieu naturel qui touche la quasi-totalité des plantes terrestres. Le champignon par le biais des hyphes, fonctionne à la manière d'une pompe en transférant du sol, vers les racines, un riche cocktail d'eau et de minéraux (phosphore, Azote). Il reçoit en échange les sucres et métabolites carbonés synthétisés par la plante hôte lors de la photosynthèse (Garbaye, 2013).

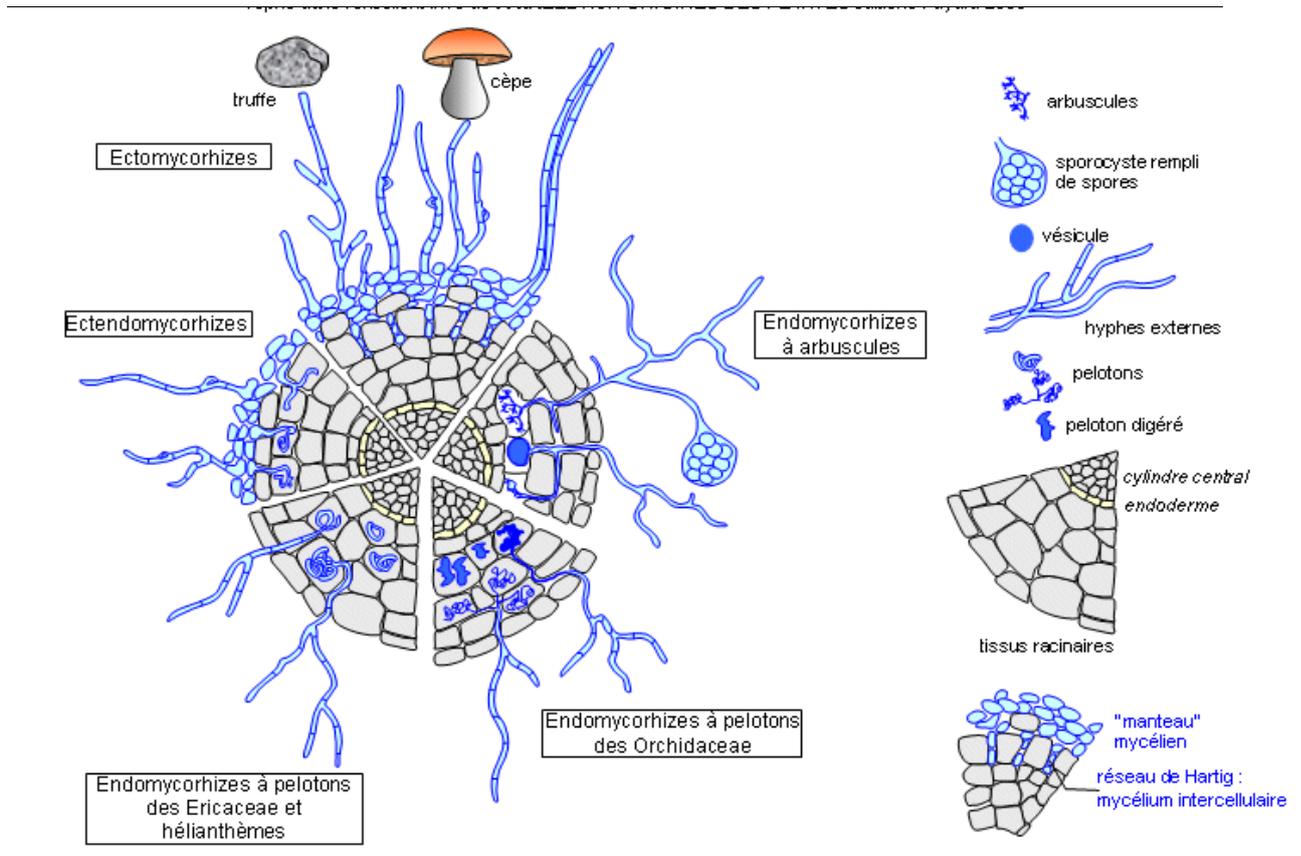
2.2.2. Importance et classification :

Les champignons mycorhiziens, éléments de la population de microorganismes de la rhizosphère, sont hétérotrophes c'est-à-dire, complètement dépendants des sources carbonées fournies par la plante qu'ils colonisent. Ils fournissent en retour de l'azote, du phosphore et d'autres substances minérales qu'ils mobilisent du sol vers les racines grâce à leurs réseaux mycéliens connectés entre la plante et le sol. Du coup, la symbiose mycorhizienne est activement étudiée pour ses effets bénéfiques sur l'alimentation et la croissance des plantes et par ricochet, pour son potentiel en agriculture et foresterie (Béreau et al., 2003). Cette relation symbiotique ancienne de plus de 450 millions d'années serait à l'origine de la conquête de la surface terrestre par les végétaux (Gevry et Dalpé, 2012).

La classification des mycorhizes est basée d'une part sur la morphologie adoptée par le champignon et la plante lors de l'établissement de la symbiose et d'autre part sur la catégorie de plantes partenaires. Il existe des mycorhizes qui concernent des champignons dont les hyphes sont aseptés (Glomeromycètes) qui forment les mycorhizes arbusculaires et des champignons septés (Ascomycètes, Basidiomycètes) pour les autres types de mycorhizes. (Smith et Read, 2008). Sept formes d'associations mycorhiziennes sont différenciées et classées selon leur écologie, leur morphologie et leur structure : les mycorhizes à vésicules et à arbuscules ou mycorhizes à arbuscules (CMA), les ectomycorhizes (ECM), les ectendomycorhizes, les mycorhizes arbutoïdes, monotropoïdes, éricoïdes et orchidoïdes (Bâ et al., 1994). Deux d'entre elles sont davantage étudiées soient la symbiose ectomycorhizienne et la symbiose arbusculaire (Garbaye, 2013) (Tableaux 2 et 3 ; Figure 8).



(a)



(b)

Figure 8 : Les différents types de symbioses mycorhiziennes. **a.** les principaux types de symbioses mycorhiziennes (Bâ et al., 2017). **b.** Les principaux types de symbioses mycorhiziennes dans une coupe transversale de racine (d'après Gallien, 2008 modifié, d'après Le Tacon, 1985).

Tableau 2 : Les différents types de mycorhizes.

Types de mycorhizes	Champignon impliqués	Plantes hôtes	Structures fongiques	Structure de l'hôte	Impacts physiologiques
Arbusculaire	Champignons microscopiques Gloméromycètes (380 espèces)	Bryophytes et plantes vasculaires : 80% des espèces actuelles	Arbuscules intracellulaires et vésicules intercellulaires, mycélium et spores intra et extra racinaires	Peu de changements, coloration jaune occasionnelle	Apport de P, Zn, résistance aux stress biotiques et abiotiques, à la sécheresse, aux maladies, aux insectes, modifications des métabolismes
Ectomycorhizes	Champignons supérieurs : Basidiomycètes Ascomycètes : milliers d'espèces	Essences ligneuses, arbres gymnospermes et angiospermes : 5% des espèces actuelles	Manchon, mycélium extraracinaires, mycélium intercellulaire, rhizomorphes, sclérotés, Absence de pénétration intracellulaire	Hypertrophie corticale, ramification dichotomiques ou racémeuses	Accès accru aux minéraux, utilisation de l'azote organique, résistance aux maladies et nématodes, tolérance aux pH acides et aux métaux lourds
Ectendomycorhizes	Deutéromycètes : quelques espèces	Pins, rares	Manchon mince, mycélium intercellulaire, pénétration intracellulaire	Hypertrophie corticale, ramifications	Idem
Arbutoïdes	Basidiomycètes : quelques espèces	Éricacées, rares	Manchon mince, Pénétration intracellulaire,	Hypertrophie corticale	Idem
Ericoïdes	Ascomycètes : quelques dizaines d'espèces	Éricacées : 5% des espèces actuelles	Mycélium intracellulaire peloton	Peu de modification	Idem
Orchidoïdes	Basidiomycètes et mycélium stériles peu connus	Orchidées : 10% des espèces actuelles	Mycélium intracellulaire peloton	Peu de modification	Souvent essentiel à la morphogenèse, nutrition saprophytique de la plante, protection contre les pathogènes
Sébacinoïdes	<i>Piriformospora</i> ; Basidiomycètes ; quelques espèces.	Variées	Mycélium intracellulaire peloton	Peu de modification	Peu connus

Garbaye (2013).

2.2.1. La symbiose ectomycorhizienne :

Ce fut Frank (1885) qui décrit les ectomycorhizes des arbres forestiers de la zone tempérée et les interpréta en termes de symbioses (Béreau et al., 2003). Le terme ectomycorhizes vient de : « ecto » : qui signifie extérieur et « myco » qui signifie : champignon et « rhize » qui est le synonyme latin de racine.

Les ectomycorhizes sont ainsi nommées du fait de deux traits morphologiques qui les classent séparément par rapport aux autres types de symbioses mycorhiziennes. D'une part, les filaments du champignon forment un manchon feutré plus ou moins dense, mais continu, appelé « **manteau** » et qui couvre la surface de la racine. D'autre part, le champignon ne franchit jamais les parois des cellules, de là vient le terme ecto (Smith et Read, 2008). Le symbiote fongique étant bien développé à l'extérieur de la racine, il s'avère tout à fait visibles à l'œil nu ou sous la loupe.

C'est cette facilité d'observation due à la présence du manteau qui a fait que les ectomycorhizes ont été les plus étudiées et ce dès le 19^{ème} siècle (dessins de Gibelli 1879).

Les partenaires :

a. Les plantes hôtes : Les ectomycorhizes forment une symbiose avec environ 5% des espèces végétales. Il s'agit pour l'essentiel de plantes ligneuses à longue durée de vie (des arbres et des arbustes). Les familles les plus concernées sont : Les Pinacées (pins, mélèzes, épicéas, sapins, cédres...etc), les Fagacées (hêtres, chênes, châtaigniers), les Bétulacées (bouleaux, aulnes, charmes), Les Salicacées, les Myrtacées (eucalyptus,...), les Casuarinacées...(Garbaye, 2013).

b. Environ 6 000 espèces de plantes terrestres peuvent former des symbioses ectomycorhiziennes (ECM) (Tedersoo et al., 2010). L'une des rares Ptéridophytes pour ne pas dire la seule qui développe une symbiose une symbiose ectomycorhizienne n'est autre que *Dryopteris filixmas*, mais son statut ectomycorhizien est encore fortement controversé dans la littérature (Bâ et al., 2017).

Les arbres formant des ectomycorhizes montrent un dimorphisme racinaire :

- Il existe des racines longues pourvues de structures secondaires et représentant la charpente du système racinaire, ces racines ont une croissance importante.

- Des racines courtes, de structure primaire, essentiellement spécialisées dans l'absorption et très ramifiées lorsqu'elles sont infectées, ce qui augmente le rapport surface/volume, ce sont des racines caractérisées par une croissance limitée.

b. Les champignons : Les champignons formant des ectomycorhizes appartiennent principalement aux Ascomycètes, Basidiomycètes et exceptionnellement aux Zygomycètes et possiblement à des Gloméromycètes. En effet, la diversité des champignons ectomycorhiziens est évaluée de 20 000 à 25 000 espèces (0.5 à 0.7 % de la diversité des champignons) (Brundrett et al., 1996 a; Taylor et Alexander, 2005 ; Tedersoo et al., 2010). Les Ascomycètes forment des carpophores sous-terrains i.e. hypogés (ex : la truffe) ou aériens i.e. épigés. Les Basidiomycètes forment de leur côté des carpophores généralement aériens (bolets, chanterelles, amanites etc.) (Strullu, 1991). Les Ascomycètes sont particulièrement bien représentés chez les hypogés alors que la plupart des Basidiomycètes sont épigés. Plusieurs espèces fongiques ectomycorhiziennes s'avèrent d'excellents comestibles (chanterelles, bolets, les truffes). D'autres espèces de champignons ectomycorhiziens comme les: *Laccaria laccata*, *Thelephora terrestris*, *Pisolithus tinctorius*, *Scleroderma verrucosum*, *Cenococcum geophilum* ont une grande distribution dans les écosystèmes forestiers des régions tempérées et tropicales (Bâ et al., 2017).

2.2.1.2. La morphologie des ectomycorhizes :

Les champignons ectomycorhiziens différencient autour de extrémités racinaires une gaine mycélienne et entraînent graduellement la modification de la morphologie racinaire. Cette gaine, ou manteau, atteint jusqu'à 40µm d'épaisseur et constitue jusqu'à 40% du poids de la radicelle. De cette gaine, des hyphes pénètrent entre la cellule du rhizoderme et les premières assises corticales où ils forment le réseau de Hartig. Ce réseau constitue le lieu des échanges nutritifs entre la plante et le champignon. A partir des mycorhizes proprement dites, le mycélium extraradiculaire s'étend à une bonne distance des racines, le plus souvent sous forme de rhizomorphe au travers desquels s'effectue la translocation de l'eau et des nutriments, et sous forme de mycélium diffus particulièrement destiné à assurer l'alimentation minérale et hydrique. Les fructifications apparaissent sur ce mycélium à distance des racines (Figure 9) (Strullu, 1991).

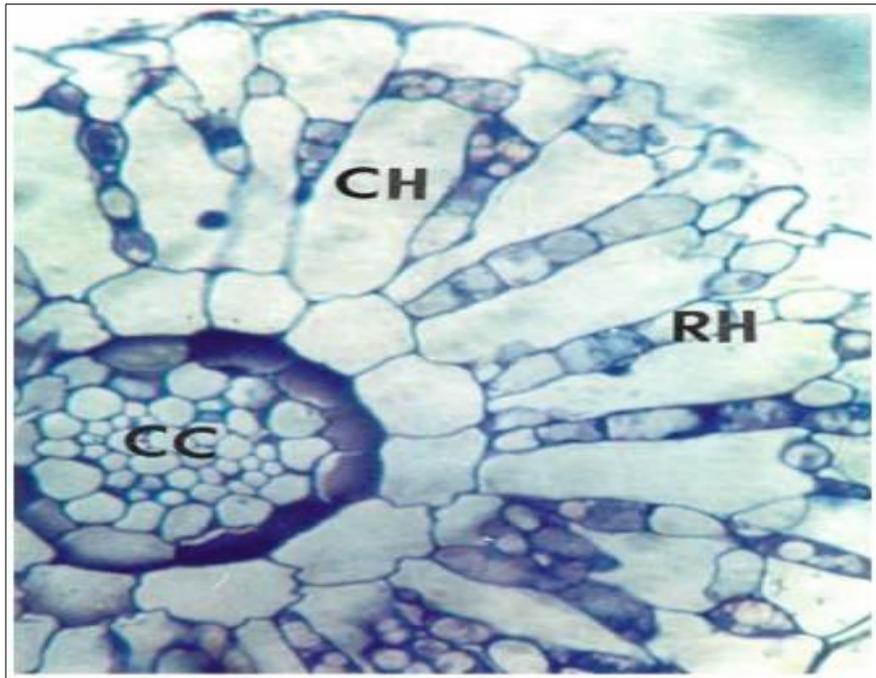


Figure 9 : Coupe transversale d'une racine d' *Helianthemum guttatum* ectomycorhizé par *Terfezia arenaria*. CH : Monteau fongique du champignon ; RH : le réseau de Hartig ; CC : cylindre centrale de la racine.

De ce fait, les ectomycorhizes sont constituées de deux parties distinctes : le manteau fongique et le réseau de Hartig (Figure 9).

a. Le manteau fongique : Il est exclusivement constitué d'hyphes. Le cas le plus général est l'existence d'un plectenchyme à hyphes libres à l'extérieur et d'un plectenchyme à hyphes soudées à l'intérieur. L'ensemble forme un réseau mycélien largement ouvert qui enrobe souvent les particules de sol et qui peut héberger un nombre considérable d'espèces bactériennes qui sont considérées comme auxiliaires des champignons ectomycorhiziens (Garbaye, 2013).

b. Le réseau de Hartig : Les hyphes qui constituent le réseau de Hartig sont peu différents de celles du manteau fongique. Ce dernier entoure complètement les cellules racinaires, celles-ci communiquent entre elles par des régions non envahies par le réseau de Hartig. Ce réseau représente le site d'échanges entre les champignons et les cellules corticales qui restent en relation les unes avec les autres et avec les tissus conducteurs (Fortin et al., 2008).

Tableau 3 : Les différents types de symbioses mycorhiziennes.

Catégorie	Type	Champignon	Plante hôte	Structure formée
Avec manteau fongique	Ectendo	Ascomycètes	Conifères	Réseau de Hartig
		Basidiomycètes	Hérbacées	Peleton intracellulaire
	Arbutoïdes	Basidiomycètes	Ericales	Réseau de Hartig
			Pyrolacées <i>Acrostaphylus spp</i> <i>Arbutus spp</i>	Peloton intracellulaire
Ecto	Ascomycètes Basidiomycètes	Conifères Feuillus	Réseau de Hartig	
Sans manteau	Monotroptoïdes	Basidiomycètes	Ericales Ericacées Monotropacées	Réseau de Hartig
	Arbusculaire type Paris	Gloméromycètes	Plantes herbacées	Arbuscules
			Plantes ligneuses Mousses Fougères	Vésicules
	Arbusculaire type Arum	Gloméromycètes	Plantes herbacées Plantes ligneuses	Arbuscules Peleton intracellulaires
	Ericoïdes	Ascomycètes	Ericacées Epacridacées Empetracées	Peleton intracellulaires
Orchidoïdes	Basidiomycètes	Orchidacées	Peletons intracellulaires	

D'après Garbaye (2013).

2.2.1.3. Etapes d'implantation de la symbiose ectomycorhizienne :

L'installation d'une symbiose ectomycorhizienne commence par l'établissement d'un contact entre un hyphes compatible et la surface d'une racine courte à un stade de développement réceptif à la symbiose. Cet hyphes peut provenir de la germination d'une spore, de la reprise de croissance de fragment de champignon en survie dans de vieilles racines ou dans des fragments de matière organique colonisés. L'hyphes va croître en direction de la racine, attiré par certains signaux moléculaires qu'elle émet. La deuxième phase s'initie par une ramification suivie d'une colonisation de la surface de la racine.

Par la suite, la formation des organes spécifiques à la symbiose ectomycorhizienne (manteau fongique et réseau de Hartig) diffèrent selon les espèces végétales, les espèces fongiques et les conditions environnementales. La formation du manteau peut précéder la différenciation du réseau de Hartig, ou inversement. La durée de l'ensemble du processus est de l'ordre de quelques jours, après quoi la racine courte ectomycorhizée peut rester fonctionnelle toute une saison ou même quelques années dans le cas des espèces végétales pérennes à reprise de

croissance saisonnière (Garbaye, 2013). Les étapes d'installation de la symbiose ectomycorhizienne sont schématisées à la figure 10.

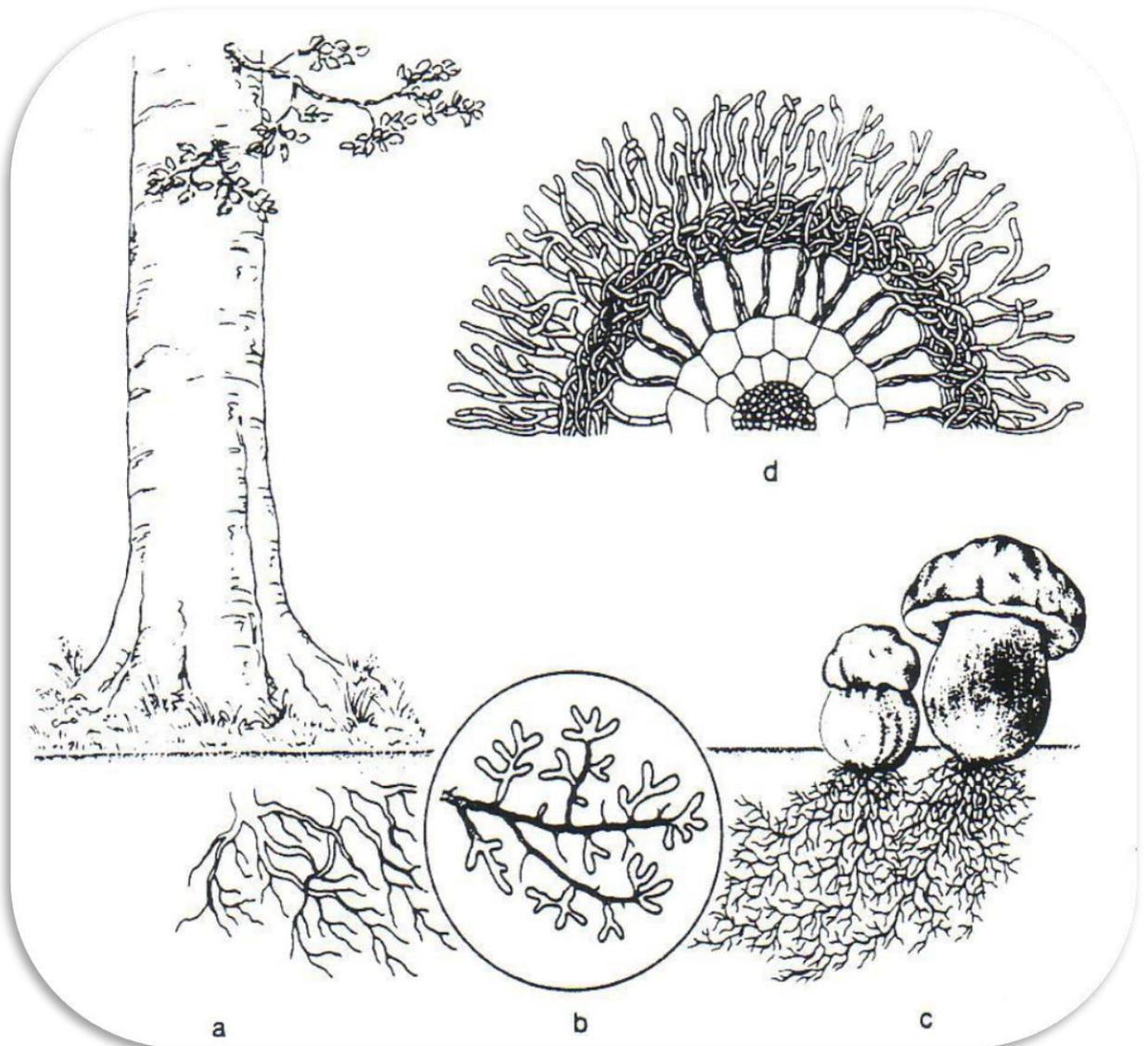


Figure 10 : Éléments de la symbiose ectomycorhizienne. a : Racines de l'arbre hôte, b : Racines couvertes du champignon (manteau), c : Champignon ectomycorhizien, d : Installation du manteau fongique autour de la racine (Le Tacon, 1985).

La figure 11 illustre des structures de champignons ectomycorhiziens appartenant à l'espèce des vraies truffes *Tuber aestivum* observées sur culture de noisetier en pot. Le manteau fongique et le réseau de Hartig sont bien visibles et se distinguent des cellules végétales des racines.

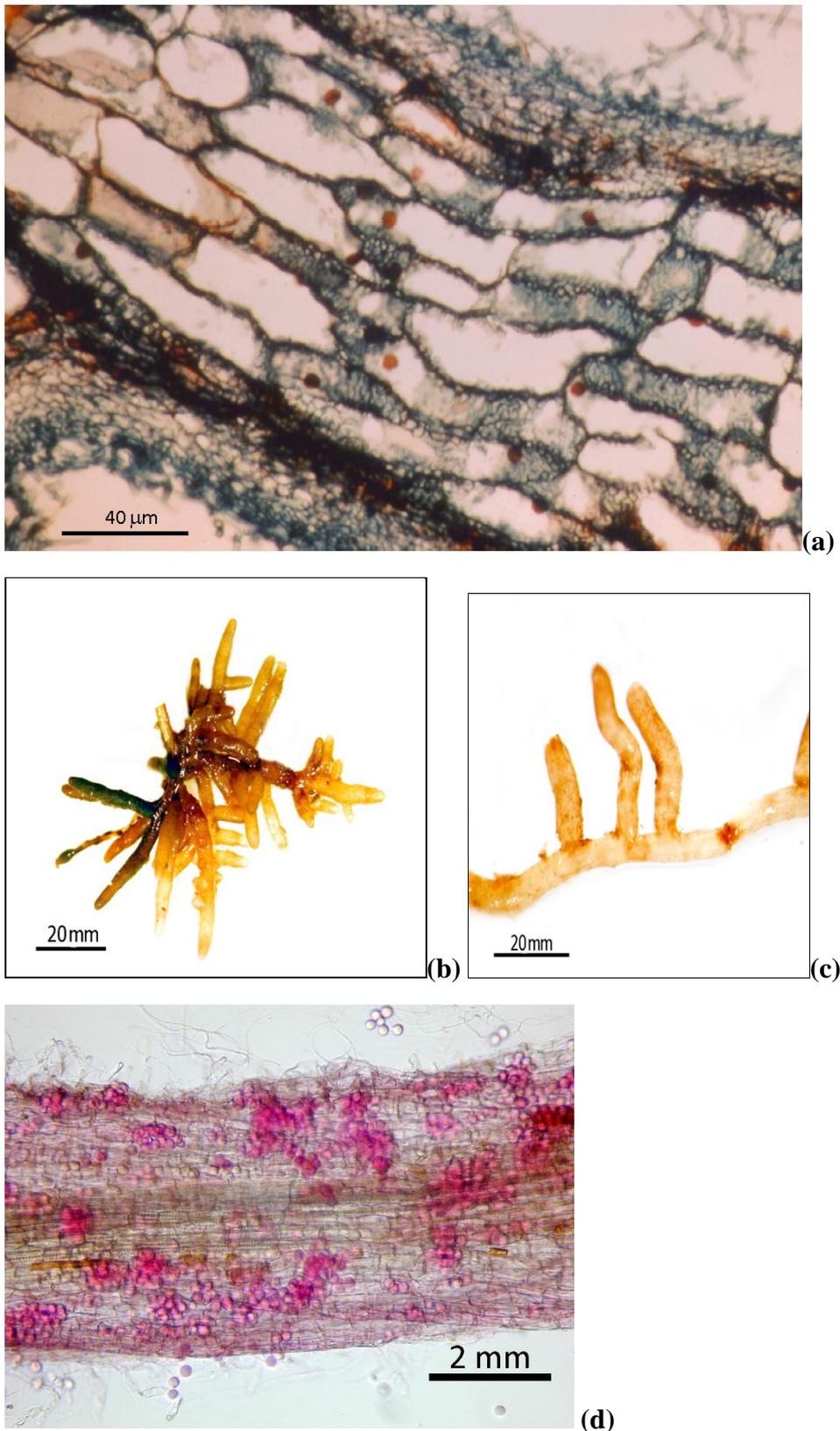


Figure 11 : Exemples d'ectomycorhizes : *Tuber aestivum* sur noisetier (culture en pot). **a.** Manteau fongique et réseau de Hartig. **b** et **c.** Racine ectomycorhizée, aspect général des extrémités racinaires. **(d)** Hyphes et chlamydospores extraracinaires de *Piriformospora indica* autour de racines de carotte excisées (Dalpé, 2023).

Les étapes d'installation de la symbiose ectomycorhizienne dans les racines sont schématisées à la figure 12. Tous commence par la germination d'une spore du champignons ectomycorhizien à la suite de la demande de la plante hôte grâce aux exudats racinaires qu'elle va émettre dans le sol. Le contact établis entre ces deux êtres vivants aboutira à l'élaboration de la symbiose ectomycorhizienne avec la formation du manteau fongique autour des racines et le réseau de Hartig, le lieu d'échange entre les deux partenaires. Il est à noter que l'ectomycorhization entraîne une forte accumulation de composés phénoliques, par exemple de catéchines et d'acide férulique dans les parois du cortex racinaire interne et de l'endoderme du mélèze et d'autres Gymnospermes. Ces composés joueraient un rôle en limitant la croissance du champignon et son extension dans les racines. Ils participent, comme les tannins dans le cas de l'interaction *Frankia/Casuarina*, au maintien du champignon dans des zones bien définies de la plante, en empêchant que la relation symbiotique ne dérive vers le parasitisme.

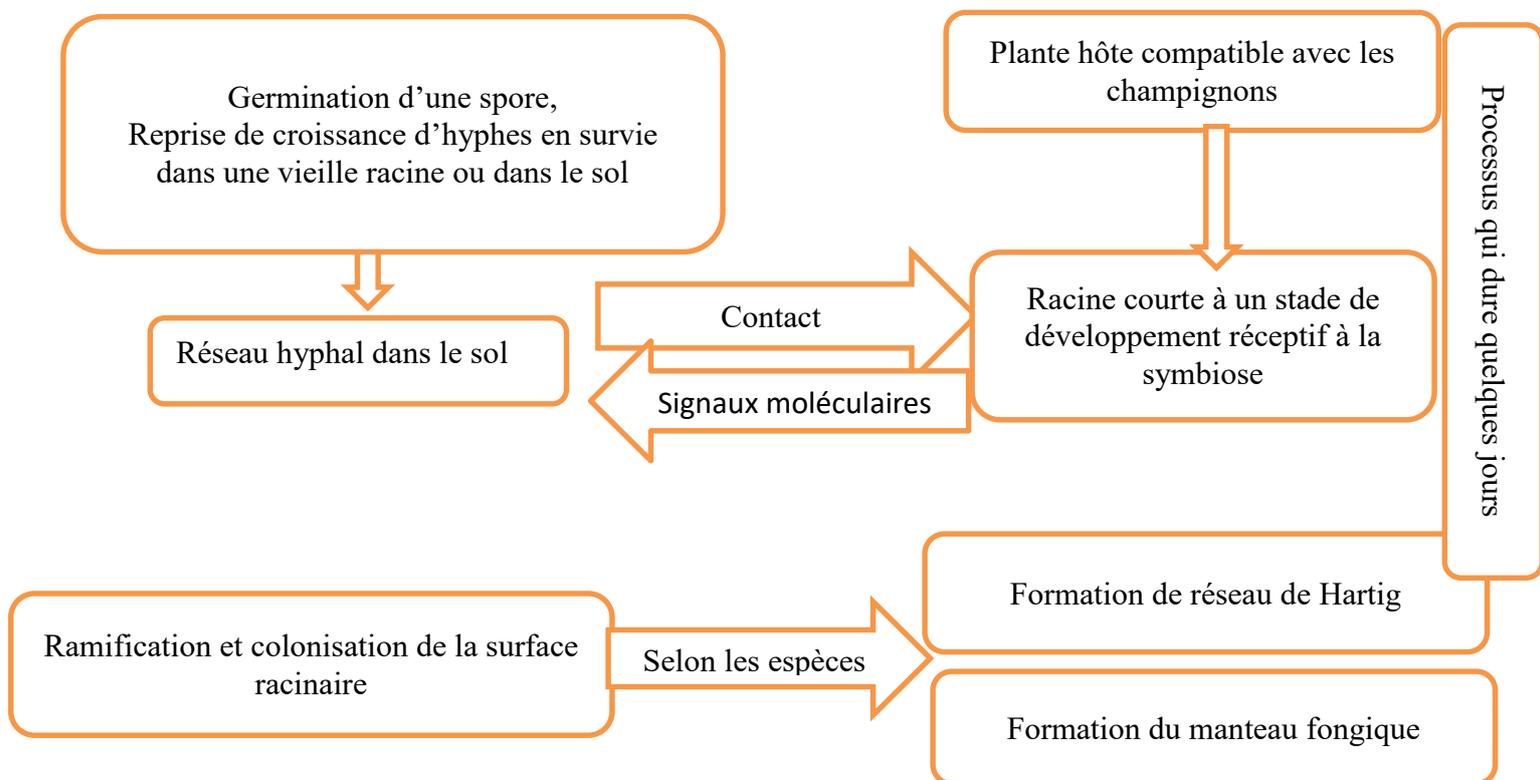


Figure 12: Étapes d'installation de la symbiose ectomycorhizienne (conception de l'auteur selon les explications de Garbaye, 2013).

2.2.1.4. Les champignons ectomycorhiziens des régions steppiques :

La présence des fructifications de champignons, aussi appelées sporophores (sporo : spores, phore : porteur), épigés pour la plupart, est la première manifestation visible d'une possible symbiose ectomycorhizienne (Smith et Read, 2008). D'autres champignons fructifient dans le sol et ne sont manifestement pas visible, c'est le cas des champignons hypogés tels les truffes et les terfèzes. (Sporophores épigés et hypogés), les champignons forment des ECM avec les racines de la plante hôte de manière à compléter leurs cycles de développement et leurs cycles de fructification (Bâ et al., 2017).

Les terfèzes (*Terfezia*) sont des champignons très prisés pour la consommation humaine et abondamment récoltées par les habitants des régions steppiques, notamment après les périodes de grandes pluies du printemps et de l'automne. Appelées couramment truffes du désert, les terfèzes se retrouvent principalement sur le pourtour du bassin méditerranéen, au proche et au Moyen-Orient. En Algérie, elles abondent dans les régions steppiques et nord sahariennes. Des espèces de trois genres différents sont observées : *Terfezia*, *Tirmania* et *Picoa* (Fortas, 1990). Les terfèzes, champignons symbiotiques, s'associent principalement avec des plantes herbacées ou arbustives (annuelles ou vivaces), de la famille des Cistacées des genres *Helianthemum* et *Cistus* (Fortas, 1990 ; Zitouni, 2010). Elles peuvent occasionnellement établir une symbiose avec quelques espèces forestières (Diez et al., 2002 ; Chafi et al., 2004 ; Morte et al., 2008). Leur cycle de vie s'effectue entièrement dans le sol

(hypogé) en association mycorhizienne avec leur hôte (Fortas, 1990).

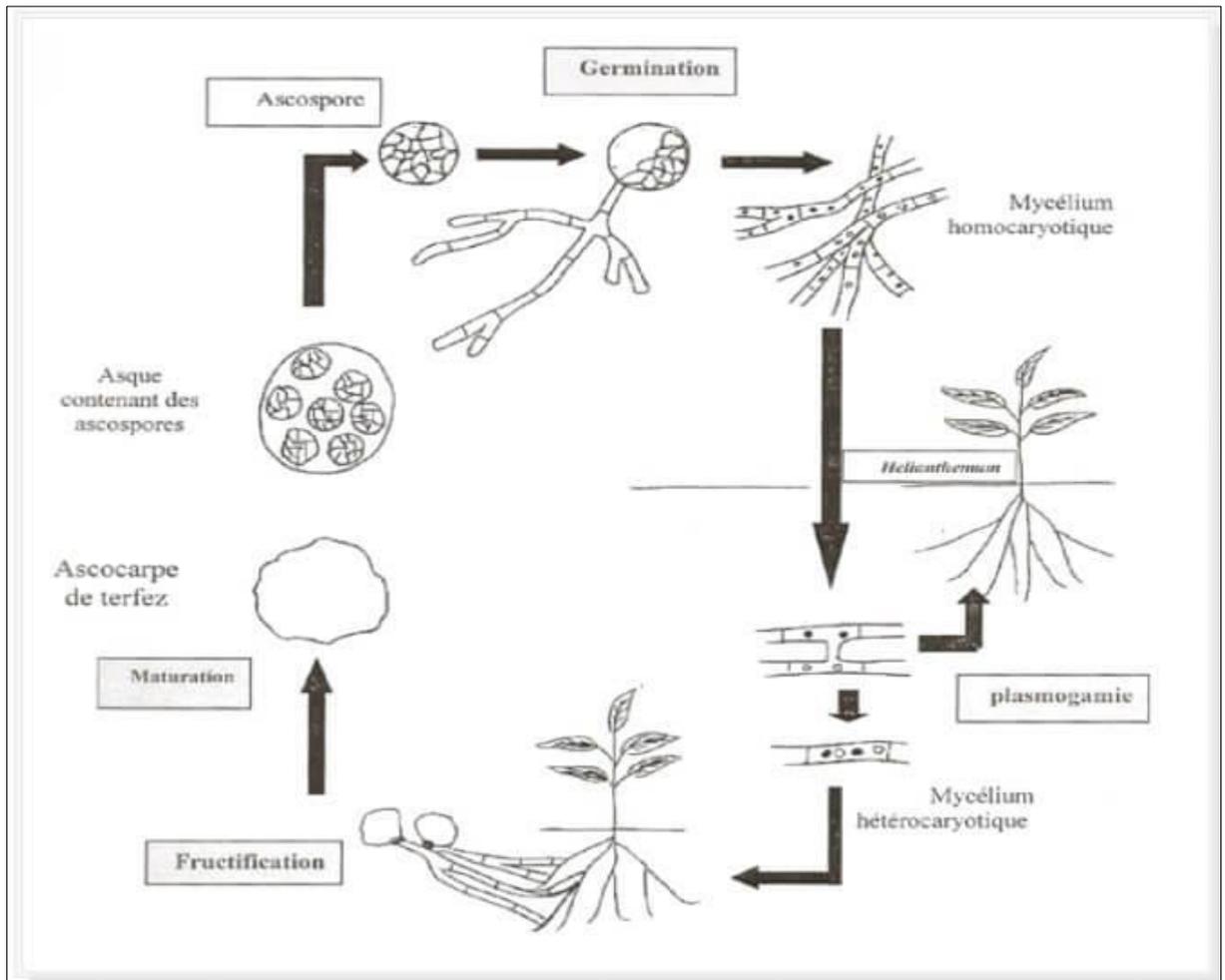


Figure 13: Schéma hypothétique du cycle de vie d'espèces du genre *Terfezia* (Fortas, 1990 modifié par Aibeche, 2008).

Selon Kagan-Zur (2008), le cycle vital des truffes du désert (*Terfezia* et *Tirmania*) (Figure 13) peut se résumer en trois phases :

1. Un mycélium homocaryotique primaire naît à partir de la germination des ascospores.
2. Le mycélium primaire établit soit une association mycorhizienne avec les racines de plantes de la famille des Cistaceae, ou procède par plasmogamie et produit un mycélium secondaire avant de s'associer à la plante hôte.
3. Les mycorhizes une fois installées émettent à leur tour des mycéliums très compacts (rhizomorphes) qui différencient, lorsque les conditions environnementales le permettent, des primordiums. Après caryogamie et méiose ces primordiums donneront naissance à des fructifications matures (Roth-Bejerano et al.; 2004 ; Kagan-Zur, 2008).

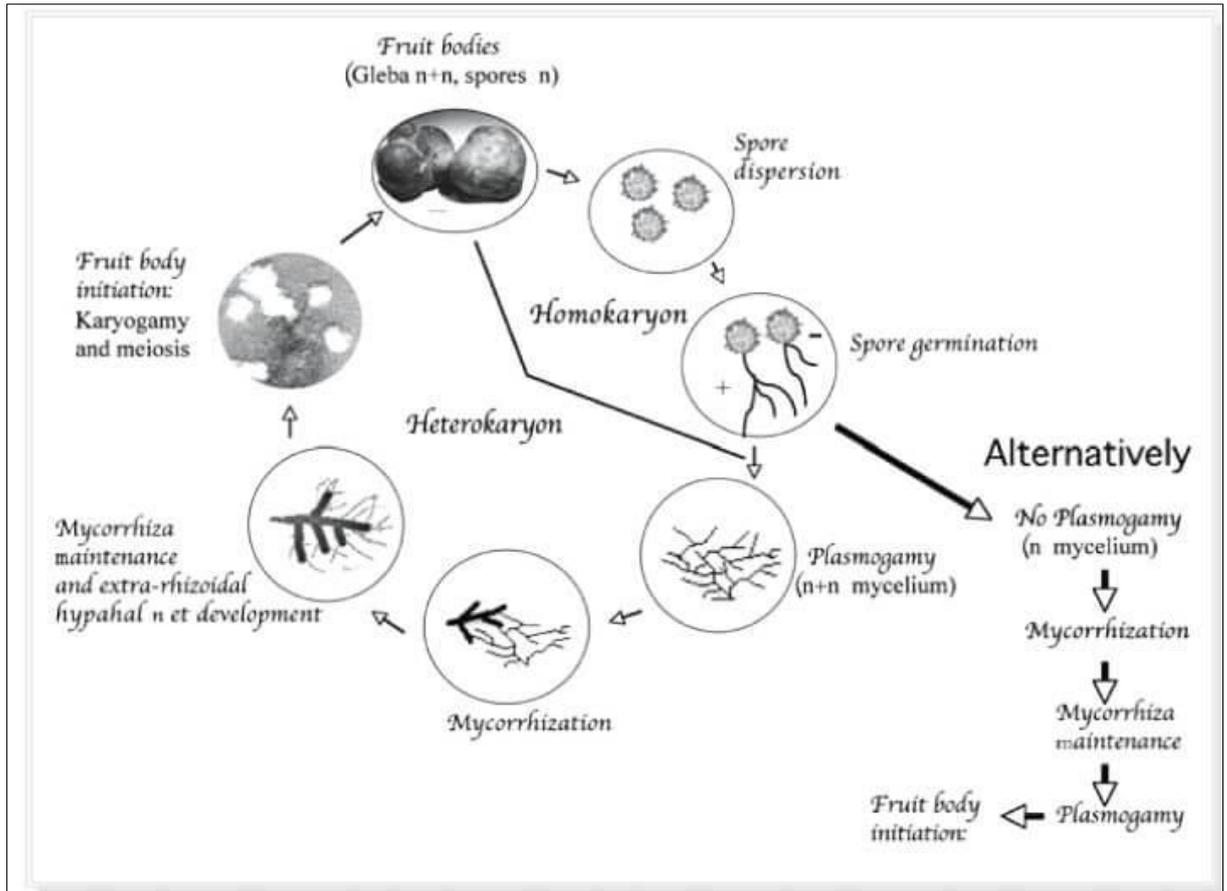


Figure 14: Schéma du cycle biologique hypothétique des Terfèzes (Taschen, 2015).

Les terfèzes adultes vont produire des spores qui seront dispersés dans le sol. La germination des spores viables va produire des « Homocaryon » (en anglais Homokaryon = une cellule reproductrice qui contient plusieurs noyaux identiques, ce sont les seuls candidats utiles pour le croisement). La germination des spores va réaliser une plasmogamie qui va générer la production du mycélium. Ces spores vont établir la symbiose mycorhizienne avec la plante hôte. Le cycle de production normale continue et aboutira à la fin à la fructification avec production des Terfèzes.

Une autre alternative existe, dans le cas où la plasmogamie n'est pas réalisée. Les spores vont entrer directement en contact avec la plante hôte et établir la symbiose ectomycorhizienne qui va aboutir à la fructification et la production des Terfèzes (Figure 14).

2.2.2. Les champignons mycorhiziens à arbuscules :

Ce type de symbiose concerne environ 95% des taxons végétaux à mycorhizes et environ 80% des plantes vasculaires terrestre c'est-à-dire plus de 400 000 espèces. Contrairement aux ectomycorhizes, les mycorhizes à arbuscules (MA) possèdent un cycle vital entièrement microscopique, non visible à l'oeil nu (Sandmann *et al.*, 1990). Elles sont associées aux plantes tant herbacées que ligneuses. Elles tirent leur nom de mycorhizes à arbuscules des structures intraracinaires et intracellulaires dont la morphologie microscopique rappelle un petit arbre (Smith and Read, 2008). Certaines espèces de MA différencient également des renflements d'hyphes intercellulaires appelés vésicules. Les MA sont aussi distinctes du point de vue génétique puisque leurs spores plurinucléées possèdent plusieurs noyaux génétiquement différents (Matsumoto, 1996). La figure 15, illustre les étapes d'installation de la symbiose mycorhizienne arbusculaire en présence de la plante hôte (cas des pois).

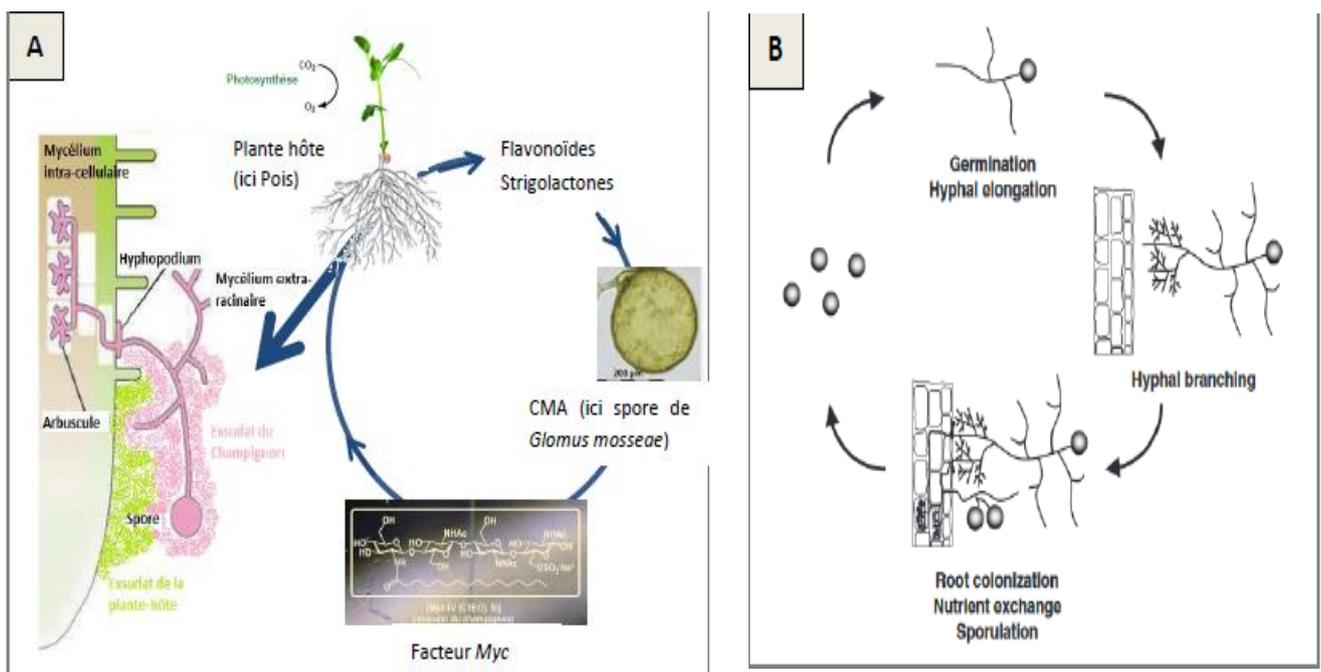


Figure 15 : Etablissement de la symbiose mycorhizienne arbusculaire (A) et du cycle de vie des CMA (B), modifié d'après Akiyama, 2007). L'espèce *Glomus mosseae* est récemment appelée : *Funneliformis mosseae*.

2.2.2.1. Classification des champignons mycorhiziens arbusculaires CMA :

Les symbiotes fongiques arbusculaires sont regroupés dans le phylum des Glomeromycota (Vallerie, 1980), appartenant à la classe des Glomeromycètes (Trapnell, 1959) qui se subdivise en quatre ordres : Archéosporales (Salvioli et al., 2008),

Diversisporales (Salvioli et al., 2008), Glomerales (Pichot et Roche, 1972) et Paraglomérales (Vallerie, 1980) formé de 14 familles réparties en 29 genres. Les champignons mycorhiziens arbusculaires (CMA) sont classés récemment selon Redecker et al. (2013) et cette classification est représenté à la figure 16.

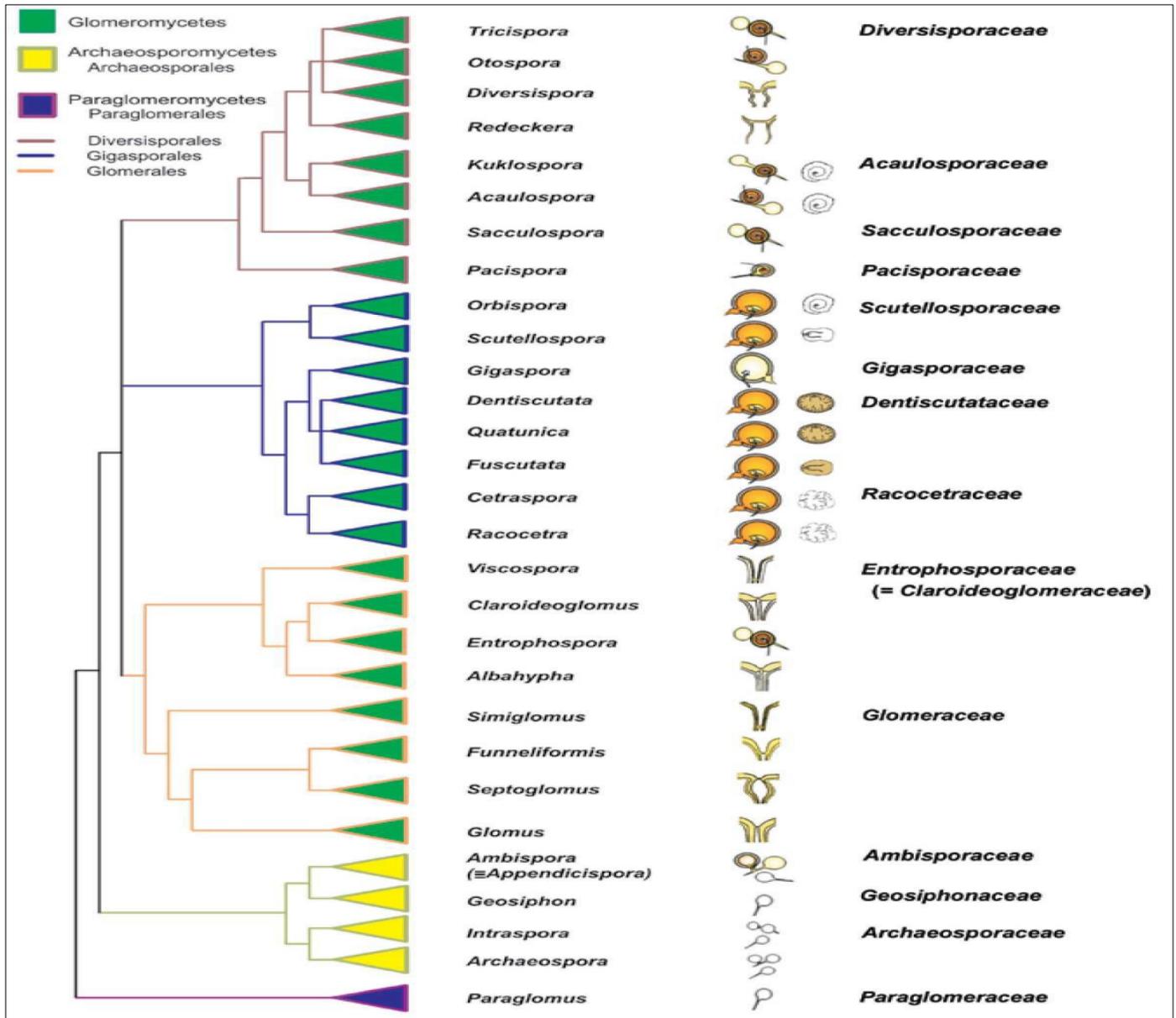


Figure 16: Classification des champignons mycorhiziens arbusculaires (Redecker et al., 2013).

La classification des champignons mycorhiziens arbusculaires était basée sur les caractères morphologiques des spores, établissant ainsi les premières clés d'identification en 1974 par Gerdemann et Trappe. Par la suite Morton et Benny (1990) en se basant toujours sur les caractères morphologiques ont établis une nouvelle classification.

Redecker et al. (2000) en utilisant les caractères morphologiques et moléculaires ont ajouté l'espèce *Glomus coremioides*. = *Sclerocystis coremioides* au genre *Glomus*. Par la suite, en 2001, Morton et Redecker en se basant sur les traits morphologiques, moléculaires et biochimiques ont baptisé deux nouvelles familles dans l'ordre des Glomales qui sont phylogénétiquement distinctes entre elles et par rapport aux autres familles déjà répertoriées. Suite à cela, l'étude des bases moléculaires SSU rDNA, a permis de transférer les CMA du phylum Zygomycota vers un nouveau phylum nouvellement créé par Schüßler et al. (2004) celui des Gloméromycota. En se basant sur l'étude moléculaire des bases : SSU, ITS et LSU la classification des champignons mycorhiziens arbusculaires a pris un nouvel essor. De nouvelles espèces ont été répertoriées et d'autres regroupées dans de nouvelles familles (Kehri et al., 2018). La technique moléculaire se base sur l'amplification et le séquençage des séquences ITS, SSU et LSU du rDNA et celle de β -tubulin, and SSU et LSU du rRNA (Figure 17).

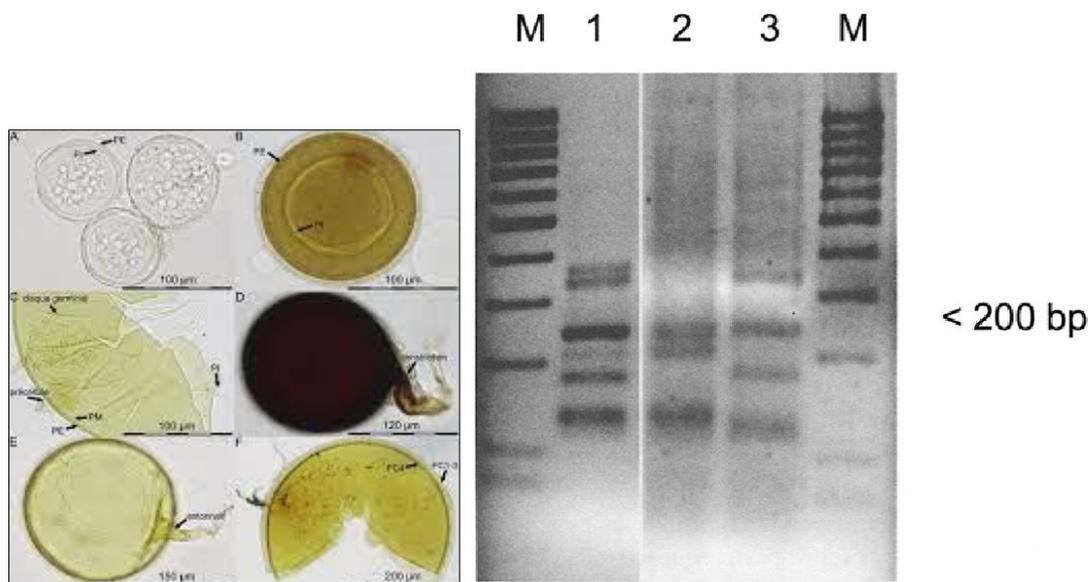
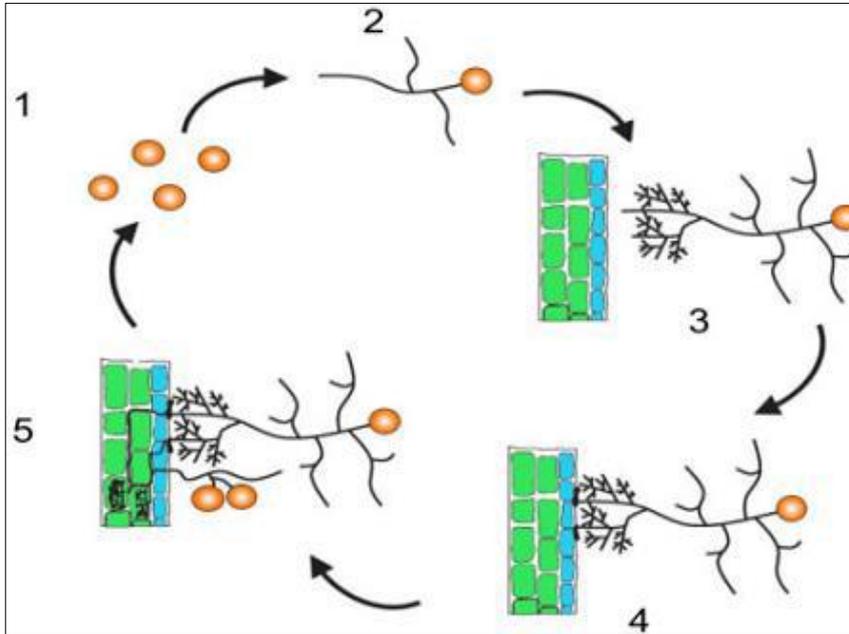


Figure 17 : Le passage de l'identification morphologique à l'identification moléculaire.

2.2.2.2. Cycle de développement des CMA :

Le cycle de développement des CMA passe par 5 stades (Figure 18).



Stade 1 : Spore de CMA en attente de stimuli (exsudats racinaires).

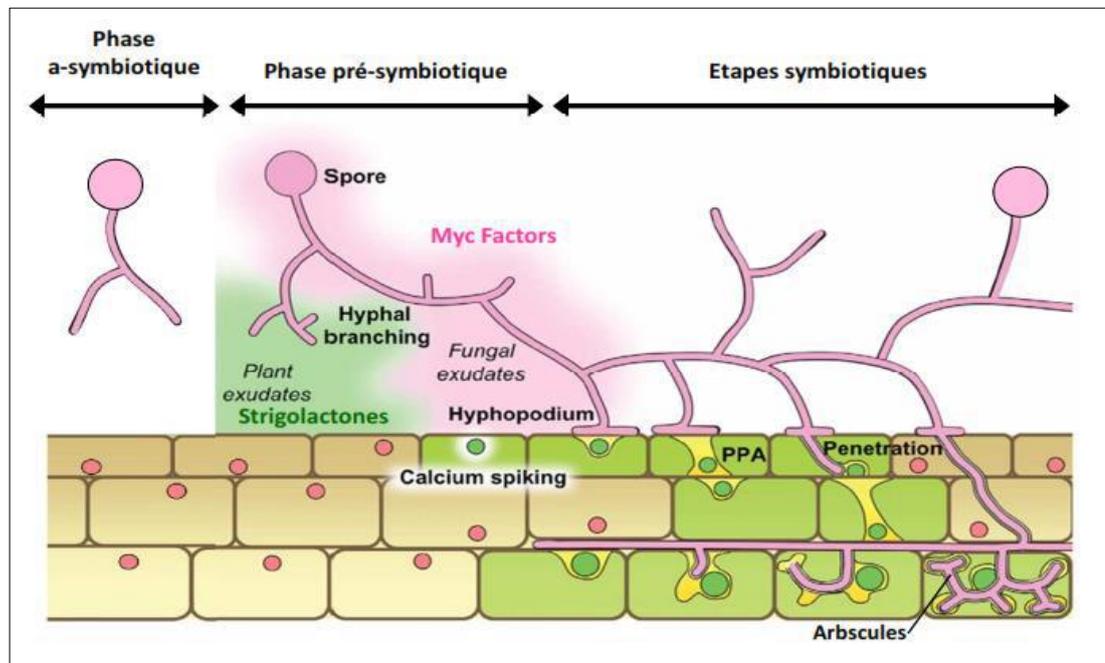
- Stade 2 : Germination de la spore et formation d'un mycélium primaire : le promycélium ;

- Stade 3 : Préparation du mycélium à entrer en contact avec la racine et formation d'un appressorium ;

- Stade 4 : Un réseau extra-racinaire est ainsi constitué le long des cellules racinaires.

Stade 5 : Pénétration du champignon dans la racine et formation de mycélium secondaire, et de structures intracellulaires : les arbuscules et les vésicules intercellulaires selon les espèces ; Expansion d'un réseau mycélien extra-racinaire et différenciation de spores.

a. Cycle de développement des champignons mycorhiziens arbusculaires.



b. Étape de colonisation des racines des plantes hôtes par les CMA.

Figure 18 : Cycle de développement et étapes de colonisation racinaire par chez les CMA.

A. Cycle de développement des CMA ; b. étapes de colonisation des racines des plantes hôtes par les CMA (Bofante et Genre, 2010).

2.2.2.3. Étapes de colonisation : L'établissement de la symbiose mycorhizienne arbusculaire peut être divisée en trois phases primordiales : la phase a-symbiotique, la phase pré-symbiotique et la phase symbiotique (Figure 18.b).

a. **Phase prés-symbiotique :** Elle correspond à la germination de la spore à partir d'un état quiescent (dormance) (Bonfante et Genre, 2010) et à la formation d'hyphe germinatif et quelques ramifications primaires sans stimulus exogène (Intervention de facteurs externes). Si aucun signal racinaire ne se manifeste dans les 2 à 4 semaines de croissance, le développement du champignon est arrêté et la spore entre à nouveau en dormance (Requana et al., 2007) tout en conservant ses réserves énergétiques (Figure 18.b).

b. **La phase pré-symbiotique :** La phase pré-symbiotique commence lorsque le partenaire fongique a perçu la présence de son hôte grâce aux exsudats racinaires excrétés dans le sol (Giovannetti, 1993). Ces molécules induites sont de nature lipophile, dénommé : «*branching factors*», identifiée comme étant des «*Strigolactones*». Depuis quelques années, ces molécules commencent à être considérées comme des nouvelles hormones végétales, jouant un rôle important dans la physiologie des plantes, incluant le développement des bourgeons et des racines. Ces molécules induisent :

- L'augmentation du métabolisme fongique,
- L'élongation et la ramification hyphale (Varma, 1999 ; Buée et al., 2000) ;
- L'absorption du phosphore et de l'hyperpolarisation de la membrane plasmique fongique (Buée et al., 2000) ;
- L'activation du métabolisme énergétique du champignon en assurant la multiplication de ses mitochondries et sa prolifération cellulaire (Figure 18. b).

c. **La phase symbiotique :** Suite au contact avec le partenaire végétal, le champignon mycorhizien forme à la surface de la racine une structure renflée appelée : «*hyphopode* » (Bonfante et Genre, 2010). La formation de cet hyphopode est contrôlée à la fois par les facteurs environnementaux et par le génome du végétal (Garbaye, 2013); Elle peut être, négativement, contrôlée par la plante en présence de fortes teneurs en phosphate, ou si les conditions sont favorables, positivement contrôlée, via le développement d'un appareil de pré-pénétration (appelé «*prepenetration apparatus*» (PPA) (Bonfante et Genre, 2010). Ce dernier, va permettre au champignon d'entrer dans la racine et d'atteindre la zone corticale de la racine pour y développer des structures d'échanges hyper-ramifiées : les arbuscules (Genre et al., 2008 ; Genre, 2012). La membrane plasmique reste intègre et s'invagine autour de l'arbuscule, résultant en la formation d'un nouveau compartiment apoplastique qui agit

comme interface entre les cellules des partenaires (appelé *arbuscular interface compartment*) (Smith et Smith, 1990). Par la suite, le champignon peut compléter son cycle de développement en émettant des racines colonisées, un réseau extra-racinaire de mycélium, formé d'hyphes explorateurs (appelées aussi *running hyphae*) qui se ramifient abondamment pour former les « *Branched Absorbing Structures*» (BAS). Des spores se différencient le long des hyphes explorateurs et permettent ainsi la dissémination du champignon (Figure 18 b).

2.2.2.4. Structures des champignons mycorhiziens arbusculaires :

Les CMA sont principalement constitués de vésicules, d'arbuscules, d'hyphes intra et extra-racinaires et de spores.

- **Les arbuscules** : Il s'agit des sites d'échange de nutriments et d'eau entre le champignon et la plante (Reinhardt, 2007). Les arbuscules ont une durée de vie relativement courte dans l'établissement de la symbiose (Figure 19). Elles se différencient dans les cellules corticales à proximité de l'apex racinaire et dégèrent entre 7 à 10 jours après leur développement. Au fur et à mesure que la racine s'allonge, de nouveaux arbuscules s'installent, (Genre, 2012 ; Javot et al., 2007).

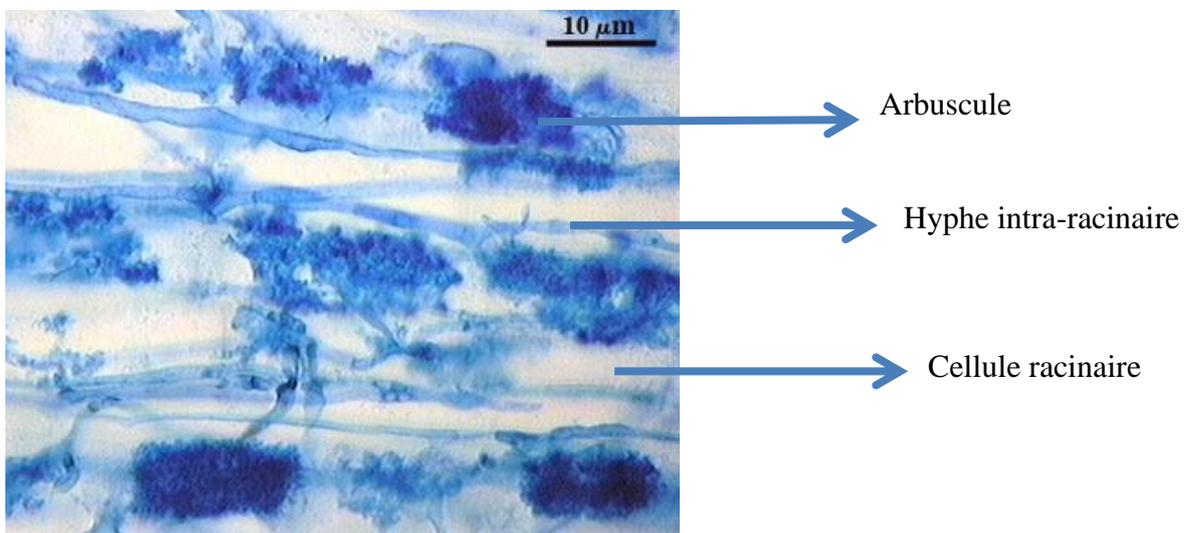


Figure 19 : Observation microscopique d'arbuscules de CMA dans les racines de *Tamarix articulata* (Original, 2016).

- **Les vésicules** : Après la formation des arbuscules, certaines espèces de CMA forment dans la racine des organes de réserves appelées vésicules. Elles sont de forme ovale et se développent généralement entre les cellules du cortex racinaire (Figure 19). Les vésicules accumulent des lipides de réserve et s'entourent de fines couches pariétales tout

comme chez les spores. Elles continuent à se développer quand les arbuscules dégèrent et peuvent s'observer même dans des racines non fonctionnelles. Tout comme les spores les vésicules peuvent germer et régénérer une culture. L'accumulation de réserves sous forme de lipides suggère fortement un rôle de conservation à long terme du champignon sa germination, un potentiel de dissémination après la mort de la racine (Bencherif, 2016).

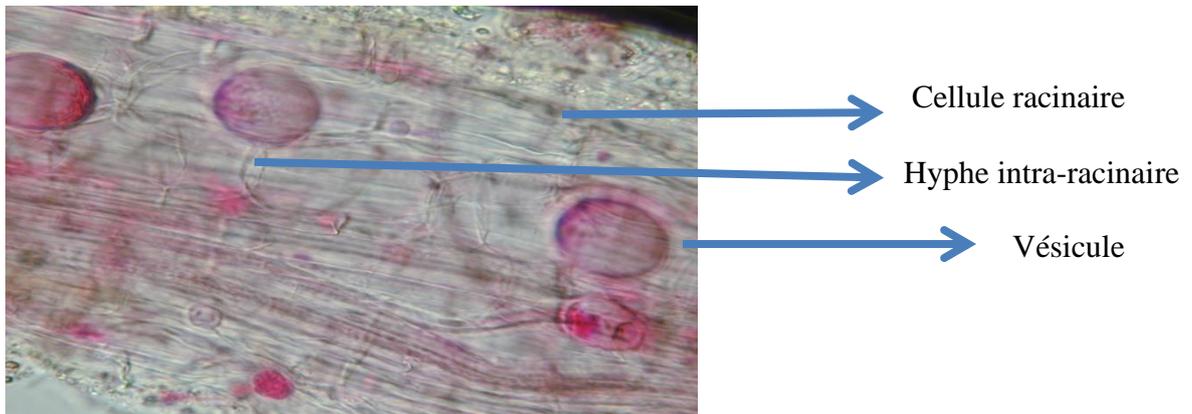


Figure 20 : Observation microscopique de vésicules dans les racines de *Tamarix articulata* (Original, 2016).

2.2.2.5. Bénéfices de la symbiose arbusculaire :

Les bénéfices des champignons mycorhiziens arbusculaires sont multiples. Ils démontrent des effets directs relatifs à la nutrition de la plante et du partenaire symbiotique (bénéfices trophiques) et des effets indirects relatifs à l'amélioration de la résistance aux stress abiotiques sur la plante hôte et la production d'osmolytes (Figure 22).

L'interaction mycorhizienne se caractérise par un transfert bidirectionnel de nutriments. En échange du carbone fourni par la plante, les CMA améliorent l'absorption des éléments minéraux et de l'eau vers la plante, stimulent leurs activités hormonales, protègent les plantes contre les effets néfastes de parasites, améliorent la résistance des plantes aux stress environnementaux et favorisent l'agrégation des sols (Fortin et al., 2008).

a. Bénéfices pour le CMA :

Grâce au transfert bidirectionnel, les CMA s'alimentent des éléments carbonés issus de la photosynthèse de la plante hôte. Cette part de photosynthétats transmise au champignon est non négligeable puisqu'elle peut atteindre jusqu'à 20% du carbone fixé lors de la

photosynthèse. Les photosynthétats sont transportés jusqu'aux racines sous forme de saccharose et de monosaccharides comme le glucose, le fructose et le mannose (Schußler et al., 2007). Avant son transport à travers la membrane plasmique végétale, le saccharose doit être clivé par une invertase d'origine végétale induisant la production de glucose et de fructose (Schaarschmidt et al., 2006). Les hexoses seraient ensuite transportés vers le champignon passivement à partir de l'apoplasme via des transporteurs fongiques spécifiques. Un premier transporteur fongique spécifique "MST1" « *Monosaccharide transporter 1* », identifié chez *Geosyphon pyriformis*, a été localisé sur la membrane plasmique et permettrait de transporter les hexoses sous forme de glucose et de mannose (Schußler et al., 2006 ; Schußler et al. 2007 ; Helbert et al., 2011). Ce mécanisme de transfert du carbone est régulé de façon complexe au niveau de l'interface entre les deux organismes (Badda et al., 2014). Le carbone obtenu est ensuite stocké chez les CMA sous forme de tréhalose (dioloside composé de deux molécules de glucose liée par une liaison α) (Fortin et al., 2008 ; Badda et al., 2014).

c. Bénéfices pour la plante

b.1. Bénéfices trophiques

Le principal rôle des CMA est l'amélioration des nutriments hydrique et minérale de la plante. Le phosphore (Requana et al., 2007 ; Feddermann et al., 2010) et l'azote en plus d'autres cations essentiels tels que le zinc, le cuivre, le manganèse et le fer (Liu et al., 2000) sont prélevés du sol par le mycélium et transportés jusqu'aux racines de la plante (Figure 22). Il en résulte une amélioration de la croissance des plantes mycorhizées (Sharifi et al., 2007). La présence d'hyphes extraracinaires dans la rhizosphère augmente la surface de contact entre les minéraux du sol et la racine puisque les hyphes peuvent atteindre une longueur de 81 à 111 m/cm³ de sol (Miller et al., 1995) ce qui leur permet d'explorer des centaines de cm³ de sol non accessible par les plantes.

La nutrition hydrique

La résistance des plantes à la sécheresse est l'un des rôles majeurs des CMA (Ruiz-Sanchez et al., 2010). Cette adaptation aux faibles potentiels hydriques est due à l'accumulation dans les cellules hyphales de substances solubles qui abaissent la pression osmotique (*osmoprotectants*) du potentiel hydrique interne, facilitant ainsi la pénétration de l'eau (Figure 21).

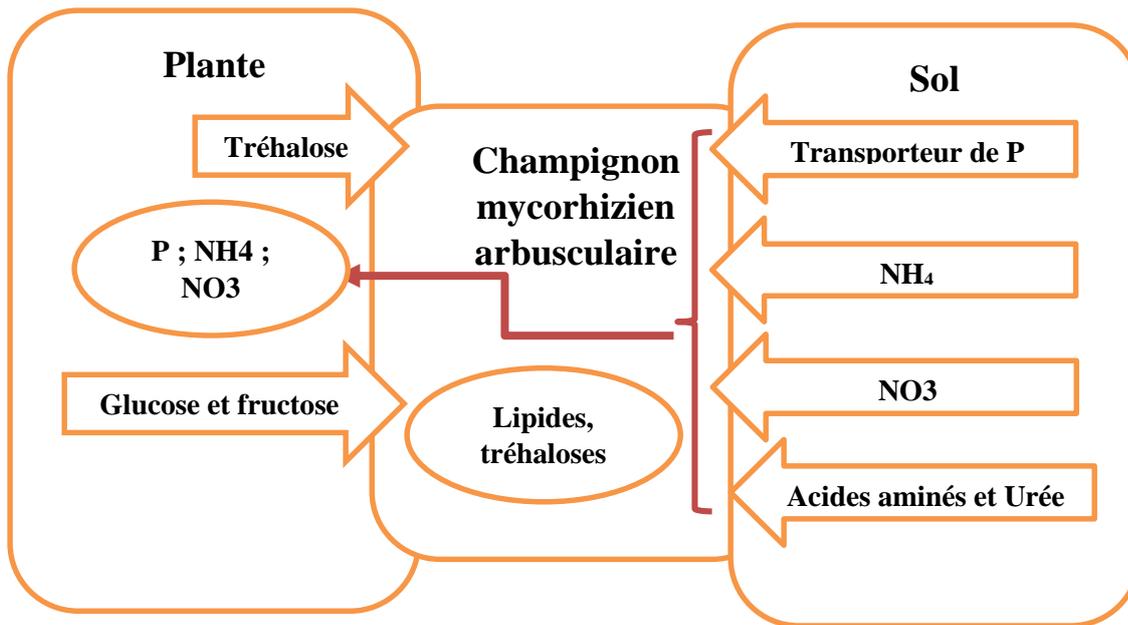


Figure 21 : Schéma récapitulatif des principaux processus d'échanges de nutriments entre l'hôte et le champignon arbusculaire.

a. Le phosphore :

L'amélioration de la nutrition phosphatée est considérée comme l'avantage principal apporté par la symbiose mycorhizienne à arbuscules (Smith et al., 2011). Le phosphore est un élément indispensable à la vie de la plante. Il intervient dans la synthèse de nombreuses molécules telles que l'adénosine triphosphate (ATP), les nucléotides, les phospholipides et certaines enzymes et co-enzymes (Gaude et al., 2008). Le phosphore est principalement prélevé sous forme d'ortho-phosphate en concentration le plus souvent suffisante (10 μ M). Les phosphates chargés négativement forment des complexes avec les argiles et les acides humiques et sont donc très peu mobiles dans un sol. Par conséquent, une zone de carence en phosphate se crée autour de la racine, nécessitant l'intervention des mycéliums de CMA pour augmenter l'aire de prélèvement de la rhizosphère (Figure 21).

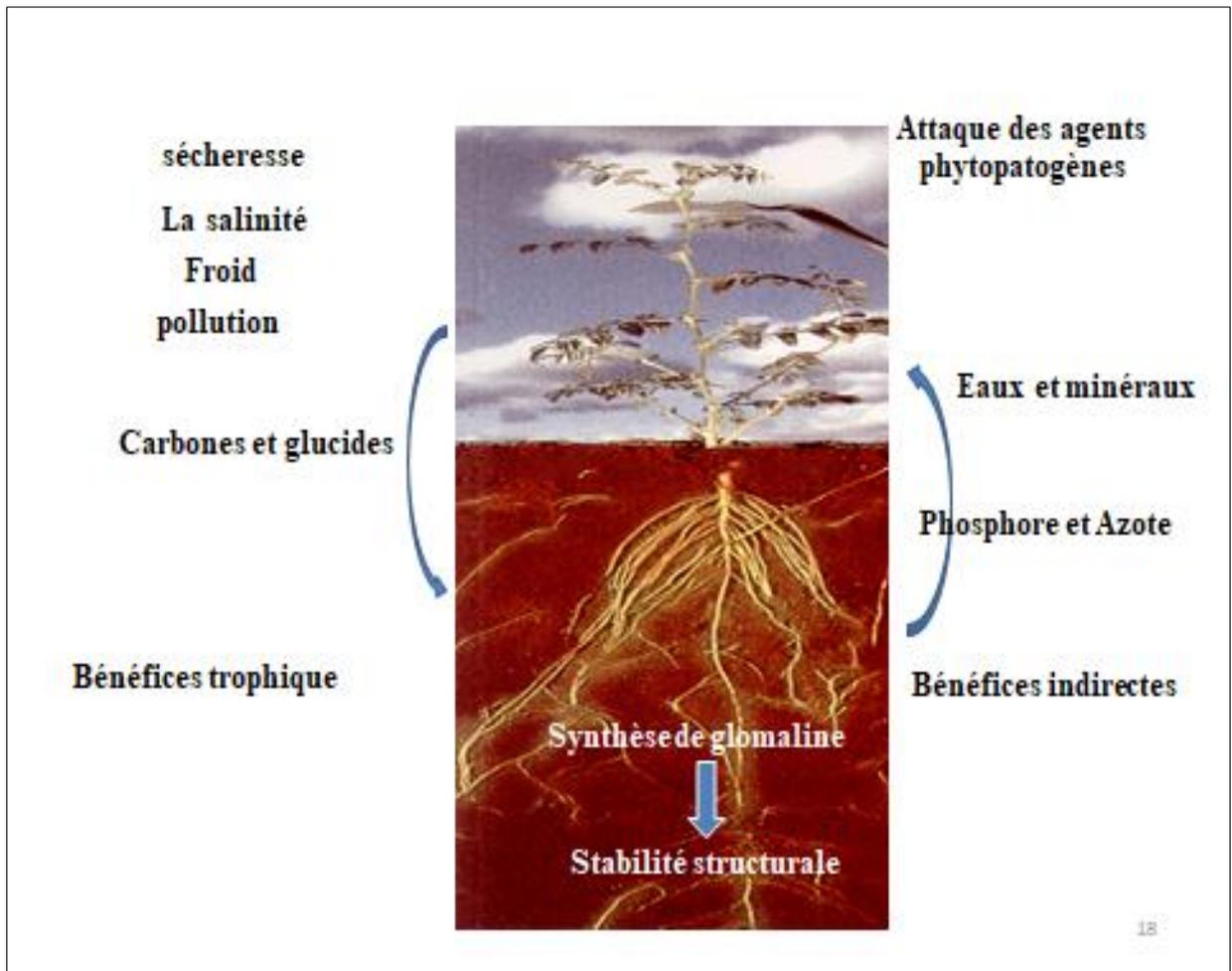


Figure 22 : Bénéfices réciproques entre les deux partenaires de la symbiose arbusculaire.

Les CMA possèdent des phosphatases alcalines qui clivent les molécules et rendent le phosphore accessible aux plantes hôtes (Gianinazzi-Pearson and Gianinazzi , 1978 ; Liu et al., 2000). L'importation en elle-même est effectuée par des transporteurs fortement exprimés dans les hyphes extra-racinaires (Harrison and Buuren, 1995; Benedetto et al., 2005).

b. L'azote

Parallèlement au phosphore, l'azote est un élément indispensable à la plante ; Il est indispensable dans la formation des phospholipides, des co-enzymes et des acides aminés. Il existe dans le sol sous deux formes : minérale et organique (nitrites, nitrates et ions d'ammonium). Le mycélium du CMA est capable de prélever l'azote sous forme d'ammonium (NH_4^+) (Johanssen et al., 1996), de nitrates (NO_3^-) (Johansson et al., 2004 ; Bago et al., 1996) et d'acides aminés (Hawkins et al., 2000), avec une nette préférence pour

les ions NH_4^+ (Lopez-Pedrosa et al., 2006). L'acquisition de l'azote nécessite l'activité de transporteurs localisés au niveau de l'interface sol/hyphes extra-racinares du CMA.

Une fois prélevé, l'azote est transporté jusqu'aux hyphes intra-racinares sous forme d'arginine, acide aminé prédominant dans les hyphes extra-racinares (Jin et al., 2005). L'arginine, qui sera par la suite hydrolysé donne de l'urée et de l'ornithine (Tian et al., 2010) qui seront hydrolysés par le cycle de l'urée afin de transférer l'azote à la plante (Fraustro et al., 2001).

c. Les oligo-éléments

Les oligo-éléments sont impliqués dans de nombreuses activités enzymatiques intervenant dans la photosynthèse, la respiration oxydative, la protection contre les radicaux libres ou encore la biosynthèse des lipides (Fraustro et al., 2001). Ces éléments sont principalement : le cuivre, le zinc, le manganèse et le fer qui sont comme le phosphore rarement mobile dans le sol. L'intervention des CMA se manifeste par une meilleure exploration du sol par les hyphes extra-racinares.

b.2. Résistance aux stress :

De nombreux travaux ont mis en évidence l'effet protecteur des CMA contre divers stress biotiques et abiotiques. Une atténuation des dommages causés par les agents phytopathogènes (champignons oomycètes, bactéries ou nématodes) a été démontrée chez les racines des plantes mycorhizées par rapport aux plantes non-mycorhizées (Garbaye, 2013 ; Badda et al., 2014). Ce potentiel des CMA comme agents de lutte biologique a été répertorié chez des dizaines d'espèces cultivées en association avec plusieurs Gloméromycètes.

L'effet protecteur contre divers stress abiotiques, tel que la sécheresse, la salinité et la pollution ont également été mis en évidence (Plenchette, 1991 ; Al-Oudat and Qadir, 2011). Ces effets positifs se manifestent sur les plans cellulaire, physiologique, nutritionnel et physique des plantes, ce qui améliore à la fois la photosynthèse et accroît le développement de la plante (Augé, 2001).

2.2.2.6. Mise en place des symbioses mycorhiziennes :

La stimulation de la mycorhization par des flavonoïdes a été démontrée chez plusieurs espèces de légumineuses, en particulier le soja. Cependant, ces composés pourraient-ils jouer le rôle de signal émis par la plante et déclencher par la suite ou accélérer le phénomène d'installation de la symbiose ? En effet, ce point est toujours un sujet de discussion, car les résultats obtenus varient avec les espèces étudiées. Cependant il est impossible d'exclure l'intervention des composés phénoliques dans la nutrition et le développement des champignons mycorhiziens. Ainsi les isoflavonoïdes comme la formononétine et la biochanine A, produits par les racines des trèfles rampant peuvent stimuler la croissance de champignons mycorhiziens du genre *Glomus*.

Inversement, la plante ne met pas en place les mécanismes de défenses qui conduiraient à bloquer complètement le développement du champignon et empêcherait l'établissement de la symbiose mycorhizienne. Ainsi chez la luzerne (Volpin et al., 1995), bien que les premiers jours de la mycorhization soient associés à une forte expression des gènes PAL et CHS, celle-ci est ensuite rapidement bloquée avant que la plante ne puisse accumuler la médicaprine, qui est une phytoalexine phénolique caractéristique de la luzerne (Macheix et al., 2005).

2.2.2.7. Les CMA dans les zones arides et semi-arides :

Ces zones du globe terrestre sont connues pour les nombreux stress abiotiques auxquels les plantes sont soumises, tel que : la sécheresse, les températures extrêmes et la salinité. Face à ces aléas, il a été démontré que la symbiose arbusculaire augmente la résistance des plantes au stress hydrique (Davis et al., 1992), stimule leur croissance (Hamel et al., 2007), améliore leur taux de survie (Garbaye et al., 1996) et participe à l'amélioration de la structure du sol (Nouaim et Chaussod, 1996).

D'après Bearden et Petersen (2000), le mécanisme impliqué dans la stabilisation des agrégats est basé sur la fixation des particules du sol par les hyphes et les racines et sur l'exsudation des polysaccharides. En effet, le réseau mycélien extra- racinaires des CMA colonise le sol à une concentration de 50g d'hyphes/g d'agrégats stables (Varma, 1999). Ce réseau mycélien peut sécréter en abondance une glycoprotéine : « *la glomaline* » (Badda et al., 2014). Plusieurs études ont mis en évidence le rôle de la glomaline dans l'amélioration de la stabilité structurale du sol (Lutgen-Sandvik, 2003). La glomaline est hydrophobe et thermotolérante,

ce qui ralentit sa dégradation par les microorganismes du sol. Lorsqu'elle est liée aux particules d'argiles auxquelles elle confère une forte cohésion, elle est encore plus récalcitrante à la décomposition biologique, assurant ainsi une forte stabilité structurale des sols (Badda et al., 2014). Cette propriété est utilisée principalement dans la fixation des dunes (Greipsson and El-Mayas, 2000 ; Funatsu et al., 2014).

a. **Les CMA et la salinité des sols :**

La salinité des sols est l'un des problèmes majeurs des zones arides et semi-arides (Dagar and Tomar, 2002 ; Plenchette, 1999). Dans ces conditions pédologiques l'utilisation d'inoculants à base de CMA permet une meilleure implantation et une meilleure croissance des plantes mycorhizées par rapport aux non-mycorhizées (Miransari, 2011 ; Porcel et al., 2012 ; Wu et al., 2013 ; Abdelatef and Miransari, 2014). Toutefois, les dispositifs mis en place par les CMA restent à élucider (Hildebrandt et al., 2007; Ferrol et al., 2009). La présence de fortes teneurs en sels NaCl (NaCO_3 , NaSO_4) ou en sels de magnésium dans les sols des milieux arides et semi-arides impose aux plantes un stress à la fois ionique et hydrique et influence directement les processus majeurs de développement des végétaux tel que: la photosynthèse, la respiration, la synthèse des protéines, la synthèse d'énergie et le métabolisme lipidique (Feng et al., 2002). De plus, la perturbation de la structure des enzymes, des acides nucléiques et de la membrane plasmique sont constatées (Porcel et al., 2012).

Physiologiquement, l'impact de la salinité provoque un effet indirect sur le potentiel hydrique qui se traduit par une réduction de la disponibilité de l'eau pour la plante (Porcel et al., 2012) et conséquemment par la toxicité et la perturbation du processus de la nutrition minérale induites par l'excès des ions Na^+ et Cl^- (Plenchette, 1991).

En présence de stress salin, les plantes ont tendance à sélectionner certains ions plutôt que d'autres. Cette sélectivité est généralement liée aux mécanismes d'exclusion des ions Na^+ . Une forte sélectivité K^+/Na^+ a été démontrée au niveau du plasmalemme du cortex racinaire et dans le xylème des plantes les plus tolérantes au NaCl (Taleisnik et al., 1994 ; Porcel et al., 2012). Le maintien de ce rapport K^+/Na^+ élevé constitue un mécanisme aidant au bon déroulement des processus métaboliques de la plante (Plenchette, 1991; Feng et al., 2002 ; Porcel et al., 2012). Le signal de contrainte extracellulaire est perçu en premier par la membrane réceptrice, puis une signalisation vaste et complexe est activée au niveau intracellulaire (Figure 23). Le signal de tension est perçu, en premier lieu, au niveau de la

membrane par un récepteur spécifique, entraînant ainsi la génération de molécules de signalisation secondaires, tels que Ca^{+2} , les phosphates d'inositol, l'oxygène réactif (ROS) et de l'acide abscissique (ABA). Le signal de stress est alors traduit à l'intérieur du noyau dont les produits : « les gènes de tolérances » conduisent finalement à l'adaptation des plantes au stress signalé. Les gènes précoces sont induits dans les minutes de la perception du stress, incitant les facteurs de transcription à activer l'expression de gènes retardés : “*RD*” (*Responsive dehydration*), “*KIN*” (*cold induced*), “*COR*” (*Cold responsive*). Ces gènes sont soit directement impliqués dans la protection cellulaire contre le stress (par exemple, la fin de l'embryogénèse par la production abondante de protéines : des protéines antigel, des antioxydants et des enzymes de détoxification) ou indirectement par l'induction des facteurs de transcription et des enzymes du métabolisme du phosphatidylinositol (Tuteja, 2007 ; Porcel et al., 2012).

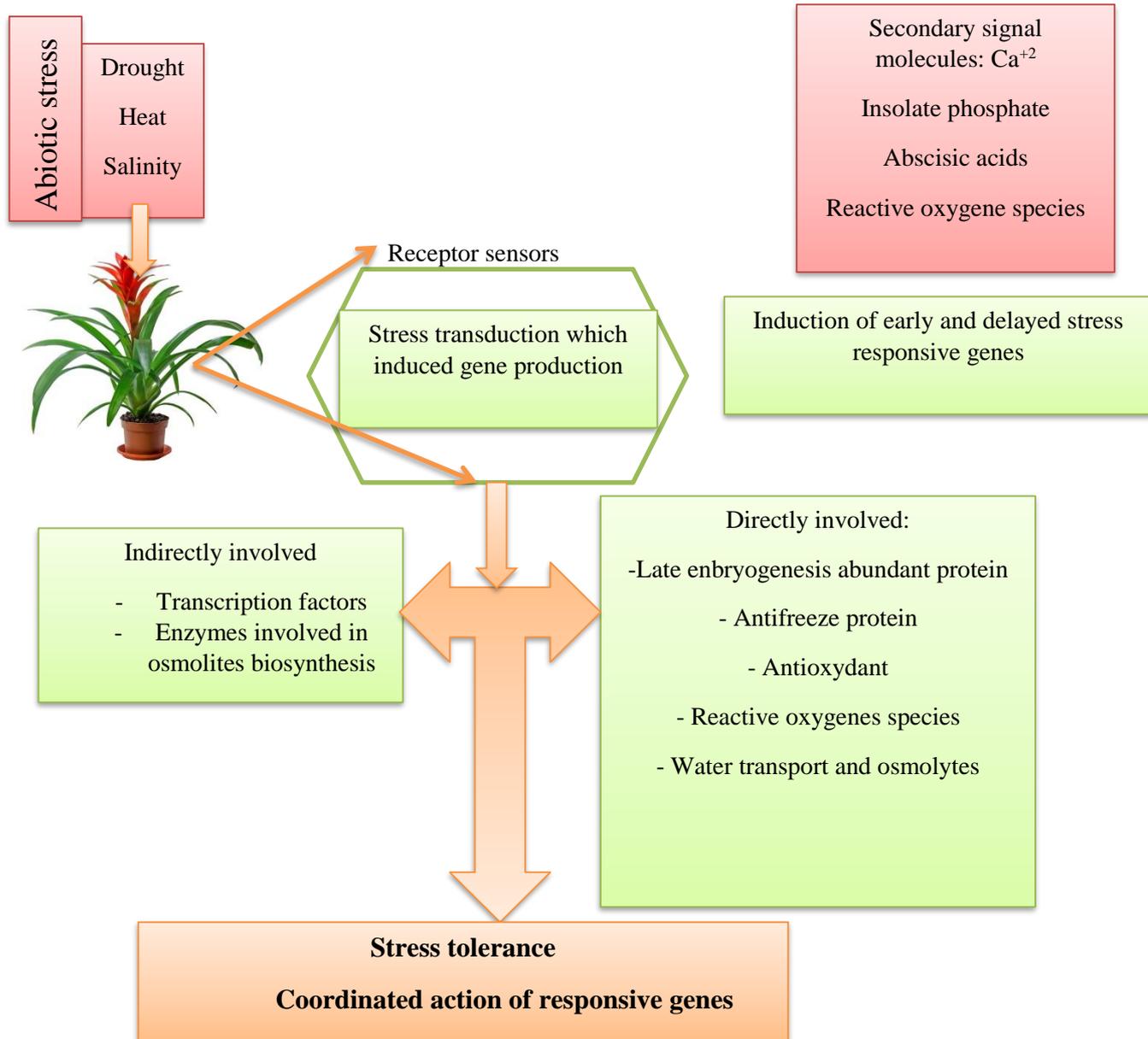


Figure 23 : Voie générique chez les plantes en réponse au stress (Bencherif et al., 2019). Le signal de stress extracellulaire est perçu par le premier récepteur de la membrane, suivi d'une cascade de signaux intracellulaires complexes. Les résultats des signaux sont l'expression de gènes multiples sensibles au stress, dont les produits peuvent résulter directement ou indirectement, à une tolérance au stress. En résumé, la réaction de stress peut être une action coordonnée de nombreux gènes.

a. 1. Relation entre les CMA et la salinité des sols

La salinité n'affecte pas que les plantes hôtes, les CMA sont également touchés. Ce stress affecte, directement, le processus de colonisation racinaire, la germination des spores et la croissance hyphale (Hirel et al., 1978 ; Giri et al., 2007 ; Porcel et al., 2012). La salinité

réduit le taux de germination des spores et la croissance des hyphes. Ainsi le nombre total des spores régresse exponentiellement suite à l'augmentation de la concentration totale en salinité (Zaicou, 1987). En revanche, une grande partie des écotypes naturels des CMA peut croître sous des concentrations pouvant atteindre 10% de NaCl, ce qui les classe parmi les champignons osmotolérants (Tressner and Hayes, 1971 ; Sylvia and Williams, 1992). Ces espèces appartiennent en majorité au genre *Glomus* (Ferrol et al., 2004 ; Sánchez-Castro et al., 2012). Le tableau 4 représente les principales espèces de CMA isolées à partir de sols à forte teneur en salinité.

D'autre part, la colonisation racinaire en milieu salin a fait l'objet de plusieurs études. Le tableau 5 résume les stades de développement affectés par la salinité chez quelques espèces de CMA.

Tableau 4 : Exemples d'espèces de CMA osmo-tolérantes.

Ordre (Nombre des espèces)	Principales espèces	Références
Glomerales	<i>Funneliformis geosporum</i>	(Hildebrandt et al., 2001)
Glomerales	<i>Funneliformis geosporum</i>	(Carvalho et al., 2003)
Glomerales (19), Archeosporales (1), Pacisporaceae (1)	<i>Funneliformis geosporum</i>	(Wilde et al., 2009)
Glomerales (15), Diversisporales (2)	<i>Funneliformis caledonium</i> <i>Rhizophagus irregularis</i>	(Sonjak et al., 2009)
Glomerales (22)	<i>Rhizophagus irregularis</i> <i>Rhizophagus fasciculatus</i>	(Guo and Gong, 2014)
Glomerales (16), Diversisporales (5), Gigasporales (3), Archeosporales (3), Pacisporaceae (2), Paraglomerales (1)	<i>Claroideoglo mus</i> <i>constrictum</i> <i>Paraglo mus</i> <i>oculatum</i>	(Estrada et al., 2013)
Glomerales (7), Diversisporales (1)	<i>Funneliformis caledonium</i> <i>Funneliformis mosseae</i> <i>Glomus proliferum</i>	(Estrada et al., 2013)

a.2. Réponses des plantes mycorhizées au stress salin

Les CMA en interagissant avec leurs plantes-hôtes déclenchent la mise en œuvre de mécanismes de tolérance. Les CMA améliorent la tolérance des plantes notamment en début de leur croissance en produisant plus d'hormones de croissance. Les CMA modifient diverses propriétés physiologiques et biochimiques de l'hôte. Ceci peut se manifester par :

- Une augmentation et/ou une meilleure sélection dans le prélèvement des nutriments,
- Une accumulation de composés osmorégulateurs,
- Une importante conductance stomatique,
- Une meilleure transpiration,

- Une augmentation de l'activité photosynthétique ;
- Une limitation de la déshydratation des feuilles.

a.3. Propriétés biochimiques des plantes et CMA sous stress salin :

- Régulation des ions potassium (K^+) et sodium (Na^+)

Plusieurs études ont suggéré que la paroi hyphale des CMA puissent jouer un rôle important dans la sélection des ions K^+ et Ca^{+2} , en atténuant le stress salin dans la plante par une pré-sélection dans le transfert des éléments nutritifs et une rétention des ions toxiques tels que Na^+ (Maeda et al., 2006).

- Prolines et autres osmolytes

Dans le cas du stress salin, la plante a tendance à accumuler des composés tels que la proline, la bétaine et des glucides (glucose et saccharose) afin de pallier l'effet négatif de la salinité et de maintenir la balance osmotique à son niveau de stabilité (Porcel et al., 2012) (Tableau 5).

La bétaine a pour rôle de stabiliser les structures et les activités des enzymes et des complexes de protéines et de maintenir l'intégrité des membranes cellulaires contre les effets néfastes d'une salinité excessive. Dans ces cas, le rôle des CMA se manifeste par l'augmentation de la teneur en bétaine.

Tableau 5: Tableau récapitulatif de l'impact du stress salin sur les stades de développement des CMA

Type de stress	de AMF testés	Type de culture testée	Étapes de développement des CMA affectées par le stress Salin					Références
			Germination des spores	Germination et élongation hyphale	Colonisation racinaire	Élongation des hyphales extra-racinaire	Sporulation	
Stress salin	<i>Rhizophagus irregularis</i>	In vitro	Aucune germination	Aucune germination	Aucune germination	Élongation positive	Sporulation positive	Estrada et al. ; 2013 ;
	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Glomus versiforme</i> , <i>Rhizophagus fasciculatus</i> <i>Acaulospora laevis</i> ,	En pots	Germination positive	Aucune germination	Germination positive	Élongation positive	Sporulation positive	Kohler et al., 2009; Fan et al., 2011;

Archeospora

trappei,

Gigaspora

decipiens,

Scutellospora

calospora

- Teneur en acide abscissique (ABA)

Cette phytohormone, joue un rôle important dans le développement et la croissance de la plante. Elle est antagoniste de la gibbérelline, elle intervient pour ralentir la croissance et la germination des graines ; notamment dans les périodes de dormance et de repos végétatif. Les CMA peuvent modifier le niveau de l'ABA chez les plantes atténuant ainsi les signes de stress en milieux salins.

- Système antioxydant

La salinité provoque un stress oxydatif chez les plantes. Il se manifeste par une augmentation de la concentration cellulaire en espèces réactives d'oxygènes (ROS), ainsi qu'un accroissement des produits de la peroxydation lipidique et une modification des activités des enzymes anti-oxydantes.

a. 5. Les changements moléculaires chez les plantes mycorhizées sous stress salin :

Le bénéfice de la symbiose arbusculaire ne se manifeste pas uniquement sur la croissance et le potentiel hydrique de la plante. Un effet significatif sur l'expression des gènes intervenant en réponse au stress salin a été mis en évidence.

• Expression du gène *1-pyrroline-5-carboxylate synthétase (P5CS)*

La proline agit comme stabilisateur de protéines et de complexes macromoléculaires, piègeur de radicaux libres et régulateur du potentiel redox cellulaire (BenRajeb et al., 2012). Yoshida et al., (1995) démontrent que dans le cas de stress environnementaux, l'accumulation de proline chez les plantes, en prenant *Arabidopsis* comme modèle, suit obligatoirement la transcription induite par le gène "*P5CS*". Ce gène intervient par le biais de deux enzymes : la γ -glutamyl-kinase et la glutamic- γ -semi-aldehydase. Le gène "*P5CS*" code pour des protéines multifonctionnelles induites impérativement par les stress salins et hydriques et déclenche obligatoirement la biosynthèse de proline chez les plantes.

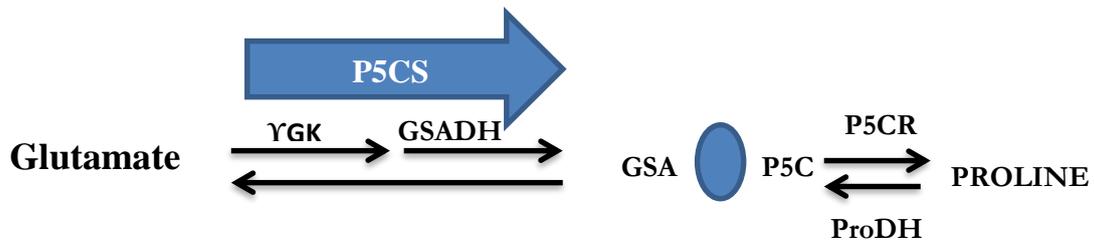


Figure 24: Voie de biosynthèse de la proline. *GSA* glutamic- γ - semi-aldehyde, *P5CS* Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate, *P5CS* Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthétase, *P5CR* P5C réductase, γ *GK* γ -glutamylkynase, *GSADH* glutamyl- γ -semi-aldehydedehydrogenase, *P5CDH* P5C dehydrogenase, *proDH* proline dehydrogenase (Porcel et al., 2012).

- Aquaporine

Plusieurs travaux mettent en évidence la régulation complexe de gènes aquaporine en réponse à la symbiose arbusculaire et au stress salin (Tableau 6).

Tableau 6 : Comparaison entre l’expression des gènes d’aquaporine : PIP1, TIP et PIP2 sous stress salin selon différentes études

	Effet de la salinité	Références
Effet de la mycorrhization sur les gènes d’expression d’aquaporines	PIP1 diminution	Ouziad et al., (2006)
	TIP diminution	
	PIP2 aucun changement	
	PIP1 augmentation	Ben Khaled et al., (2007)
	PIP2 aucun changement	Johromi et al., (2008)
	PvPIP1.1 augmentation	
	PvPIP1.2 aucun changement	Aroca et al., (2007)
	PvPIP 1.3 augmentation	
	PvPIP2.1 augmentation	

Les membres du groupe des gènes des canaux de nucléotides cycliques (*Cyclic nuclutodic gate ion channels*) CNGC (Figure 25) jouent un rôle important dans la survie et l'adaptation des plantes aux stress et dans la régulation des différentes voies de développement et de fonctionnement physiologique.

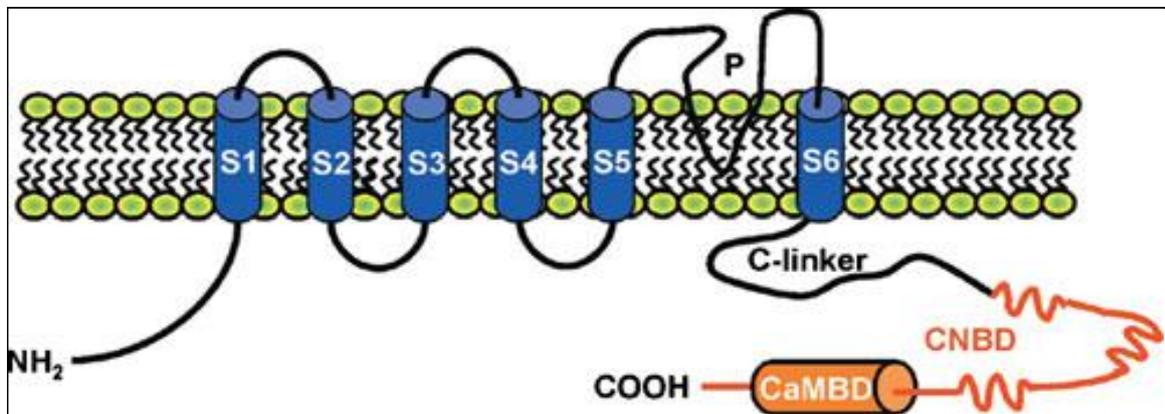


Figure 25 : Structure de canaux ioniques végétaux nucléotides cycliques-dépendants (CNGC) [151]. CNGCs se composent de six canaux transmembranaires (S) et une région de pores (P) entre le cinquième et sixième canal. L'extrémité C-terminale possède une liaison C-linker suivie par le nucléotide cyclique (CNBD) avec un chevauchement obligatoire avec la calmoduline (CAMBD).

b. Les CMA et les sols calcaires : Le calcaire représente le deuxième facteur le plus nocif dans les zones arides et semi-arides. Les sols calcaires sont très faibles en éléments nutritifs principalement en phosphore. Les CMA présent dans la rhizosphère possèdent la capacité d'aider les plantes hôtes à dégrader le phosphore non-assimilable dans le sol en atténuant l'action négative du calcium.

2.2.3. Les mycorhizes des orchidées :

La phase juvénile des orchidées dépend de la symbiose mycorhizienne par certains champignons, une fois adultes, d'autres partenaires fongiques symbiotiques prennent la relève. Il arrive que la symbiose demeure essentielle pour la jeune plante pendant une certaine période et qu'elle puisse s'en passer une fois à l'âge adulte. La spécificité de cette symbiose vient de ce que la relation symbiotique entre les deux partenaires s'installe dès le stade de la germination. Les semences d'orchidées sont minuscules et son embryon indifférencié est complètement dépourvu de réserves. Elle ne peut donc se développer sans une relation symbiotique avec un champignon qui lui fournit du carbone (Rasmussen, 2008) essentiellement sous forme de tréhalose (Dodelin et Selosse, 2011). C'est au niveau cellulaire plutôt que racinaire que cette

symbiose particulière fonctionne. Le partenaire fongique fourni à la plante, en plus du carbone, tous les autres nutriments indispensables à sa survie, avant que l'autotrophie chlorophyllienne ne soit mise en place (Dodelin et Selosse, 2011). L'embryon associé au champignon va germer et donner naissance à une masse cellulaire souterraine, le protocorme, dite mycohétérotrophe (Figure 26).

Les partenaires fongiques de cette symbiose appartiennent à la classe des Basidiomycètes, aux anamorphes du genre *Rhizoctonia*, forme asexuées associées notamment aux Sébacinales, aux Tulasnellaceae et aux Ceratobasidiaceae. Notons que les Tulasnellaceae et les Ceratobasidiaceae sont à présent regroupés dans l'ordre des Cantharellales (Dodelin et Selosse, 2011).

En vieillissant, la plupart des orchidées deviennent photosynthétique, et produisent de manière autonome leurs sucres à partir de la lumière. Nous savons que certaines espèces, au moins chez *Goodyera* et *Serapias*, une fois mures, partagent leur production carbonée transfèrent à leur partenaire fongique, ce qui constitue le fonctionnement habituel des mycorhizes. Cet état qui représente l'association à des *Rhizoctonia* suivi par une autotrophie à l'état adulte, est sans nul doute l'état ancestral chez les orchidées. Les plantes mycohétérotrophes (non-chlorophyllienne), appartenant aux orchidées mais aussi aux éricacées (dans la tribu des Monotropoideae), dépendent à la fois de leurs partenaires fongiques pour les minéraux et l'eau, et de leur association à une plante verte pour le carbone. Ce carbone photosynthétique est véhiculé par le champignon symbiotique qui développe des mycorhizes sur deux hôtes, la plante non chlorophyllienne et la plante verte, formant ainsi un pont mycorhizien (Dodelin et Selosse, 2011).

Semences d'orchidées sans réserve



Germination des semences en un massif hétérotrophe : le protocorme

Zones blanche et brune en croissance colonisées par le champignon qui plus tard formera les mycorhizes



Le champignon forme dans les cellules des pelotons mycéliens

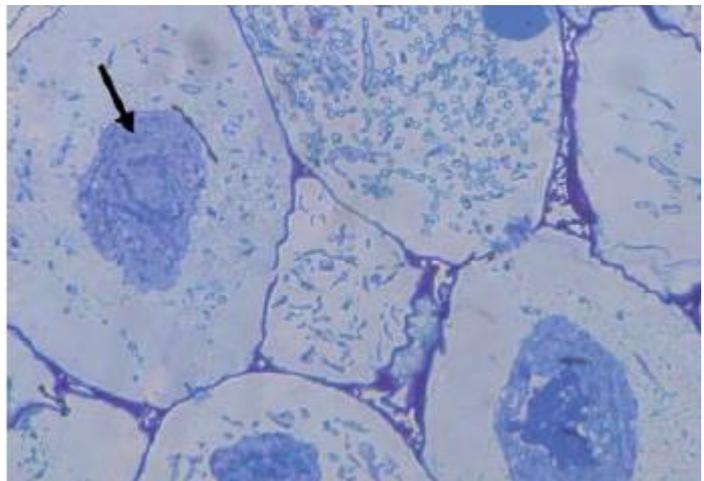


Figure 26 : Etapes d'installation de la symbiose mycorhizienne des orchidées.

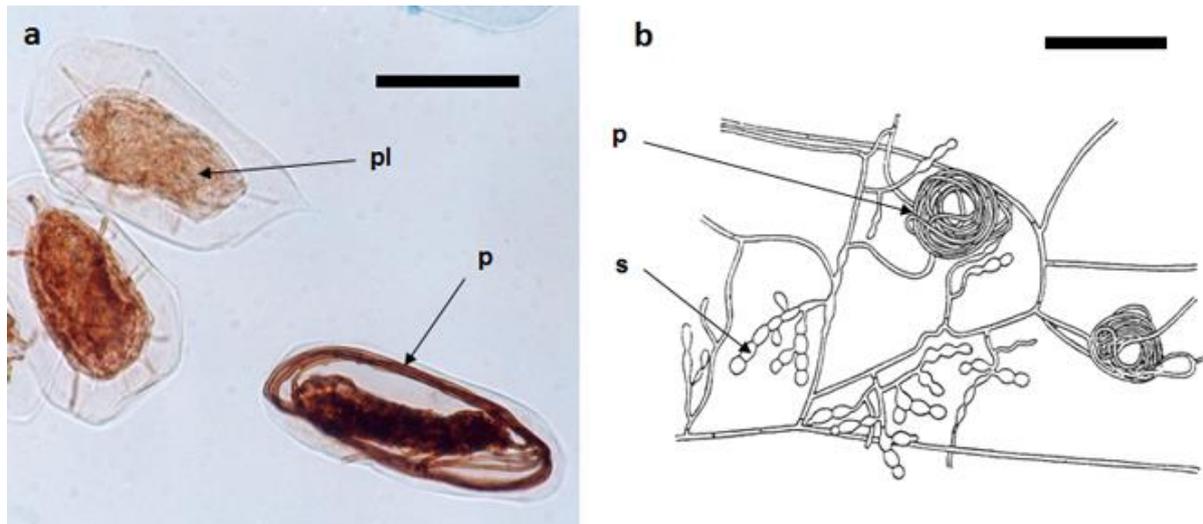


Figure 27 : La germination des orchidées (Roy et Selosse, 2013).

Les modes de transfert du carbone depuis l'hyphe du champignon jusqu'à l'intérieur des cellules de l'orchidée sont assez complexes. Le champignon forme des pelotons de mycélium dans les racines colonisées. Une première hypothèse fait appel au recyclage de la biomasse fongique présente dans les cellules de la plante par une lyse des pelotons âgés. Cependant, le protocorme commence à croître avant que la moindre lyse de peloton ne soit observée. Une seconde hypothèse fait appel à un transfert de membrane à membrane, au niveau des pelotons et des cellules qui les contiennent : soit par un transport actif via des pompes protéiques à découvrir, soit passif par simple différence de concentration entre le champignon et la plante hôte. Le sucre impliqué pourrait être à nouveau le tréhalose, fabriqué par le champignon et que la plante peut utiliser ; une activation des gènes responsables du transfert des hexoses a lieu dans les cellules de plantes proches des zones d'infections mycorhiziennes. Mais là encore rien n'est certain, et des recherches plus poussées sont nécessaires (Dodelin et Selosse, 2011).

2.3. La symbiose rhizobienne :

2.3.1. Définition :

La symbiose rhizobienne est une association entre les plantes de la famille des Fabacées (légumineuses) et des bactéries rhizosphériques capables de réduire l'azote atmosphérique non-assimilable en formes assimilables par les plantes (Figure 28). L'installation de cette symbiose donne lieu à la formation d'un nodule racinaire qui est le lieu d'échanges nutritifs entre les deux partenaires. C'est au sein de cet organe protecteur que l'azote atmosphérique est fixé par les bactéries.

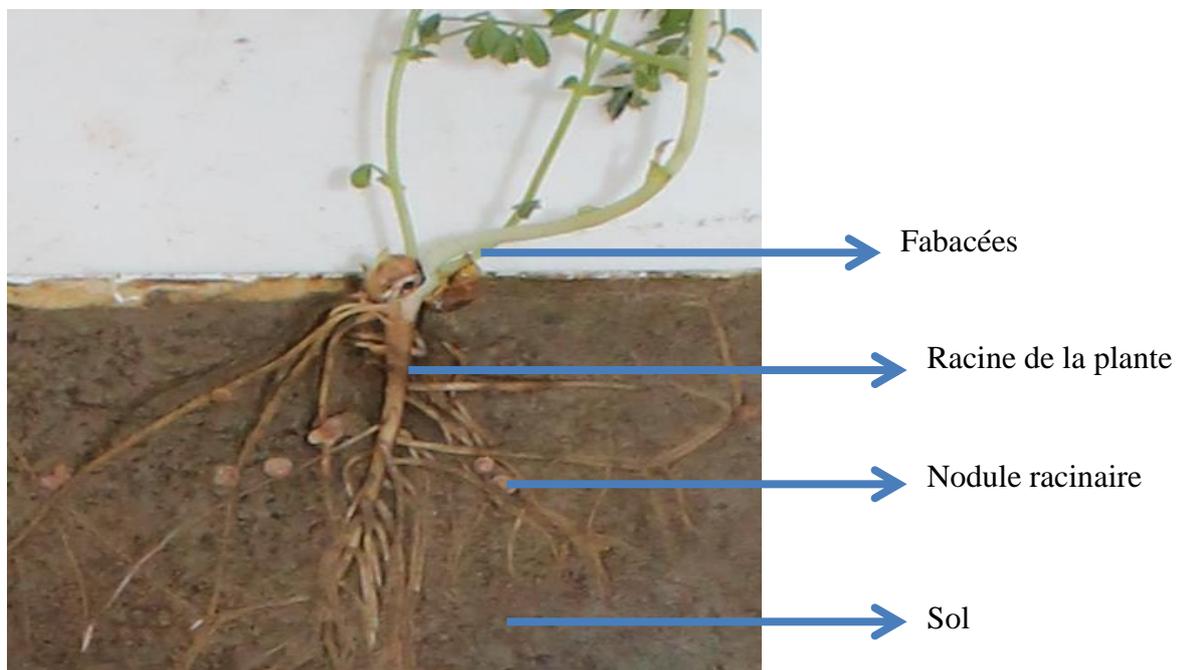


Figure 28 : Illustration d'une Fabacée en symbiose rhizobienne.

2.3.2. Intérêt de la symbiose :

Cette symbiose présente de nombreux avantages pour les fabacées. En effet, celle-ci leur permet de soutenir leur croissance sur des sols carencés en azote. En contrepartie, la plante subvient aux besoins énergétiques de la bactérie en fournissant des substances carbonées résultant de la photosynthèse. Elle lui offre également un microenvironnement très particulier et nécessaire à la fixation de l'azote (Figure 29). Par ailleurs, outre l'augmentation au niveau du sol de la population des rhizobias spécifiques à la légumineuse hôte après culture, la symbiose fournirait un cadre de reproduction bénéfique qui favoriserait l'évolution des espèces bactériennes (Noël, 2009).

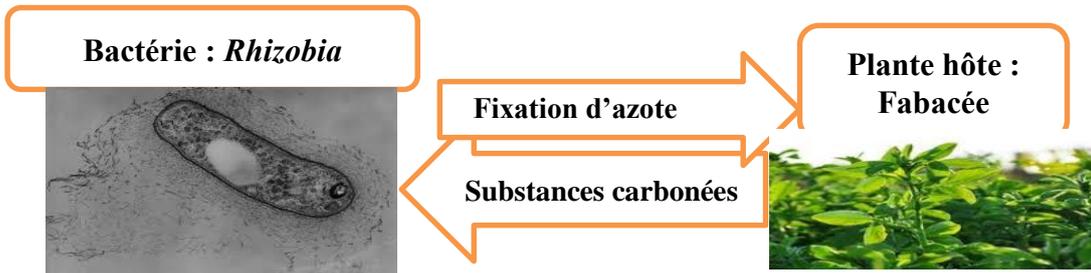


Figure 29: Bénéfices de la symbiose rhizobienne.

2.3.3. Caractéristique des partenaires :

2.3.3.1. Le partenaire microbien : les *Rhizobia* :

Les *Rhizobia* sont des fixateurs symbiotiques de l'azote atmosphérique dans les nodules des racines ou des tiges des plantes légumineuses où ils se différencient en bactéroïdes (Gage, 2004). Ces bactéries constituent de 0.1 à 8% de la richesse bactérienne du sol. Gram négatives elles sont de formes ovales ou en bâtonnets, et non non-sporulantes. Leurs dimensions atteignent 0.5 et 0.9 μm par 1.2 à 3 μm . Elles sont mobiles munies d'un seul flagelle polaire (cas de *Mesorhizobium*) ou par deux à six flagelles péritriches (Jordan, 1984 ; Somasegaran et Hoben, 1994). Au niveau de leurs compositions les cellules des rhizobia contiennent 52 à 55 % de carbone et 4 à 5 % d'azote. Elles croissent sous des températures de 25 à 30°C et un pH entre 6 et 7 (Bergey's, 1984).

Les bactéries rhizobiennes appartenant à l'embranchement des Proteobacteria, classe des protéobactéries et sous-classes α et β des protéobactéries, 4 genres d' α -protéobactéries et deux de β -protéobactéries.

Les genres d' α -protéobactéries : *Bradyrhizobium*; *Mesorhizobium*; *Rhizobium* et *Sinorhizobium* s'observent en association à la plupart des Fabacées. Les genres de la sous-classe des α -protéobactéries *Azorhizobium* ; *Methylobacterium* ; *Phyllobacterium* ; *Ochrobactrum* ; *Devosia* ont une distribution géographique réduite et un spectre d'hôtes limité.

La sous-classe des β -protéobactéries, est représentée par deux genres : *Burkholderia* et *Cupriavidu*.

Leur propagation en culture s'effectue généralement sur des milieux à base de mannitol et d'extraits de levure. L'optimum de croissance de la plupart des souches de

Rhizobium est atteint à des températures de 25 à 30°C et un pH entre 6.0 et 7.0 (Somasegaran et Hoben, 1994).

2.3.3.2. Le partenaire végétal : les Fabacées :

Les Fabacées sont une famille de 720 genres et 20.000 espèces allant des herbacées comme la luzerne aux arbres composant les forêts tropicales d'Amérique Latine et d'Afrique tels les Acacias. Les Fabacées représentent la troisième plus grande famille d'Angiospermes. Classiquement, les fabacées sont divisées en trois sous-familles : les Caesalpinoideae (aux fleurs zygomorphes), les Mimosoideae (aux fleurs régulières actinomorphes) et les Papilionoideae (Faboideae, avec des fleurs en papillons). Une quatrième sous famille a été additionnée à cette classification selon la classification phylogénétique APG III (2009) celle des Bauhinoïdes. La plupart des espèces cultivées appartiennent au Papilionoideae. Les Faboideae sont cosmopolites, alors que les Mimosoideae et les Caesalpinoideae sont plutôt tropicales (Doyle et Luckow, 2003).

Les Papilionoideae représentent la sous-famille la plus diverse avec 429 genres et environ 12 000 espèces (Young et al., 2003). Deux groupes majeurs de plantes cultivées sont présents au sein de cette sous-famille. Il s'agit des légumineuses tempérées encore appelées Galégoïdes et des légumineuses tropicales ou Phaséolideae.

Les Galégoïdes sont connus avec les genres *Cicer* (pois chiche), *Lens* (lentilles), *Lotus* (lotier), *Medicago* (luzerne), *Melilotus* (mélilots), *Pisum* (pois), *Trifolium* (trèfle) et *Vicia* (vesce) etc. tandis que le groupe des Phaséolides est connu avec notamment les genres *Phaseolus* (haricot), *Glycine* (soja), *Vigna* (vigne) et *Cajanus* (pois d'Angole).

Les Caesalpinoideae (150 genres et 2 200 espèces) sont principalement constituées de plantes ornementales et d'arbres à bois ou alimentaires (*Tamarindus* etc.) (Young et al., 2003). Quant aux plantes de la sous-famille des Mimosoideae (62 genres et environ 2 500 espèces), elles sont présentes principalement dans les forêts tropicales et subtropicales, avec notamment les genres *Acacia* et *Albizia* (Young et al., 2003).

2.3.4. Etablissement de la symbiose rhizobienne :

La principale caractéristique de la symbiose rhizobienne est la mise en place d'un nouvel organe sur les racines : 'le nodule'. La formation du nodule passe par trois étapes : la pré-inoculation, l'infection et l'organogenèse du nodule (Figure 30).

a. L'étape de la pré-infection :

La plante commence par sécréter des flavonoïdes, principaux exsudats racinaires pour attirer les rhizobiums.

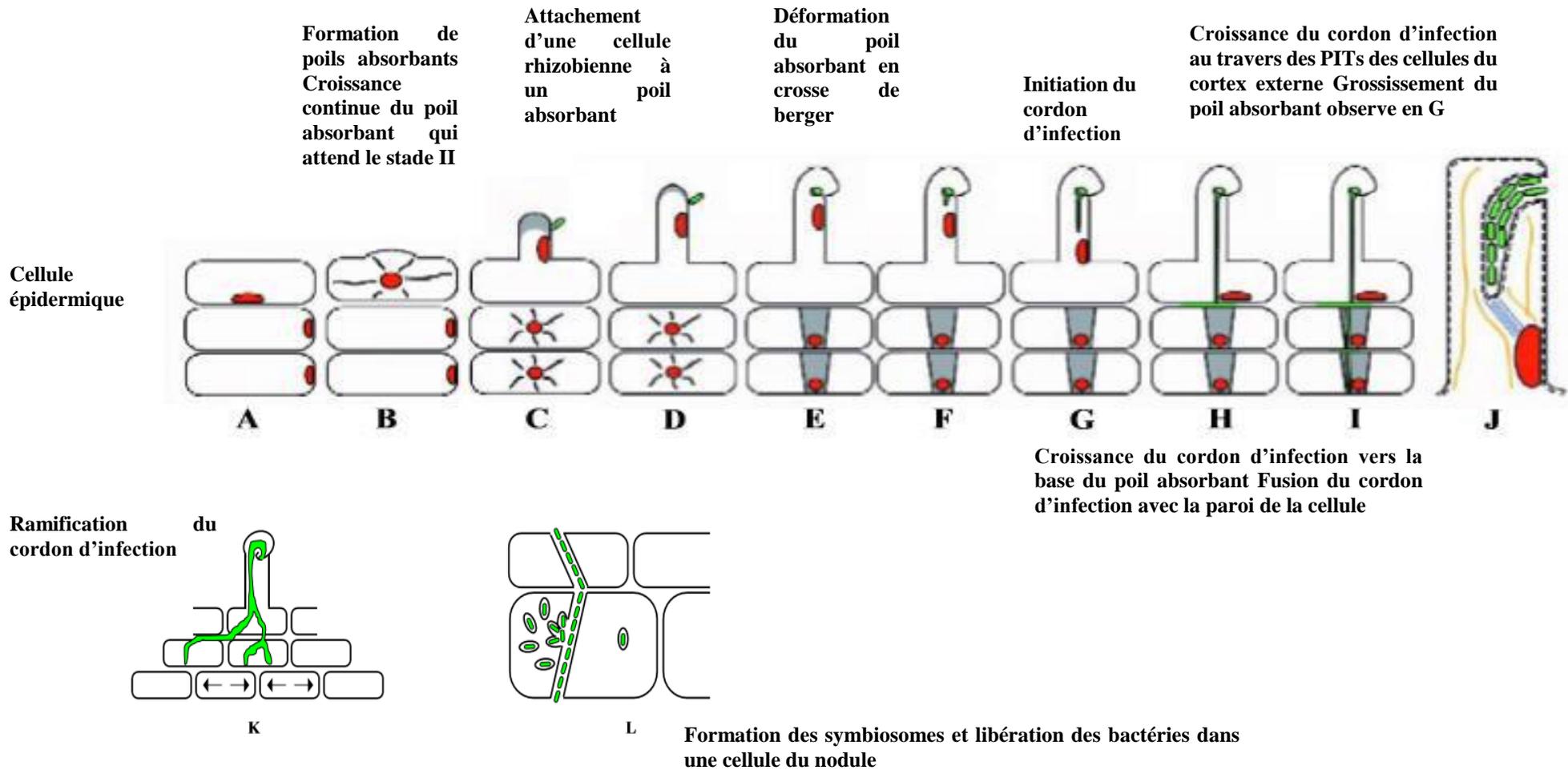


Figure 30: Le processus d'infection dans les poils absorbants et les cellules sous-jacentes.

- A. Une cellule épidermique et deux cellules du cortex externe sous-jacentes. Le noyau (en rouge) de la cellule épidermique est positionné en face du futur poil absorbant.
- B. Initiation du poil absorbant dans la cellule épidermique.
- C. Attachement d'une cellule rhizobienne (en vert) à un poil absorbant de type I et activation des cellules corticales sous-jacentes en réponse aux facteurs Nod.
- D. Croissance continue du poil qui atteint le type II.
- E. Déformation du poil de type II en crosse de berger sous l'influence des facteurs Nod et croissance de la micro-colonie rhizobienne dans le creux du poil. Dans les cellules du cortex externe, formation des ponts cytoplasmiques ou pré-infection-threads (PITs) (en gris).
- F. Initiation du cordon d'infection.
- G. Croissance du cordon d'infection vers la base du poil absorbant. Le noyau descend en avant du cordon d'infection. Fusion du cordon d'infection avec la paroi de la cellule épidermique et croissance des bactéries dans l'espace intercellulaire entre la cellule épidermique et la cellule corticale sous-jacente.
- H, I. Croissance du cordon d'infection au travers des PITs des cellules du cortex externe.
- J. Grossissement du poil absorbant. Coupe transversale de la crosse afin de visualiser les bactéries dans le cordon d'infection à l'extérieur du poil absorbant. La paroi cellulaire est représentée en trait noir, la membrane plasmique en pointillés. Des microtubules (en bleu) sont situés entre l'extrémité du cordon d'infection et le noyau. Des filaments d'actine sont représentés en orange.
- K. Ramification du cordon d'infection et progression vers le cortex interne en cours de division pour former le primordium puis le méristème nodulaire. Les flèches représentent l'initiation de la mitose dans ces cellules.
- L. Formation des symbiosomes et libération des bactéries dans une cellule du nodule où elles sont entourées d'une membrane végétale.

b. **Processus d'infection de la racine et mise en place du nodule chez *Medicago truncatula*:**

Les *Rhizobia* sont attirés par la présence des racines de l'hôte, ils y adhèrent et se développent à leur surface. La capture des bactéries au sein du recourbement d'un poil absorbant permet la formation d'un cordon d'infection qui véhicule les bactéries dans la racine en traversant les cellules qui ont mis en place un cordon de pré-infection. La production par les rhizobiums de facteurs Nod, associée au processus infectieux, induit l'activation d'un programme d'organogénèse qui débute par la mise en place d'un primordium nodulaire où sont reléguées les bactéries. Ce processus aboutit à la formation d'une nodosité fixatrice d'azote mature, qui présente quatre zones spécifiques : le méristème (I), la zone d'infection (II), la zone de fixation (III) et la zone de sénescence (IV) (Figure 31).

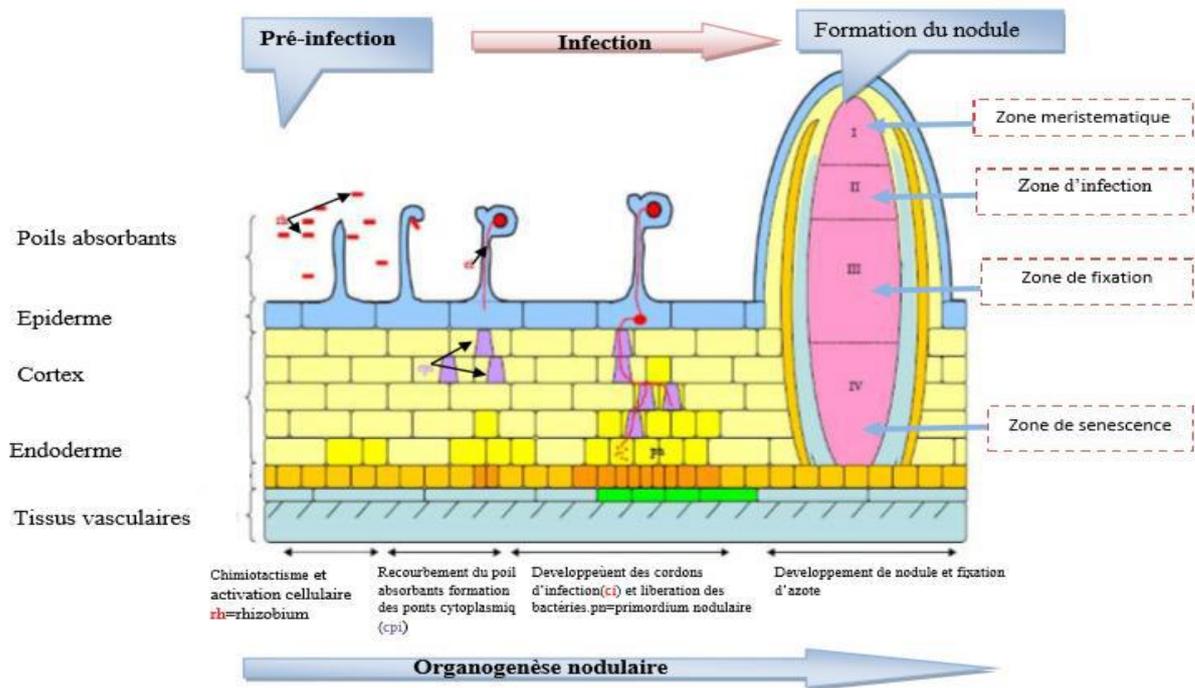


Figure 31 : Organogenèse nodulaire.

c. **Les différents types de nodules :**

- **Nodule de type indéterminé** : Présence d'un méristème, plusieurs stades de développement cellulaires.
- **Nodule de type déterminé** : Toutes les cellules sont au même stade de développement.

Les nodules indéterminés (ex. *Medicago truncatula*) au méristème actif persistant, ce qui leur confère une forme allongée et cylindrique figure 32 (a).

Les nodules déterminés (ex. *Lotus japonicus*) au méristème non persistant, leur conférant une forme sphérique figure 32 (b).

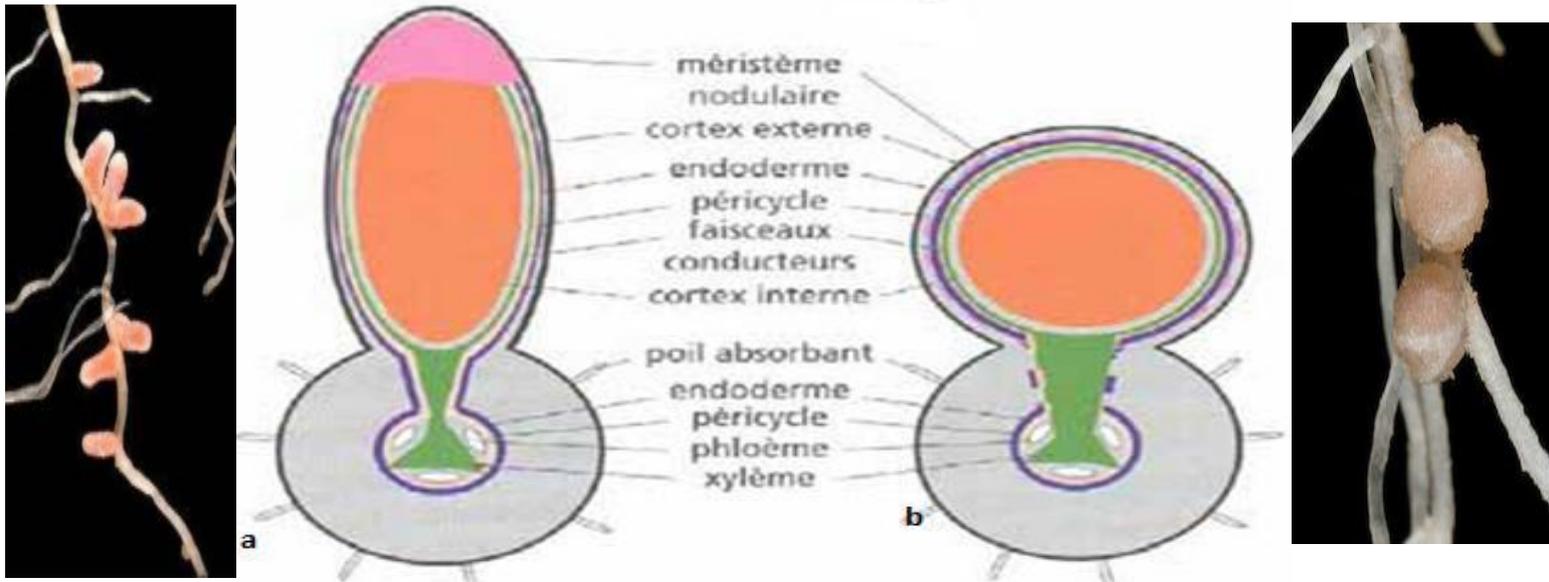


Figure 32 : Les différents types de nodules chez les Fabacées. a. Type indéterminé ; b. Type déterminé.

2.3.5. La structure du nodule :

Le nodule est un organe qui se divise en plusieurs compartiments distincts selon la fonctionnalité de chaque partie (Figure 33).

La zone méristématique (I) : Située à l'apex, cette zone est toujours dépourvue de bactéries.

La zone d'infection (II) (où les bactéries sont libérées) : Cette zone contient les cellules corticales nouvellement produites par le méristème et qui sont envahies par des cordons d'infection rhizobiens. Les bactéries sont déversées dans les cellules, entourées par la membrane pér bactéroïdienne, et leur différenciation en bactéroïdes commence.

L'interzone (II-III) riche en amyloplastés : La différenciation des bactéroïdes s'y poursuit et la fixation de l'azote commence. Cette zone se caractérise par la présence de nombreux amyloplastés.

La zone de fixation (III) : Dans cette zone les bactéroïdes pleinement différenciés fixent activement l'azote.

La zone de sénescence (IV) : Où bactéroïdes et cellules végétales dégénèrent

La zone saprophytique (V) : Cette zone apparaissant plus tardivement et constitue une niche pour les bactéries non différenciées.

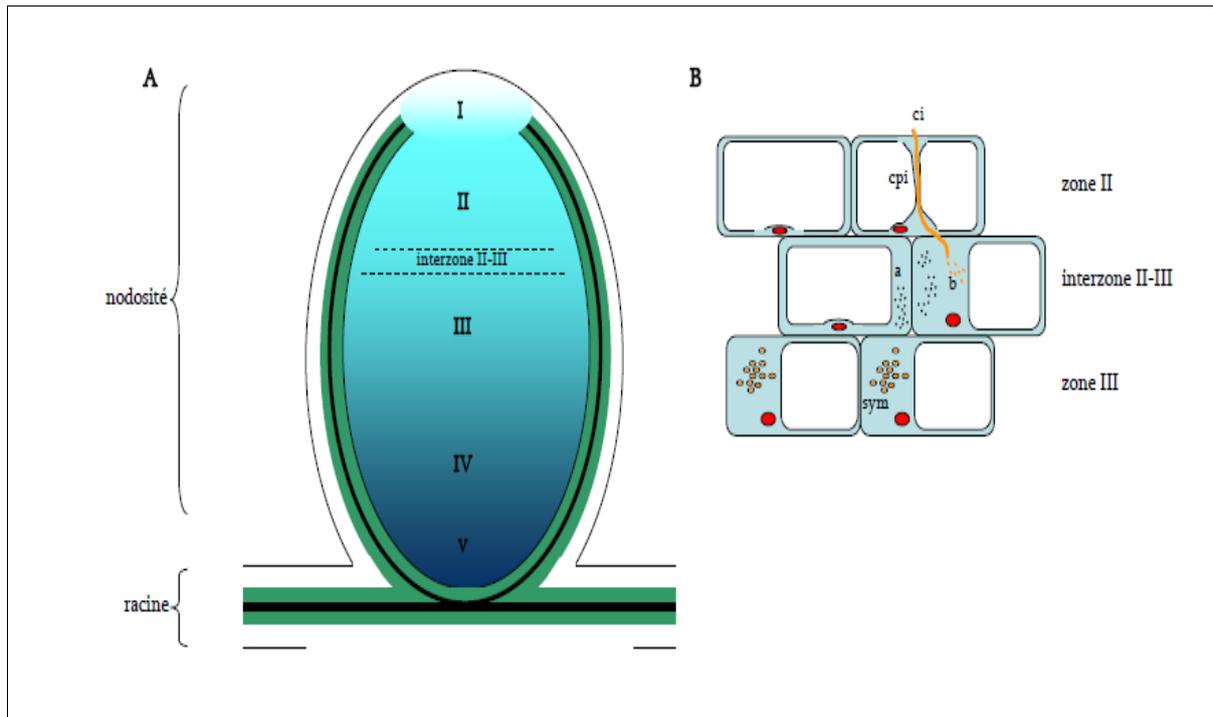


Figure 33 : Les différentes parties du nodule rhizobien. I : zone méristématique ; II et III : interzone ; IV : zone de sénescence ; V : zone saprophytique.

2.3.6. La fonctionnalité du nodule :

Une fois le nodule formé au sein de la racine il devient tout de suite actif et joue son rôle de fixateur d'azote atmosphérique. L'azote atmosphérique est catalysé par un complexe enzymatique : La Nitrogénase/Hydrogénase.

Cette réaction biologique exige :

- 8 électrons et 8 protons pour la réduction,
- 16 ATP pour la fourniture de l'énergie d'activation et la réaction globale deviennent :



La figure 34, illustre le principe de la fixation de l'azote atmosphérique au niveau des nodules des rhizobia. Des échanges directs entre le nodule et la plante hôte sont élaborés, la plante procure à la bactérie du carbone sous forme de glucides produit de la photosynthèse végétale et les bactéries fixent le N₂ biodisponible dans le sol et le transforme en acides aminées assimilables par les tissus végétaux.

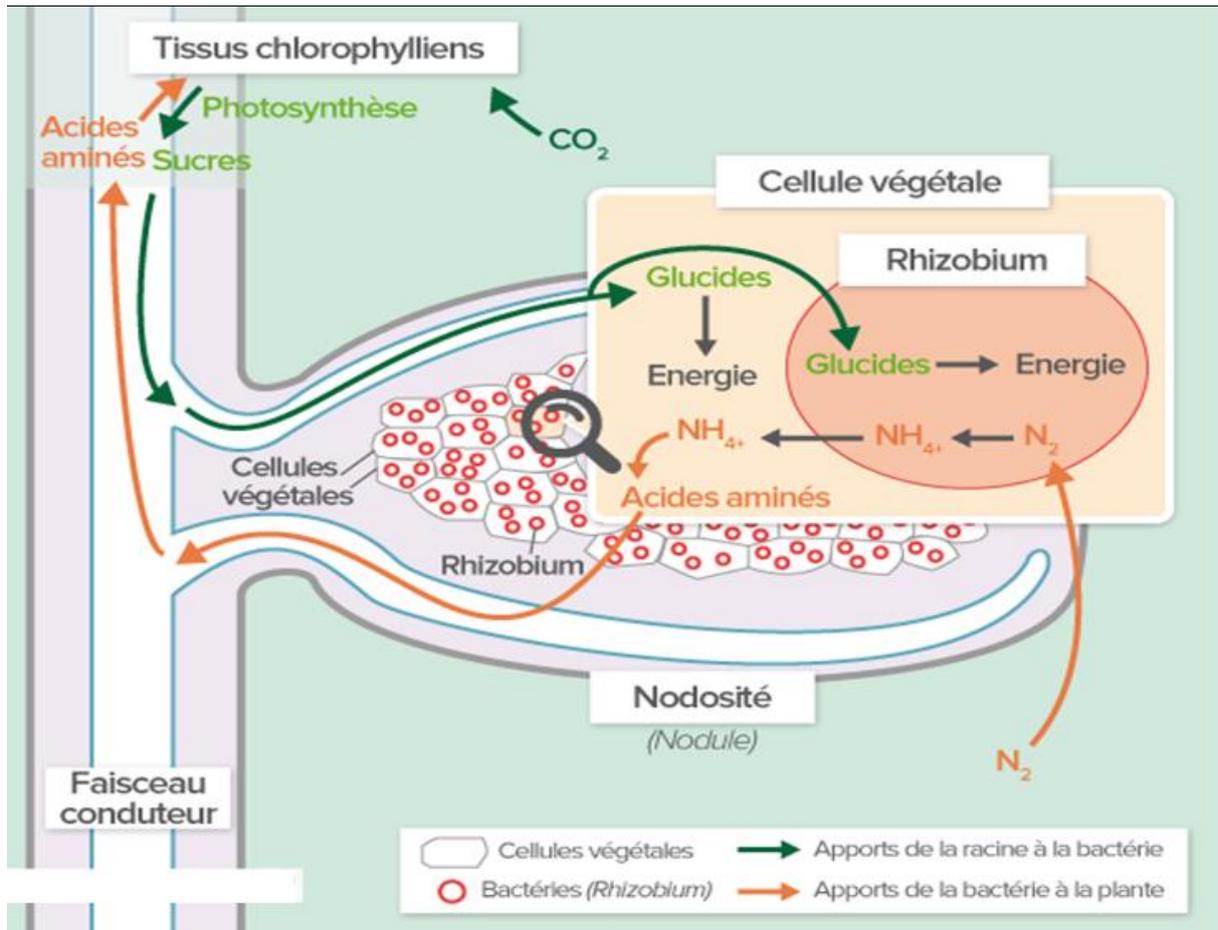


Figure 34: Principe de la fixation de l'azote atmosphérique chez les Fabacées.

2.3.5. La symbiose rhizobienne dans les zones arides et semi-arides :

Comme il a été cité auparavant les zones arides et semi-arides sont soumises à divers stress abiotiques, ce qui fait de ces zones des écosystèmes spéciaux. L'état physiologique des Fabacées conditionne directement le fonctionnement de la symbiose fixatrice d'azote (Emamverdian et al., 2015). Le potentiel fixateur d'azote d'une souche de *Rhizobia*, ne pourra être optimal que si sa plante hôte est soumise à des perturbations liées aux paramètres environnementaux (Zahran, 1999). Ces perturbations peuvent se présenter sous la forme d'un stress salin, un pH du sol défavorable, un excès ou un manque d'humidité, un dysfonctionnement de la photosynthèse, une infection par des phytopathogènes ou encore une exposition à des toxicités métalliques (Azib et al., 2022).

2.4. La symbiose actinorhizienne (Actinomycètes) :

Les actinomycètes sont des bactérie filamenteuses, telluriques, capables de fixer l'azote atmosphérique (Fortin et al., 2008). Elles établissent des symbioses avec les racines de plantes non-légumineuses appelées plantes actinorhiziennes. Il s'agit d'arbres ou d'arbustes adaptés aux stress édaphiques comme la salinité élevée, les métaux lourds ou les pH extrêmes.

La symbiose actinorhizienne se retrouve chez les Bétulacées, les Coriariacées, les Datisacées, les Rosacées, les Myricacées, et les Élaeagnacées. Des nodosités localisées à la fois sur les troncs et les racines s'observent principalement chez les Casuarinacées (Alqarawi et al., 2014).

L'importance de ces espèces végétales vient du fait qu'elles sont responsables d'une partie importante de la fixation biologique de l'azote et qu'elles sont capables de réhabiliter des sites dégradés ou de protéger les sols contre diverses formes d'érosion (Fortin et al., 2008). Il s'agit dans plusieurs cas de plantes pionnières colonisatrices de sols pauvres en azote ou de sites perturbés et de favoriser l'établissement de nouvelles espèces par l'augmentation de la teneur en azote du sol (Baker et Schwintzer, 1990 ; Dawson, 1990). Ces caractéristiques écologiques attribuées aux plantes actinorhiziennes tiennent entièrement de leur association symbiotique.

2.4.1. Les éléments de la symbiose actinorhizienne :

a. Le symbiote (le partenaire microbien) :

Les Actinomycètes anciennement appelées Actinobacteria (les Actinobactéries), sont une classe de bactéries filamenteuses Gram positif de l'embranchement des Actinomycetota, ordre des Actinomycetales qui est l'ordre type de cette classe. La majorité des espèces vivent sous le mode commensalistes ou symbiotiques avec des plantes.

Parmi les symbiotes les plus étudiés des actinomycètes figurent les espèces du genre *Frankia*, décrit dès la fin du 19^{ème} siècle. Il faudra toutefois attendre 1982, pour obtenir une première culture pure de *Frankia* en symbiose avec *Casuarina*. Le genre *Frankia* appartient à la famille récemment modifiée des Frankiaceae, ordre des Frankiales, embranchement des Protéobactéries. Le mycélium porte des sporanges multiloculaires (sporangies subdivisés en compartiment renfermant chacun plusieurs spores). Ces sporanges à l'extrémité de filaments ou occupent une position intercalaire entre des cellules végétatives. Dans les milieux à faible teneur en azote ces bactéries forment des vésicules de 2 à 6µm de diamètre entouré d'une capsule lipidique. Ces vésicules apparaissent soit à l'extrémité de filament, soit sur de courtes

ramifications latérales. Ces vésicules sont le siège de la fixation de l'azote et se forment aussi bien en culture pure que dans les nodules symbiotiques. Les *Frankia* se caractérisent par une croissance très lente. Les filaments pénètrent soit par les poils absorbants soit par les cellules de l'épiderme et cellules du cortex racinaire.

a. Anatomie et fonctionnement du nodule :

Dans les nodules de *Frankia*, les tissus conducteurs se trouvent au centre et les tissus infectés à la périphérie. Ces nodules présentent des espaces remplis d'air.

Il existe encore des souches de *Frankia* qui ne peuvent être cultivées (Fortin et al., 2008). En culture pure, l'actinomycète différencie des hyphes, ce qui représente la forme végétative, et dans un milieu dépourvu d'azote, la formation de vésicules généralement sous forme sphériques sont observées en position terminale des hyphes. Ces cellules possèdent une enveloppe lipidique composée de multiples couches d'hopanoïdes qui assurent une protection du complexe nitrogénase contre une inactivation par l'oxygène, permettant ainsi la fixation de l'azote. Au sein des nodules de *Casuarina*, les vésicules ne sont cependant pas observées, d'autres mécanismes de protection contre l'oxygène étant impliqués (Carú et al., 2002).

b. Les Plantes actinorhiziennes (la plante hôte) :

Les plantes capables de développer une interaction symbiotique avec les actinobactéries fixatrice d'azote sont appelées plantes actinorhiziennes. Ce terme « actinorhiziennes » a été introduit pour la première fois dans le jargon scientifique en 1978, lors d'un symposium à l'Université de Harvard dans le Massachusetts aux États unis. Ce groupe de plantes supérieures compte environ 260 espèces réparties en 25 genres et 8 familles (Tableau 7). Les plantes actinorhiziennes sont des plantes ligneuses dicotylédones, vivant dans divers milieux aux premiers stades de la succession végétale. Ces plantes colonisent des sols à faible teneur en azote (tels que les sols minéraux sableux, érodés et rugueux et les zones humides) (Carú et al., 2002).

Tableau 7 : Les principaux genres et familles des espèces actinorhiziennes.

Familles	Genres
Bétulacées	<i>Alnus</i>
Casuarinacées	<i>Allocasuarina, Casuarina, Centhostoma, Gymnostoma</i>
Coriariacées	<i>Coriaria</i>
Daticacées	<i>Datisca</i>
Eleagnacées	<i>Eleagnus, Hippophaé, Shepherdia</i>
Myrcacées	<i>Comptonia, Myrica</i>
Rhamnacées	<i>Ceanothus, Colleria, Discaria, Kentrothamnus, Retanilla, Talguenea, Trevoa</i>
Rosacées	<i>Cercocarpus, Chamaebatia, Cowania, Dryas, Purshia, Rubus</i>

Dawson (2008)

Un point commun entre les actinomycètes et les autres fixateurs endosymbiotiques, c'est qu'ils ne forment pas de système enzymatique à haute affinité avec le partenaire végétal pour assimiler l'azote ammoniacal. L'ammonium est ainsi exporté vers la plante hôte, qui de son côté dispose d'un système adapté à son partenaire symbiotique.

Toutes les plantes actinorhiziennes sont des arbres ou des arbustes, sauf pour le genre *Datisca*, herbacée. Certaines espèces, comme *Dryas drummondii* ou *Discarianana* sont rampantes (Wall, 2000). D'autres, comme *Ceanothus prostratus* ont simplement un port rampant sous la forme arborescente. Les plantes actinorhiziennes peuvent atteindre une taille imposante. L'exemple de *Casuarina Cunninghamiana* présente peut atteindre 35 m du haut (Moiroud, 1996). Parmi les espèces actinorhiziennes les plus connues, figurent l'aulne (*Alnus glutinosa*), le filao (*Casuarina equisetifolia*), l'olivier de bohème (*Eleagnus angustifolia*) ou encore le ceanothe (*Ceanothus dentatus*) (Benabdoun et al., 2012) (Figure 35).



Figure 35 : Nodules d'actinorhize sur *Casuarineae*. **a.** Nodules de *Frankia* à ras du sol. **b.** *Casuarina glauca*.

2.4.2. Établissement de la symbiose actinorhizienne :

Pareillement aux autres types de symbioses, la symbiose actinorhizienne s'élabore entre les plantes hôtes et le symbiote suite à un signal élaboré par la plante sous forme d'exsudats racinaires. Il y a d'abord, formation d'un collier, les cellules corticales se multiplient pour former un pré-nodule qui sera pénétré ensuite par le symbiote. Le nodule se développe alors comme une racine latérale densément ramifiée, parfois nommée : « *Rhizothamnion* ».

Il existe des souches inactives capables d'engendrer des nodules et des souches actives, capable en outre de fixer l'azote dans les nodules. L'établissement de la symbiose passe par trois étapes :

a. La pré-infection : La plante en détresse secrète les exsudats racinaires dans le sol. En fonction de la spécificité hôte/symbiote, il y a une reconnaissance entre les symbiotes compatibles (Diedhiou et al., 2022). Le premier signe du processus symbiotique est une déformation des poils absorbants, induite par des molécules de nature inconnue secrétées par *Frankia* lors du contact avec les racines de la plante hôte. Les hyphes pénètrent ensuite dans la zone de courbure d'un poil racinaire, puis sont encapsulés dans une structure équivalente au cordon d'infection des symbioses rhizobiennes. Suite à des divisions dans le cortex de la racine infectée, une structure appelée pré-nodule est différenciée (Benabdoun et al., 2012).

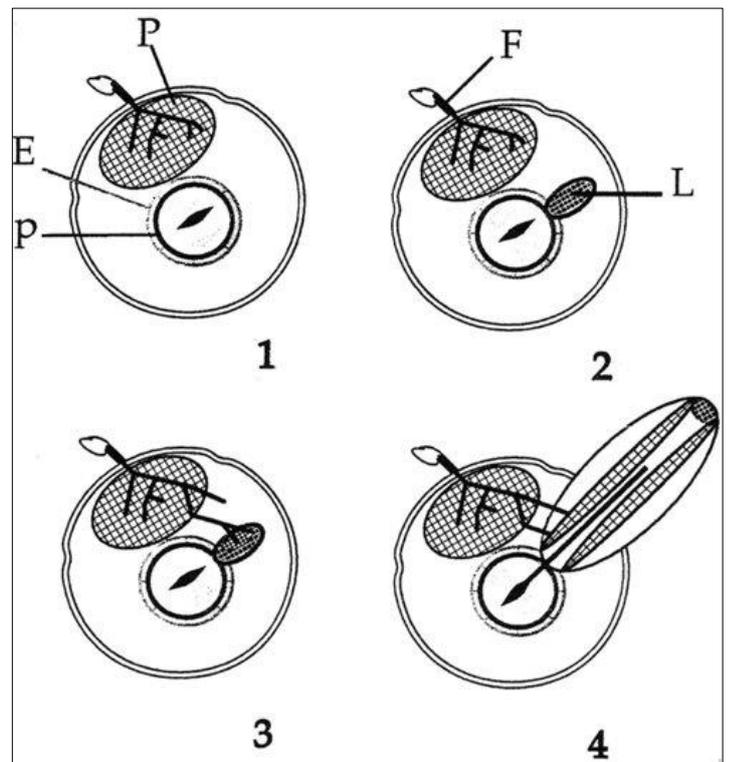
b. L'infection intracellulaire : Les processus d'infection les plus étudiés concernent les plantes des genres *Casuarina* et *Alnus*. L'infection s'observe d'abord au niveau des poils racinaires (Perret, 2007) (Figure 36). Le « primordium nodulaire » est ensuite initié à partir de divisions cellulaires observées dans le péricycle de la racine dans une zone proche du pré-nodule. Les hyphes vont ensuite progresser du pré-nodule vers les cellules corticales du lobe nodulaire en formation. Plusieurs lobes nodulaires constituent un lobe mature (Figure 37), chacun possédant une vascularisation centrale, et un cortex organisé en plusieurs zones :

- Zone méristématique ;
- Zone d'infection ;
- Zone de fixation d'azote.

Dans les nodules âgés, une zone de sénescence est observée (Figure 37). Des couches de cellules non infectées, riches en polyphénols, séparent les files de cellules infectées et induisent une compartimentation du lobe nodulaire chez *Casuarina glauca* (Benabdoun et al., 2012).

Figure 36: Organogenèse d'un lobe nodulaire d'une plante actinorhizienne.

Les schémas représentent les étapes successives de l'organogenèse observée sur des sections transversales d'une racine de *Casuarina glauca* inoculée par *Frankia*. **1.-** Pénétration de *Frankia* dans un poil absorbant et différenciation du pré-nodule. Le pré-nodule demeure dans une zone circonscrite dans le cortex racinaire provoquant une petite protubérance externe. Les filaments de *Frankia* croissent et se ramifient vers l'intérieur de la racine à partir de la base du poil absorbant. **2.-** Initiation du lobe nodulaire dans le péricycle de la racine en face d'un pôle de xylème primaire. **3.-** Infection du lobe nodulaire par *Frankia*. Les filaments de *Frankia* envahissent progressivement les cellules corticales du jeune lobe nodulaire. **4.-** Développement du lobe nodulaire. Le lobe nodulaire perce la racine dans son cortex et croît grâce à un méristème apical. A la base de chaque lobe nodulaire, se développent de nouvelles ébauches de lobes et la même séquence de développement se répète. **E**, endoderme ; **F**, filament de *Frankia* ; **L**, Lobe nodulaire ; **P**, pré-nodule ; **PE**, péricycle.



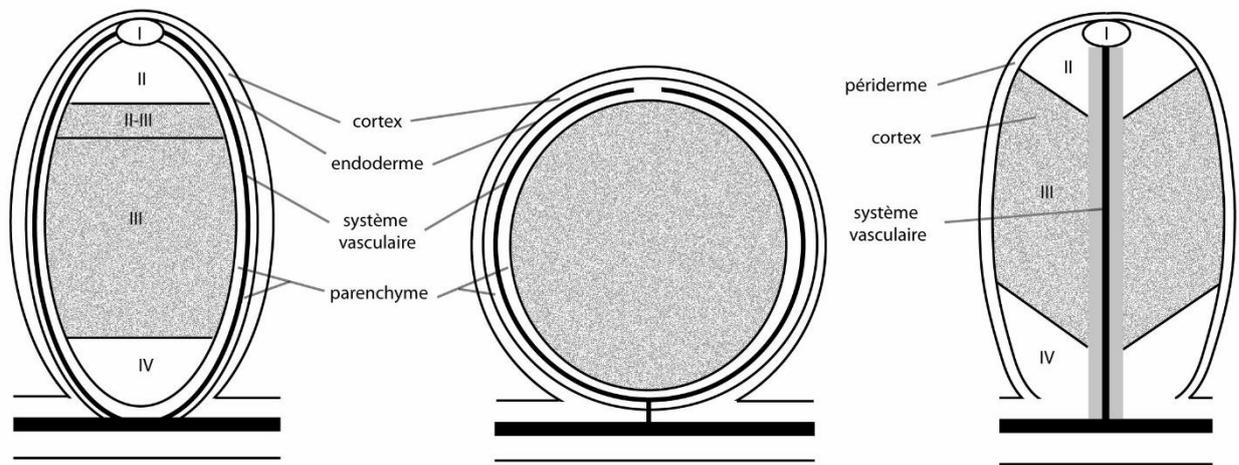


Figure 37 : Comparaison entre les nodules établis par les rhizobiums et celles établis par les Actinorhizes (*Frankia*). **A :** Nodule de légumineuse de type indéterminé. **B :** Nodule de Légumineuse de type déterminé. **C :** Lobe nodulaire actinorhizien. I : zone méristématique ; II : zone d'infection ; II-III : interzone II-III ; IV : zone de sénescence (D'après Pawlowski et Bisseling, 1996 In Benabdoun, 2012).

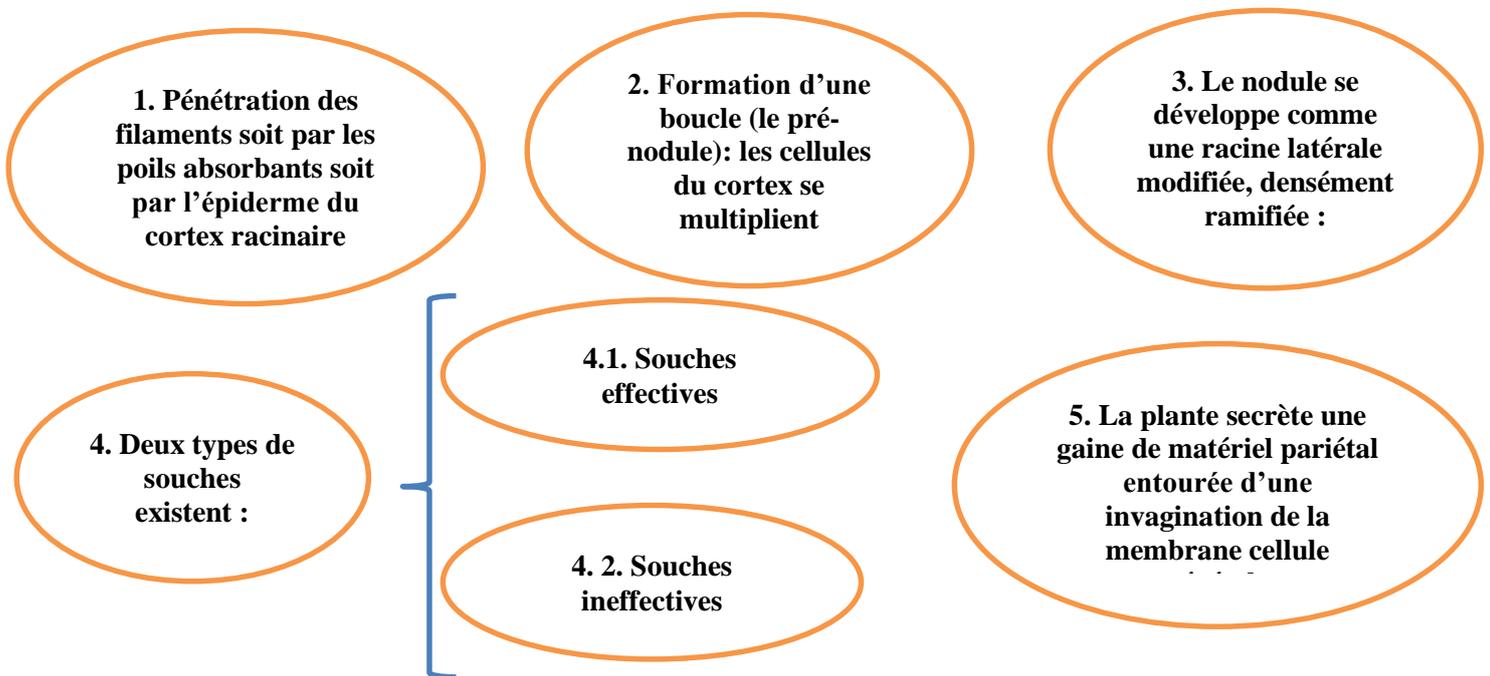


Figure 38 : Schématisation des étapes d'établissement de la symbiose actinorhizienne.

2.4.3. Les actinomycètes dans les zones arides et semi-arides :

Plusieurs études focalisent sur l'utilisation des plantes actinorhiziennes associées au genre *Frankia* dans la réhabilitation des zones dégradées. Diagne et al. (2013) a décrit un protocole d'inoculation en pépinière des plants de Casuarinacées et de Betulacées avec des souches de *Frankia* avant leur transplantation définitive dans les sols.

2.5. Les PGPR : Plant Growth Promoting Rhizobacteria:

Les PGPR sont des bactéries qui appartiennent principalement aux genres *Agrobacterium*, *Bacillus* et *Pseudomonas*. Fréquemment retrouvées dans la rhizosphère, ils sont fortement impliqués dans le contrôle biologique des maladies liées au sol. Ils ont la capacité de produire de nombreux antibiotiques, sont faciles à cultiver in vitro ou à manipuler en conditions de laboratoire. De plus, les PGPR présentent un réel avantage par rapport aux autres bactéries en raison de leur capacité à former des endospores, structures résistantes aux conditions extrêmes environnementales. Les PGPR jouent un rôle important dans la chélation du fer et la production des sidérophores. (Les sidérophores sont des peptides capables de former des complexes [sidérophores Fe^{3+}] qui permettent de fixer le fer nécessaire au fonctionnement de la cellule. Les chélateurs sont des molécules qui forment avec les ions positifs bivalents et trivalents, notamment les métaux lourds toxiques, des complexes stables, non toxiques.

Chapitre 3 : Dialogues moléculaires des symbioses racinaires :

Lorsque nous parlons de relations symbiotiques nous nous intéressons en premier lieu aux interactions écologiques puis aux relations entre les microorganismes et les cycles biogéochimiques soient les cycles de l'azote et du phosphore. L'étude de ces différents facteurs liés aux symbioses racinaires nous conduit à décortiquer le dialogue moléculaire établi entre les deux partenaires.

3.1. Dialogue moléculaire entre les partenaires symbiotiques :

Il existe un dialogue moléculaire entre les partenaires symbiotiques qui est l'origine d'un signal émis par la plante auquel répond le partenaire symbiotique. Chacun des types de symbiose possède son propre dialogue moléculaire qui aboutit à l'installation d'une symbiose racinaire fonctionnelle. Ce dialogue moléculaire est régulé par la plante hôte. La figure 39 récapitule les différents acteurs moléculaires des symbioses racinaires.

Les plantes libèrent dans le sol plus de 100 000 composés de nature très diversifiée, . Elles libèrent des sucres, des acides aminés et des mucilages qui peuvent être utilisés par différents microorganismes du sol (Hartman et al., 2018). D'autres molécules considérées toxiques sont également libérées par la plante dans la rhizosphère. Il s'agit des phénylpropanoïdes, des phytoalexines, des isoflavonoïdes, des terpènes, etc. Ces composées participent à la protection de la rhizosphère contre des invasions parasites (Bais et al., 2002). C'est l'assemblage de ces éléments secrétés par la plante qui assure l'équilibre physicochimique de la rhizosphère et qui permet aux microorganismes de la coloniser.

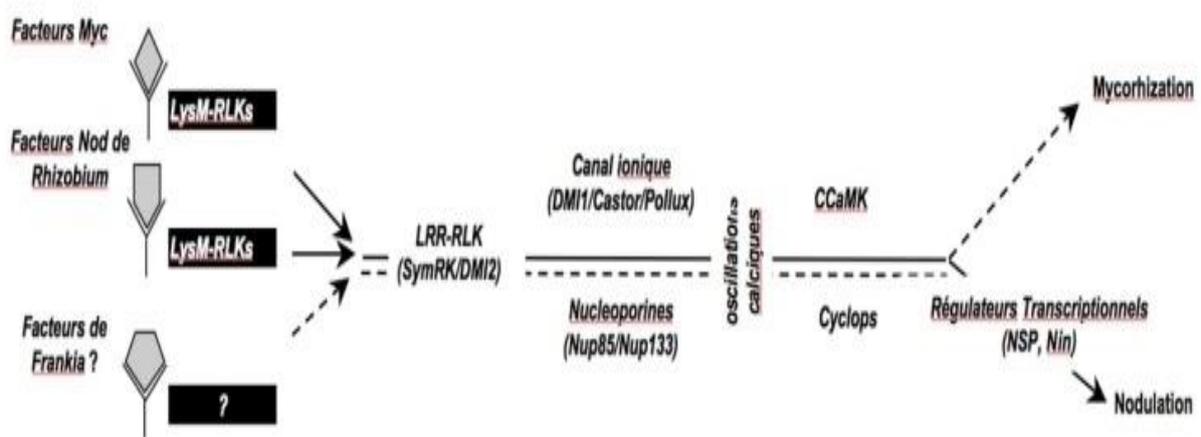


Figure 39 : Shématisation des symbioses racinaires.

Les interactions plantes microorganismes donnent lieu à des modèles en zig-zag (Jones et Dangl, 2006) qui illustrent clairement les trois phases du dialogue :

- la perception des signaux par le microorganisme ;
- mise en place des récepteurs spécifiques par la plante et leur reconnaissance par le microorganisme ;
- et enfin la reconnaissance spécifique directe ou indirecte du symbiote par la plante hôte et l'installation des mécanismes facilitant l'installation de la symbiose (Figure 40).

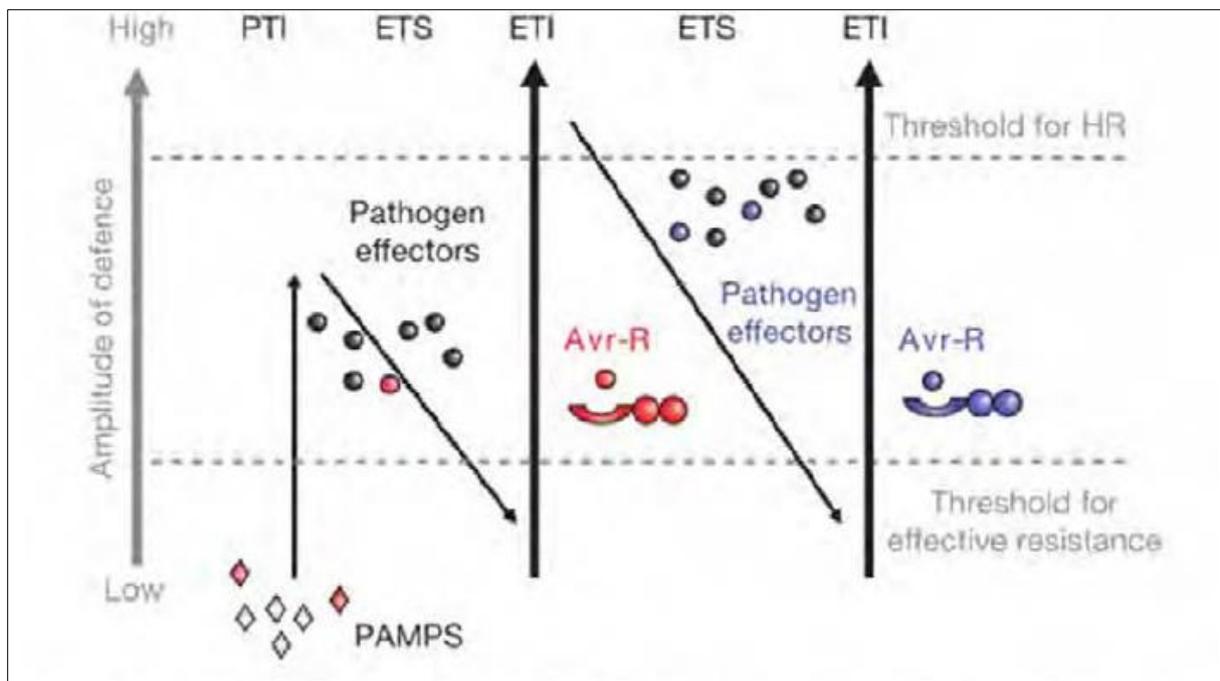


Figure 40 : Modèle en zig-zag des interactions plante- microorganismes. PTI : PAMP Triggered Immunity ; ETI : Effector Triggered Immunity ; ETS : Effector Triggered Susceptibility.

3.2. Dialogue moléculaire entre les champignons mycorhiziens et la plante hôte :

Dans le cas de la symbiose mycorhizienne, la plante libère des strigolactones dans le sol par la suite capté par des récepteurs spécifiques au niveau du champignon. De son côté le champignon, va participer à l'activation des récepteurs : « les myc factors » au niveau de la plante et le dialogue commence.

3.2.1. Les strigolactones :

Ce sont de petites molécules : des terpènes, secrétés par la plante afin d'attirer et stimuler les microorganismes symbiotiques. Elles sont connues principalement pour leur rôle dans la germination des spores des champignons mycorhiziens et dans le développement du réseau mycélien (Akiyama et al., 2005). Ces petites molécules ont une certaine labilité dans le sol ce qui entraîne l'existence d'un gradient de concentration depuis leur point de sécrétion jusqu'au reste de la rhizosphère permettant ainsi d'attirer le symbiote dans la bonne direction.

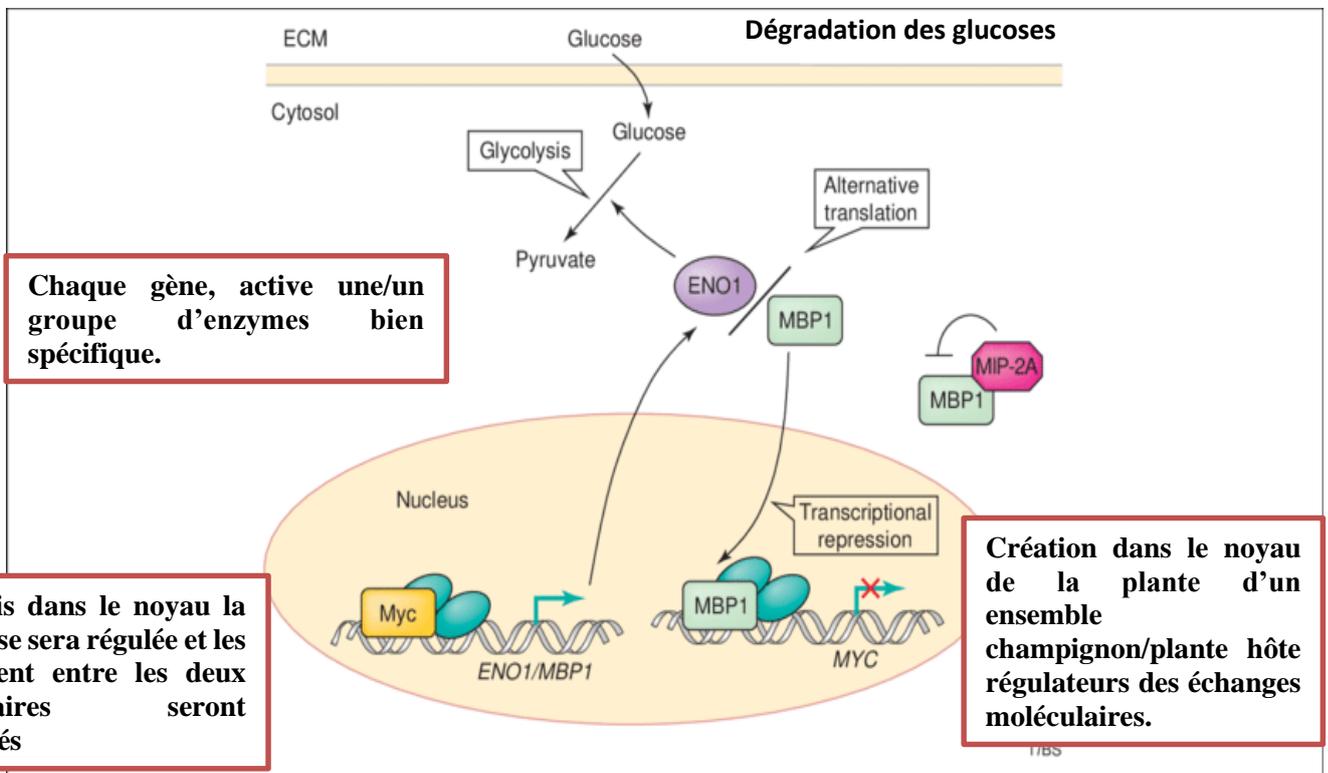


Figure 41: Dialogue moléculaire chez les champignons ectomycorhiziens.

3.2.2. Les signaux moléculaires envoyés par les champignons :

De leur côté les microorganismes produisent dans la rhizosphère des composés susceptibles d'être reconnus par la plante, qui serviront de signaux pour la mise en place de la symbiose. Chaque microorganisme induit une certaine diversité de signaux. Les recherches ont prouvé

que les réponses symbiotiques reposent sur la perception de signaux structurellement apparentés. Ces signaux permettent à la plante de mettre en place les récepteurs myc factor.

3.2.3. L'établissement du dialogue entre deux partenaires :

Comme il a été cité (Etape de la colonisation), l'établissement de la symbiose mycorhizienne nécessite trois phases : asymbiotique, pré-symbiotique et symbiotique.

1. La phase a-symbiotique : Les spores libres dans le sol commencent à germer et produisent des hyphes germinatifs. Deux scénarios suivent cette étape :
 - a. Absence de plante : hôte conduisant à l'arrêt du processus.
 - b. La plante libère des strigolactones dans la rhizosphère ce qui déclenche la phase pré-symbiotique.

La phase pré-symbiotique : Les flavonoïdes et les strigolactones exsudés par la plante sont reconnus par le champignon induisant l'activation des gènes de type « MYC ». Ces gènes régulent et contrôlent la production de signaux fongiques connu par « Myc factors » qui sont des lipo-chito-oligosaccharides. D'autres métabolismes primaires sont également activés tel que la synthèse de composés chitiniques, des protéines et des hormones. Ces molécules sont reconnues chez les espèces végétales par des récepteurs spécifiques qui diffèrent d'une espèce végétale à une autre ; ce qui garantit la reconnaissance spécifique des deux partenaires symbiotiques et le type de symbiose en question. Les principaux récepteurs des myc factors sont le MtNFP et le PaNFP, les Nod factors, le récepteur kinase DMI2 reconnu chez la plante modèle *Medicago truncatula* et le SYMRK détecté chez *Lotus japonicus*.

Le rôle des récepteurs est de traduire le signal jusqu'au cytoplasme en phosphorylant le substrat. Grâce aux SYM pathway, le signal est traduit dans le noyau. Les Myc-factors sont reconnus chez la plante par des récepteurs membranaires Myc-receptor. Suite à cela le facteur Myc est transporté jusqu'à la protéine SymRK (symbiosis receptor like kinase) ; une kinase réceptrice ayant une activité sérine/thréonine qui catalyse la phosphorylation de protéines sur certains de leurs résidus de sérine ou de thréonine, dont la chaîne latérale est semblable, pour former des résidus de O-phosphosérine ou de O-phosphothréonine respectivement. Les « factors » sont intégrés grâce à l'enzyme SYMRK. Un mécanisme d'amplification cellulaire et de transcription de gènes est déclenché. Certains gènes, interviennent dans les transferts du calcium et induisent notamment la formation des appressoriums. Les appressoriums sont des structures ramifiées différenciées par le champignon mycorhizien pour accroître la surface d'échange avec la plante

hôte. Ils se développent grâce à la réorganisation du cytosquelette d'actine des cellules mycorhiziennes par action d'une enzyme hydrolysant la guanosine triphosphate (la GTPase) et par différenciation rapide de la paroi cellulaire. La formation d'appressoriums est contrôlée par la plante hôte en activant les récepteurs fongiques PTH11 auxquels se lient les composés végétaux impliqués dans le processus de formation des appressoriums. Ces composés végétaux ne sont pas bien connus. Dans le cas d'une absence du récepteur PTH11 chez le champignon le processus d'installation de la symbiose mycorhizienne va être bloqué, vu la non formation d'appressoriums (Figure 42).

La perception des signaux émis par le champignon vers la plante hôte déclenche un mécanisme de transduction du signal perçu. Ce phénomène fait intervenir sept gènes. Les gènes SymRK codent pour une protéine réceptrice transmembranaire permettant l'installation de la symbiose entre la plante et le champignon. Le gène ENOD 12. A codant pour une protéine de la paroi cellulaire et une sérine protéase (C1P) sont activés dans la racine, enfin les gènes impliqués dans la réorganisation de la paroi cellulaire et la défense chez les cellules épidermiques vont leur permettre de réorganiser leur cytoplasme pour produire l'appareil de pré-pénétration spécifique aux CMA. De manière synchronisée, les noyaux des cellules épidermiques migrent près de l'appressorium et en se déplaçant laissent derrière eux des microtubules, des microfilaments d'actines et de réticulum endoplasmique qui contrôlent l'entrée des CMA dans la cellule.

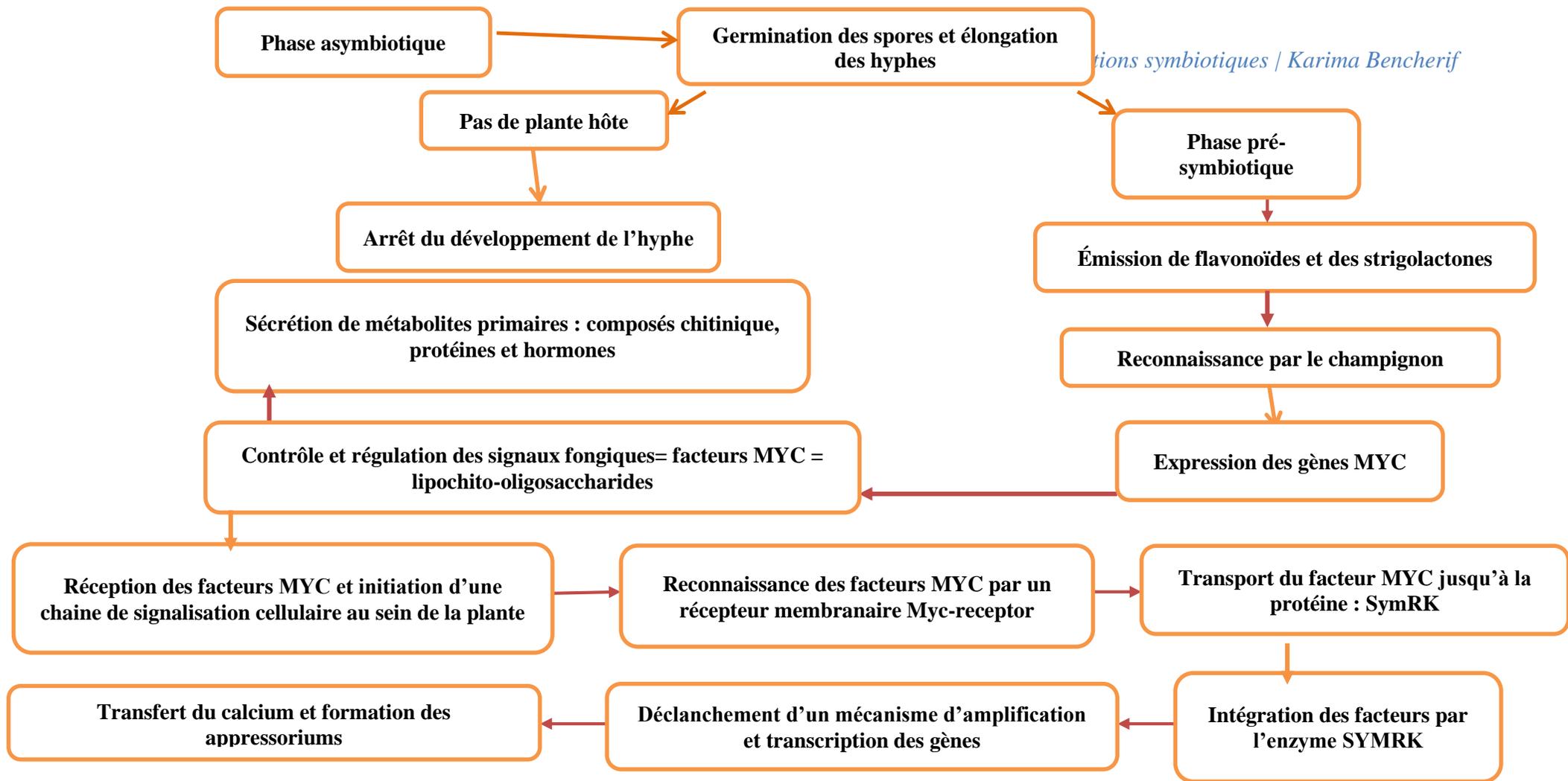


Figure 42: Le dialogue moléculaire chez les champignons mycorhiziens arbusculaires.

2. Phase symbiotique : Une fois l'adhésion de l'appressorium du CMA et de l'épiderme racinaire est réalisée, la croissance fongique s'arrête 4 à 6 h durant lesquelles les deux partenaires se préparent : des gènes chez la plante hôte sont activés : ENOD11 (codant pour une noduline) en plus d'autres gènes codant pour germin-like, noduline 26-like et 4 autres protéines dont la fonction est inconnue.

3. Phase d'échanges : Lors des échanges entre les deux partenaires plusieurs gènes interviennent. Deux gènes codant pour des transporteurs d'azote ont été identifiés chez les CMA : *GintAMT1* et *GintAMT2*, ils ont été reconnus comme étant des transporteurs de haute affinité avec les ions NH_4^+ chez *Rhizophagus intraradices* DAOM197198. Le *GintAMT1* est impliqué dans l'acquisition de l'azote à partir du milieu environnant tandis que le *GintAMT2* serait impliqué dans la récupération des ions NH_4^+ pour les besoins en azote des CMA (Figure 43).

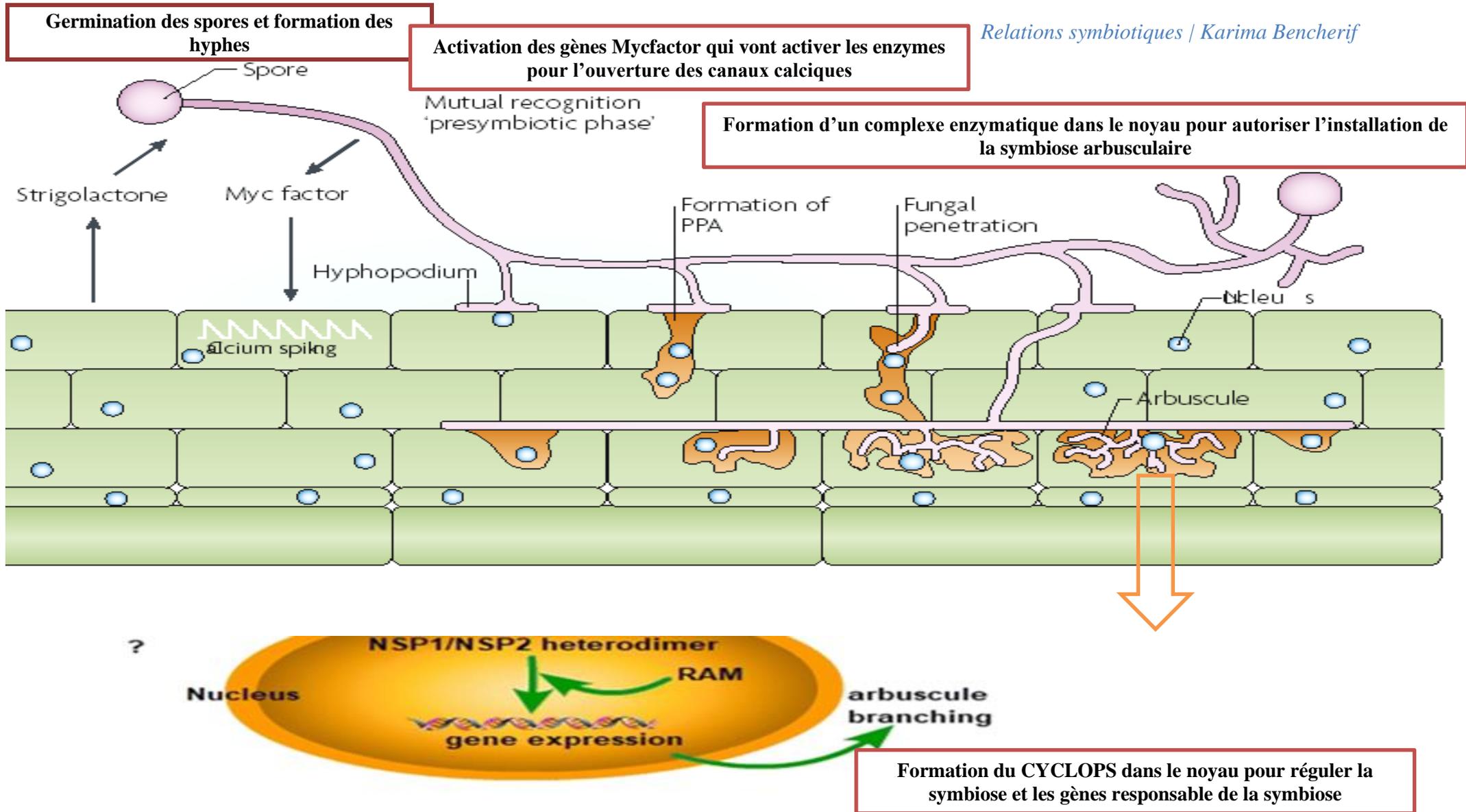


Figure 43 : Etapes de contrôle de l'installation de la symbiose arbusculaire.

3.3. Dialogue moléculaire entre les bactéries rhizobiennes et les plantes hôtes :

La spécificité de l'interaction entre les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote et leurs plantes hôtes repose sur un dialogue moléculaire où sont impliqués des flavonoïdes libérés par la plante et les produits des gènes de nodulation de la bactérie (Cleyet-Marel et al., 1996). Ce qui s'explique par la qualité de certains systèmes Fabacées-Rhizobium comme modèles d'études, mais aussi par l'importance potentielle du phénomène dans les applications agronomiques. En effet, la spécificité de l'interaction entre les bactéries et les plantes hôtes est généralement très étroite. Ainsi, *R. meliloti* nodule uniquement chez des plantes appartenant aux genres *Medicago*, *Melilotus*, *Trigonella* alors que *B. japonicum* ne s'associe qu'avec le soja (Cleyet-Marel et al., 1996). Un minimum de vingt-neuf gènes est mobilisé lors de l'installation de la symbiose rhizobienne.

3.3.1 Les flavonoïdes :

Les flavonoïdes sont les premières substances émises par la plante à être identifiées et reconnues comme activateurs du programme symbiotique chez les bactéries du genre *Rhizobia* (Ghasemzadeh et al., 2010). Les flavonoïdes sont des produits de type poly phénolique du métabolisme secondaire de la plante (Cleyet-Marel et al., 1996). Ils sont synthétisés par un composant spécial : « le phénylpropanoïdes », qui est le constituant basique de la molécule de phénylalanine. Les effets biologiques de ces composés varient. Tous les flavonoïdes ont le squelette structurel de base C6-C3-C6, composé de deux cycles aromatiques en C6 et un cycle hétérocyclique qui contient un atome d'oxygène (Ghasemzadeh et al., 2010).

3.3.2. Les signaux moléculaires émis par la bactérie :

En réponse aux flavonoïdes sécrétés par les Fabacées, les bactéries rhizobiennes vont déclencher la production de molécules bactériennes appelées facteurs Nod.

Le facteur Nod est un oligosaccharide formé de trois à cinq unités de N-acétyl-glucosamine, de structure semblable à celle de la chitine.

Les différents facteurs Nod se distinguent par :

- Le nombre d'unités de sucre ;
- La nature de leur acide gras ;

- La présence d'autres substituants sur la molécule. Ces caractères déterminent dans une certaine mesure la spécificité et l'activité biologique de la molécule.

Lorsque les bactéries sont soumises aux flavonoïdes, plusieurs séries de gènes sont activés pour accéder à la symbiose. Les gènes de la nodulation sont portés par un chromosome bactérien de type plasmide ou par des plasmides de grande taille et possèdent une structure bien conservée chez la plupart des espèces bactériennes et des genres bactériens impliqués dans la symbiose fixatrice d'azote. Ils correspondent aux gènes nod D dont le produit réagit spécifiquement avec les flavonoïdes émis par les plantes et assure la régulation du fonctionnement des autres gènes nod (Figure 44).

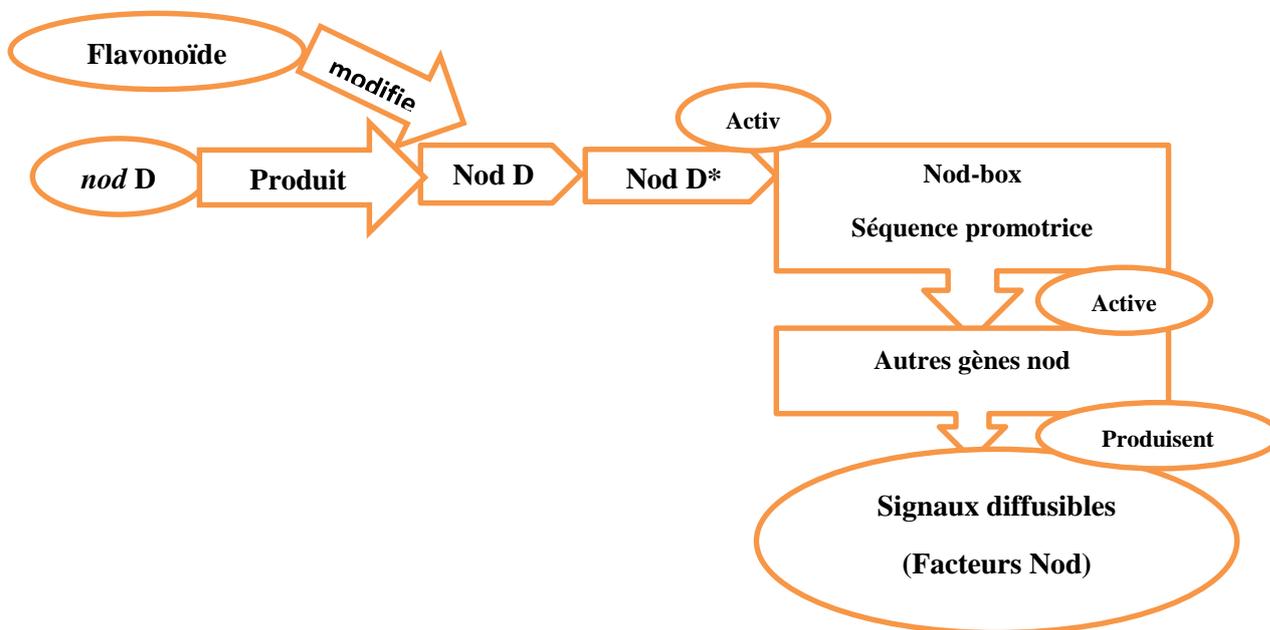


Figure 44 : Régulation du fonctionnement des différents gènes *nod* (Davet, 1996).

Par opposition aux gènes communs, une deuxième série de gènes (*nodFE*, *nodG*, *nodH*, *nodL*) est impliquée dans la spécificité de l'interaction « Fabacées/*Rhizobia* ». Ces gènes ne peuvent, contrairement aux gènes *nod* communs, être complétés par un gène d'une autre espèce. Ils sont donc fonctionnellement différents des précédents et jouent un rôle important dans la spécificité de l'interaction plantes/microorganismes. Ainsi, une simple mutation du gène *nodH* de *R. meliloti* confère la capacité à cette bactérie à déformer les poils absorbants du trèfle et de la vesce, des plantes qui ne sont pas les hôtes habituels de *Rhizobium meliloti* (Faucher et al., 1988).

3.3.3. Le dialogue moléculaire entre les deux partenaires :

La mise en œuvre d'une symbiose implique un dialogue et des échanges de signaux moléculaires spécifiques entre les deux partenaires. Les premiers signaux émis par la plante sont sous formes de glucides, d'acides aminés, d'acides carboxyliques et de composés phénoliques qui déterminent une chimiotaxie positive chez les rhizobiums. Et comme mentionné précédemment, les flavonoïdes sont à l'origine du déclenchement de la production des gènes *nod* par les cellules bactériennes : les déterminants-clés entre les deux partenaires puisqu'ils provoquent la synthèse des facteurs Nod. Ces derniers exercent sur la racine une action hormonale à deux niveaux :

- L'infection de la plante par la bactérie : sur les poils absorbants en croissance, ils déterminent des déformations, des ramifications et l'incurvation de l'extrémité en forme de boucle ou de crochet caractéristiques.
- L'organogénèse du nodule par la plante : dans le cortex racinaire, ils déterminent la différenciation de certaines cellules qui vont proliférer et former un pré-nodule (primordium) (Vasse et al., 1990).

Deux récepteurs sont identifiés chez les végétaux pour recevoir les facteurs Nod : NFRS et le NRFJ. De plus, les végétaux produisent des chitinases capables de dégrader les facteurs Nod à différents niveaux selon les substituants existant dans chaque bactérie. C'est une manière de renforcer la spécificité de l'interaction.

La nature chimique des facteurs Nod est dépendante de l'espèce de *Rhizobium* et participe à la spécificité de l'hôte (Diedhiou et al., 2022). Ainsi les bactéries symbiotiques peuvent généralement infecter un nombre restreint d'hôtes et les plantes ne peuvent entrer en symbiose qu'avec un nombre limité d'espèces bactériennes.

Trois groupes de gènes sont activés chez les bactéries en fonction des trois étapes d'établissement de la symbiose : les gènes *nod*, les gènes *nif* et les gènes *fix*.

1. Les gènes *nod* : déclenchés lors des étapes de reconnaissance des symbiontes. Les facteurs Nod produits stimulent la croissance des poils absorbants et l'adhésion des bactéries à la surface des poils absorbants se fait par l'intermédiaire de substances adhésives telles que

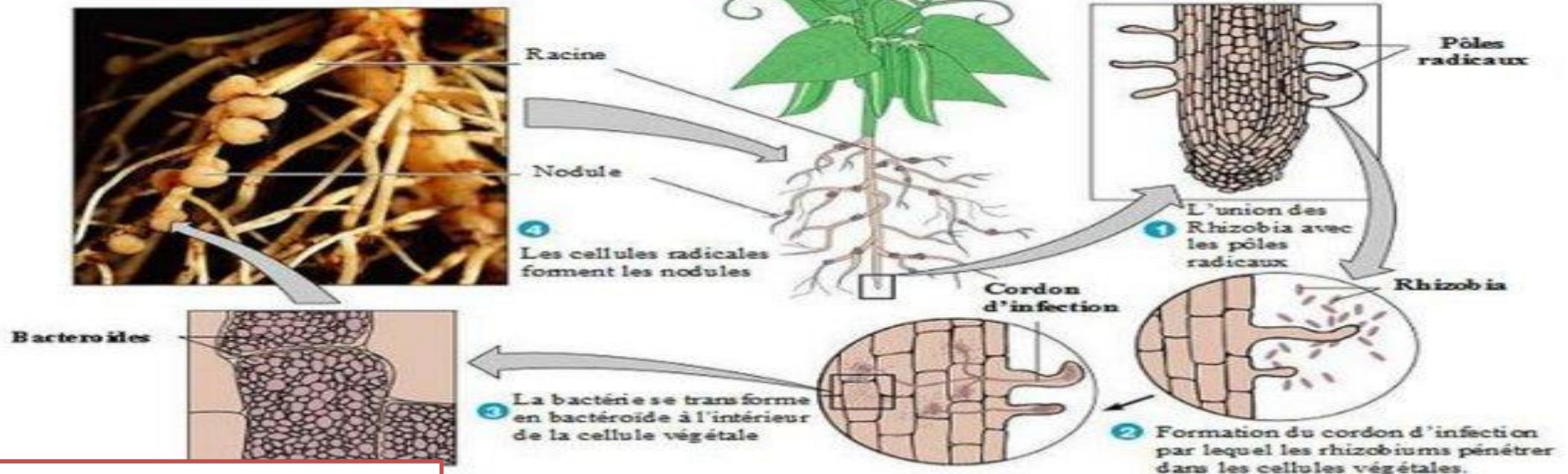
- La lectine (d'origine végétale).
- La rhicadhesine une protéine d'origine bactérienne.

La paroi racinaire affaiblie par l'hydrolyse de ses constituants piège les rhizobiums à l'aisselle des crochets formés à l'extrémité des poils absorbants qui, en réponse à cette adhésion, vont se courber pour former la crosse de berger (Figure 45.b).

1. Émission des flavonoïdes par la plante hôte

2. La transcription des gènes *nod* de la bactérie et la production des facteurs Nod impliqués dans la reconnaissance de la plante hôte.

3. L'adhésion des bactéries à la surface des poils absorbants se fait par l'intermédiaire des substances adhésives tel que la lectine et la rhicadhésine



7. La bactérie est libre dans le cytoplasme donc le gène *nif* est actif. Code la synthèse du complexe nitrogénase/Hydrogénase: la fixation biologique de l'azote impliquant les sous-unités du gène *nifH*, *nifD*, *nifK* et bien d'autres gènes additionnels. Activation des gènes *fix*.

6. Le gène *nodD*, est transcrit et produit la protéine NodD qui déclenche les autres gènes *nod*. L'organogénèse du nodule par la plante: dans le cortex racinaire, ils déterminent la différenciation de certaines cellules qui vont proliférer et former un pré-nodule

5. Chimiotaxie positive chez les rhizobiums. Deux récepteurs sont identifiés chez les végétaux pour recevoir les facteurs Nod: NFRS et le NRFJ

4. Déclenchement de la production des gènes *nod* qui vont déclencher le facteur NOD par les bactéries

Figure 45 : Etapes moléculaires de l'installation de la symbiose rhizobienne.

A ce niveau ; un seul groupe des gènes *nod*, les gènes *nodD*, est transcrit de manière constitutive. Son produit est la protéine NodD capable de se lier aux sites régulateurs (les nod box) des opérons porteurs des autres gènes *nod*. Cette protéine fonctionne en outre comme récepteurs de composés flavonoïdes spécifiques secrétés par la racine.

Lorsqu'elle est liée à l'un de ces composés, la NodD active la transcription des autres gènes *nod*. Les produits de ces derniers sont essentiellement des enzymes qui participent à la synthèse dans le déclenchement du processus de nodulation.

En effet, à l'intérieur d'une crosse de berger, les gènes *nodD* vont activer la multiplication des bactéries, formant ainsi des « micro-colonies ». Par la suite, la paroi végétale va se lyser et entraînera la formation d'une structure tubulaire, un cordon d'infection (figure 45.c) grâce auquel les bactéries vont pouvoir pénétrer dans les cellules végétales (Figure 45.d) (Perret et al., 2000). Les bactéries, une fois libérées dans le cytoplasme des cellules végétales, vont se différencier en bactéroïdes qui vont être capables de fixer l'azote atmosphérique.

2. Les gènes *nif*: Ces gènes sont actifs une fois les bactéries libérées dans le cytoplasme des cellules racinaires. Ils codent pour la synthèse d'un complexe enzymatique catalysant la réduction de l'azote et connu sous le nom de nitrogénase/hydrogénase. Cette étape correspond à l'activation de la phase active de la symbiose qui implique la coordination du fonctionnement du nodule de manière à assurer des conditions optimales à la fixation. Ceci tient essentiellement à la protection contre l'oxygène et à son transfert, ainsi qu'au transport de l'azote bactérien à la plante et de l'énergie de la plante aux bactéroïdes. Une étude réalisée par Dia et al. (2014) a identifié plus de 742 séquences relatives au gène *nif* impliquées directement dans la fixation biologique de l'azote concernant les sous-unités du gène *nif* *nifH*, *nifD*, *nifK* et bien d'autres gènes additionnels. En effet, Dia et al. (2014) expliquent que les gènes *nif* sont impliqués dans la fixation de l'azote atmosphérique malgré l'organisation spécifique qui diffère d'une espèce à une autre. De plus, afin que la bactérie accomplisse bien son rôle de fixatrice d'azote, la régulation des gènes *nif* s'impose, impliquant des processus complexes qui permettront à la fixation de l'azote atmosphérique de se dérouler dans les conditions écologiques adéquates (Figure 46).

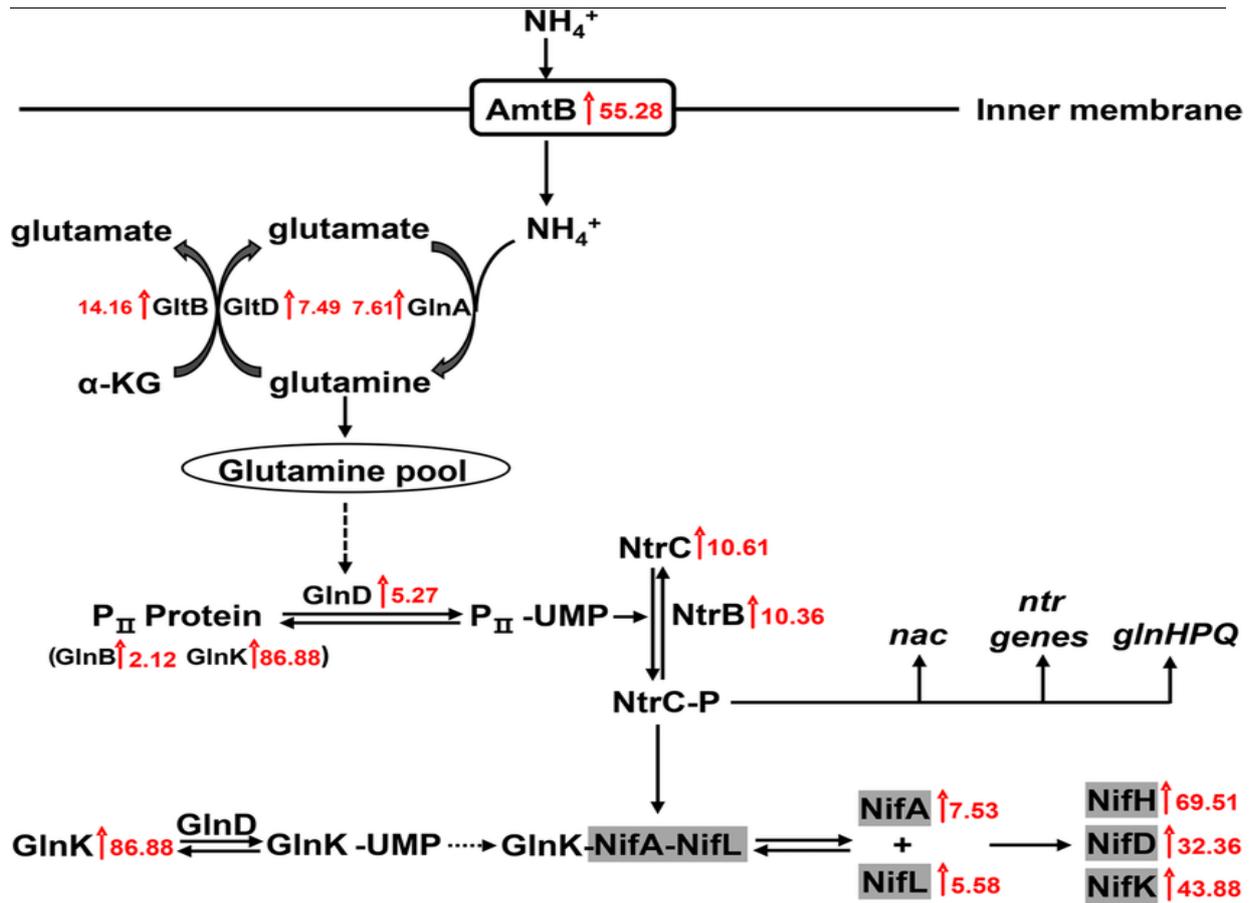


Figure 46 : Proposition de régulation en cascade des gènes *nif* dans *Escherichia coli* EN-01 sous des conditions de fixation d'azote. Le réseau de régulation transcriptionnelle a été construit à partir de données d'expression d'ARNm et de protéines. Les flèches rouges indiquent une induction. Les nombres en rouge indiquent le rapport de régulation à la hausse de la transcription des gènes codant pour les protéines ou les enzymes. Les gènes sur fond gris représentent les gènes NFI. Les lignes en pointillées représentent les interactions règlementaires prévues (Yang et al., 2018).

3. Les gènes *fix* : un groupe hétérogène qui comporte les autres gènes plus ou moins liées à la fixation d'azote, sans homologue chez les fixateurs libres. Le gène *fix* stimule le complexe enzymatique : nitrogénase-hydrogénase. Sous catalyse de ce complexe enzymatique, la réduction de l'azote moléculaire se déroule en deux étapes : la Fe-protéine est réduite par un donneur primaire d'électrons, habituellement la ferrédoxine puis la Fe-protéine une fois réduite transfère les électrons à la Mo-Fe-protéine qui catalyse à la fois la réduction du diazote gazeux et la production d'hydrogène (Hopkins, 2003) (Figure 47).

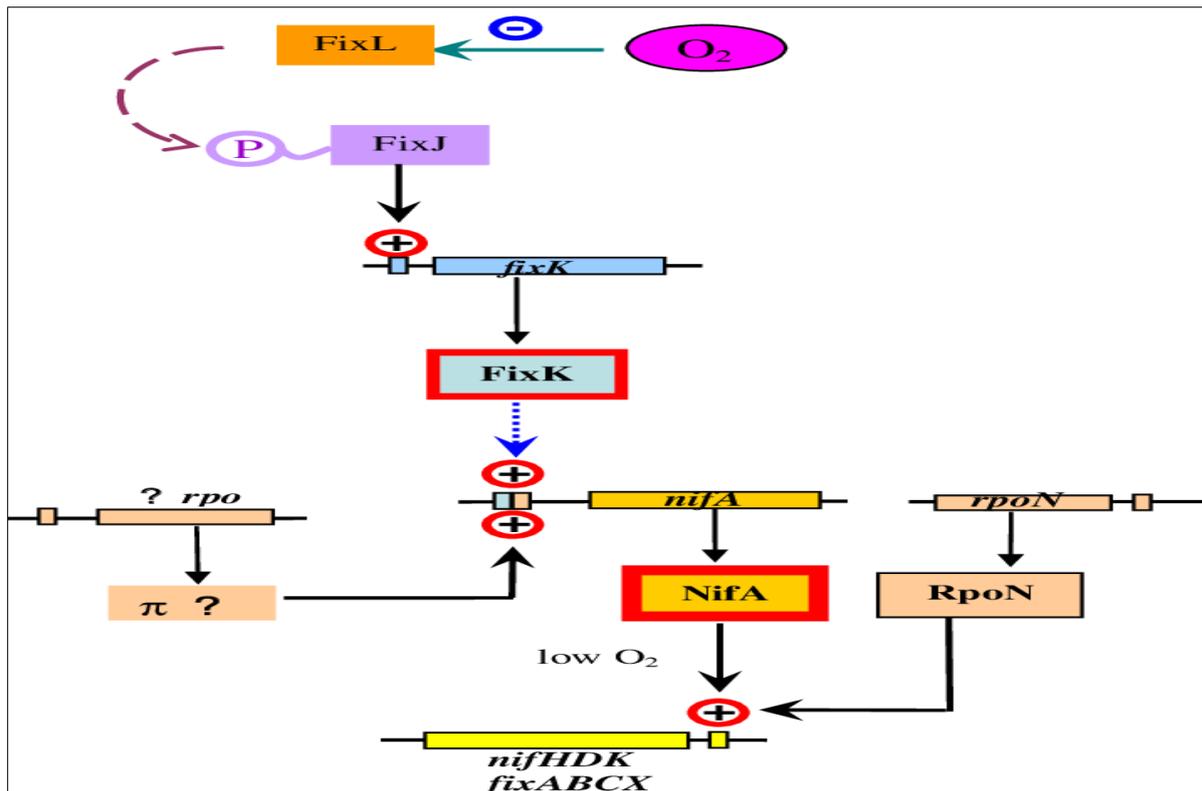


Figure 47 : Modèle de régulation des gènes nif et fix chez *Arabidopsis brasiliense* (Li et al., 2010).

Quoique n'étant pas habituellement désignés par le terme de gènes fix, les gènes dct «dicarboxylate transport genes» épousent la définition des gènes fix. Ils sont nécessaires à l'assimilation par les bactéries des acides dicarboxyliques (succinate, malate) issus des composés carbonés (glucose, fructose) apportés par la plante au cours de la fixation azotée. La mutation de ces gènes chez les bactéries entraîne une faible prolifération des bactéries et une déficience de ceux-ci lors de la fixation de l'azote (Noël, 2009).

Néanmoins, Li et al., (2010) expliquent que chez *A. brasiliense*, les gènes fix L et fix J activent l'expression des gènes fix K qui à leur tour vont stimuler les gènes nifA qui vont activer les enzymes essentiels à la dégradation de l'azote atmosphérique en azote assimilable par les plantes.

4. Les nodulines :

Il est important de parler du rôle important joué par d'autres protéines qui sont exprimées chez la plante hôte en réponse à des stimuli provenant des bactéries symbiotiques, et qui sont connues sous le nom de 'nodulines'. Il existe des nodulines précoces présentes avant et pendant l'installation de la symbiose rhizobienne et d'autres tardives qui ne se manifestent que lors de la fixation de l'azote (Davet, 1996). Les nodulines précoces apparaissent dans les premières 48

heures après l'inoculation rhizobienne, et de ce fait elles interviennent dans le processus de nodulation. La production de ces protéines est contrôlée par le DMI3 qui active l'expression des gènes ENOD (early noduline genes), ceci durant les premières étapes de croissance de la plante. Plusieurs exemples démontrent que les nodulines sont des éléments structurels des organites temporaires formées au cours de la symbiose qui participent à la formation des structures symbiotiques. Par exemple, la "ENOD2" est activement synthétisée au niveau du parenchyme nodulaire tandis que les ENOD5 et ENOD12 sont accumulés dans les parois internes. La noduline 26 est synthétisée pendant l'endocytose et assure le transport des signaux de nutriments entre les partenaires. De son côté la ENOD 40 participe à l'équilibre du statut hormonal des nodules en développement. Elle est liée au contrôle du rapport auxine/cytokinine qui est modifiée de façon significative après l'inoculation bactérienne. Donc cette protéine joue un rôle très important lors de l'initiation des nodules.

3.3.4. Fixation de l'azote atmosphérique par les *Rhizobia* :

C'est le même principe de fonctionnement que celui du gène fix qui permet d'assurer la fixation de l'azote atmosphérique (Figure 48). L'ATP dans la réaction provient de la respiration sous conditions d'aérobie des bactéroïdes. Il réagit avec la Fe-protéine réduite et intervient dans le transfert des électrons entre la Fe-protéine et la Mo-Fe-protéine. Pour chaque molécule de diazote réduite, au moins 16ATP sont nécessaires, deux par électron (Hopkins, 2003). Au total, les Fabacées utilisent jusqu'à 22% de l'énergie issue de leur photosynthèse pour réaliser la fixation azotée dont l'équation générale est la suivante :



À la fin de la réaction, l'ammoniaque fixée est converti en glutamine, asparagine, uréides etc. avant d'être transporté dans la sève du xylème pour son assimilation par la plante hôte. Cette conversion est possible grâce aux groupes de gènes nif et fix, qui codent en partie pour la synthèse de différents enzymes catalyseurs comme le glutamate déshydrogénase, la glutamine synthétase (GS) etc.

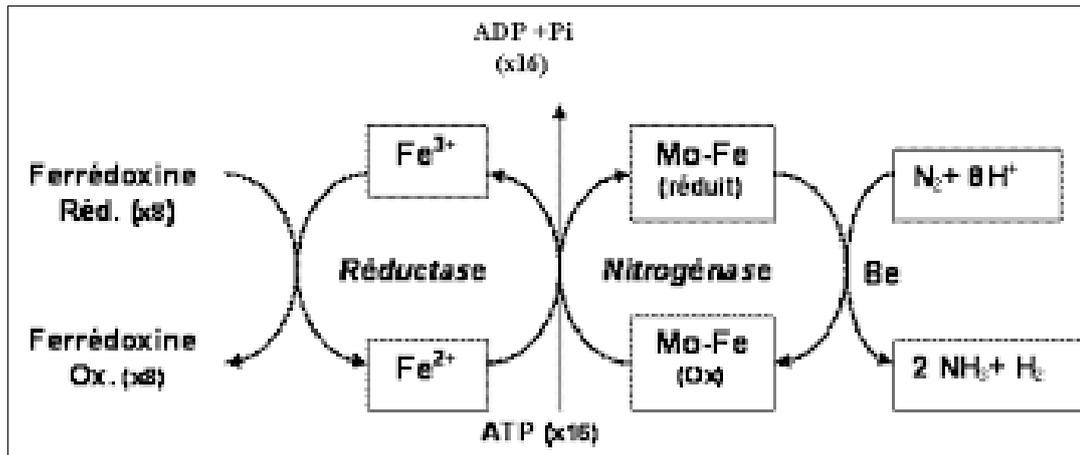


Figure 48 : Processus de fixation de l'azote atmosphérique. Fixation biologique de l'azote par le complexe *nitrogénase/hydrogénase*. Pour chaque électron fourni par l'intermédiaire de la réductase à la *nitrogénase* pour la réduction de l'azote il y a consommation de 2 liaisons phosphates riches en énergie (2 ATP). Une molécule de H₂ est formée en même temps que celle de l'ammoniaque.

3.4. Dialogue moléculaire entre les actinorhizes et les plantes hôtes :

Depuis les années 1990, la recherche sur les symbioses actinorhiziennes a pris son essor. Le modèle le plus étudié est l'association entre *Casuarina glauca* et le symbiote *Frankia*. De ces recherches il a été conclu que l'installation de la symbiose et le développement du nodule impliquent une induction coordonnée et séquentielle d'une part de gènes de la bactérie et d'autre part, de gènes spécifiques à l'hôte (Bogusz, et al., 1996). Chez les plantes actinorhiziennes, les protéines qui sont spécifiquement exprimées au cours de l'établissement de la symbiose ont reçu le nom de protéines actinorhiziennes (Tremblay et al., 1986). Plusieurs gènes symbiotiques ont été mis en évidence. Fleming et al. (1987) a purifié un gène codant pour l'hémoglobine (cashb-nonsym) chez *Casuarina glauca* ; Jacobsen-Lyon et al. (1995) ont cloné un gène symbiotique et non symbiotique de l'hémoglobine de cette même plante (Bogusz et al 1996).

3.4.1. Les exsudats racinaires :

Tout comme pour les autres symbioses racinaires les s Casuarinacées secrètent des flavonoïdes afin d'attirer leur symbiotes (Huang et al., 2019).

3.4.2. Les signaux moléculaires envoyés par les symbiotes actinorhiziens

Chez les souches de *Frankia* existent une étroite spécificité avec leurs hôtes végétaux. En 2007, la séquence de la souche *Frankia* CcI3 a été réalisée à partir de nodules de *Casuarina cunninghamiana*. L'analyse révèle l'existence d'un génome circulaire, de petite taille (5,43 Mb), formé de 4 499 séquences codantes et d'un % GC de 71%. Cette souche possède une spécificité d'hôte restreinte à quelques espèces du genre *Casuarina*. La recherche d'homologues des gènes nod A,B,C impliqués dans la synthèse du squelette du lipo-chito-oligosaccharide constitutif des facteurs Nod de *Rhizobium*, a permis d'identifier 3 candidats pour nodB, avec un pourcentage d'identité compris entre 35.2% et 48.1% ; pour nodC, l'identité est comprise entre 23.6% et 25.1% .En revanche, il n'y a aucun candidat pour nodA dans le génome de CcI3, ce qui suggère que les molécules signalisatrices de *Frankia* impliquées dans les phases précoces de l'interaction avec le système racinaire actinorhizien ont une structure un peu différente.

3.4.3. Le dialogue moléculaire entre les deux partenaires de la symbiose actinorhizienne :

Le dialogue moléculaire entre les deux partenaires de la symbiose *Frankia* est similaire à celui observé chez les autres types de symbioses. Des signaux moléculaires sont envoyés par la plante hôte et perçus par les actinomycètes. La plante hôte active les gènes responsables de la mise en place des récepteurs spécifiques. Ainsi, l'interaction de *Casuarina* par *Frankia* procède par l'infection de poils racinaires et la déformation du poil absorbant induite par le contact avec le symbiote microbien. Une molécule de nature encore inconnue secrétée par *Frankia* lors du contact avec la racine de la plante hôte accélère le processus (Benabdoune et al., 2012). Chez les plantes actinorhiziennes un gène homologue du gène SYMRK a été isolé (Franche et al., 2009). Ce gène symbiotique représente le premier élément commun à l'ensemble des voies de signalisation conduisant à des endosymbioses racinaires (Gherbi et al., 2008). Le gène CgSYMRK est exprimé dans les racines et les nodules. Des séquençages de nodules et de racines de *Casuarina glauca* ont permis d'identifier des gènes impliqués dans les étapes précoces de la nodulation soient les gènes LysM-RLKS, DMII, DMI3/CCaMK, NSP ou NIN (Hoher et al., 2011). Ces résultats suggèrent que la symbiose actinorhizienne et la symbiose rhizobienne partagent une cascade signalétique commune, ce qui renforce l'hypothèse d'un mécanisme génétique universel des endosymbioses racinaires (Benabdoune et al., 2012).

La première étape de l'infection est la sporulation des actinomycètes. Très peu de données sont disponibles sur l'étude du métabolisme impliqué dans la sporulation des espèces du genre *Frankia* du fait de la difficulté à isoler et cultiver ces organismes (Gherbi et al., 2008). Contrairement à d'autres genres d'actinorhizes, la sporulation des espèces de *Frankia* dépend de plusieurs facteurs *sigma* et de nombreux facteurs transcriptionnels tels ceux d'interactions protéines-protéines, de communication entre la cellule mère et le compartiment de la pré-spore, ainsi que de boucles de rétroaction qui permettent l'activation et la répression de divers gènes impliqués dans ce processus (Robleto et al., 2012).

Deux étapes de différenciation morphologique s'avèrent essentielles lors de la sporulation (Chater, 1993), (i) l'émergence des hyphes aériens et (ii) la formation et la maturation des spores. Une fois la sporulation déclenchée, le gène CgNIN, un gène régulateur transcriptionnel est activé à la phase de pré-infection (Benabdoun et al., 2011) (Figure 49). *Frankia* entre en contact avec le poil racinaire, s'en suit une déformation du poil absorbant et la pénétration de *Frankia* dans la racine. Dès les premières étapes de la symbiose, le gène Cg12 s'exprime. (Laplaze et al., 2000 ; Svistoonoff, 2003 ; Bissonnette, 2012; Ngom et al., 2016) (Figure 49). Ce gène est considéré comme impliqué dans l'étape de l'infection. De plus la déformation du poil absorbant incite la plante à sécréter davantage de mucilage (Bissonnette, 2012). Les hyphes des actinomycètes, traversent la paroi cellulaire et atteignent les cellules corticales (Gualtieri et Bisseling, 2000). Au cours de cette étape, une nouvelle paroi est synthétisée dans les cellules végétales au fur et à mesure de la progression de *Frankia*, formant ainsi un tube d'infection. Tous ces processus sont contrôlés par le groupe des gènes proCgNIN, GFP. L'actinomycète continue sa progression vers l'intérieur du cortex racinaire, les cellules de ce dernier réorganisent leur cytosquelette et se divisent. *Frankia* colonise alors les cellules corticales et produit des vésicules qui protègent la nitrogénase de l'oxygène. Les gènes proCgNIN, GFP et ProCg12:GFP s'expriment chez les plantes hôtes entre 24 et 72h après l'installation de la symbiose (Franche et al., 2009). Le pré-nodule est ainsi formé généralement après une semaine du début de l'infection (Franche et al., 2009 ; Chaia et al., 2010 ; Bissonnette, 2012).

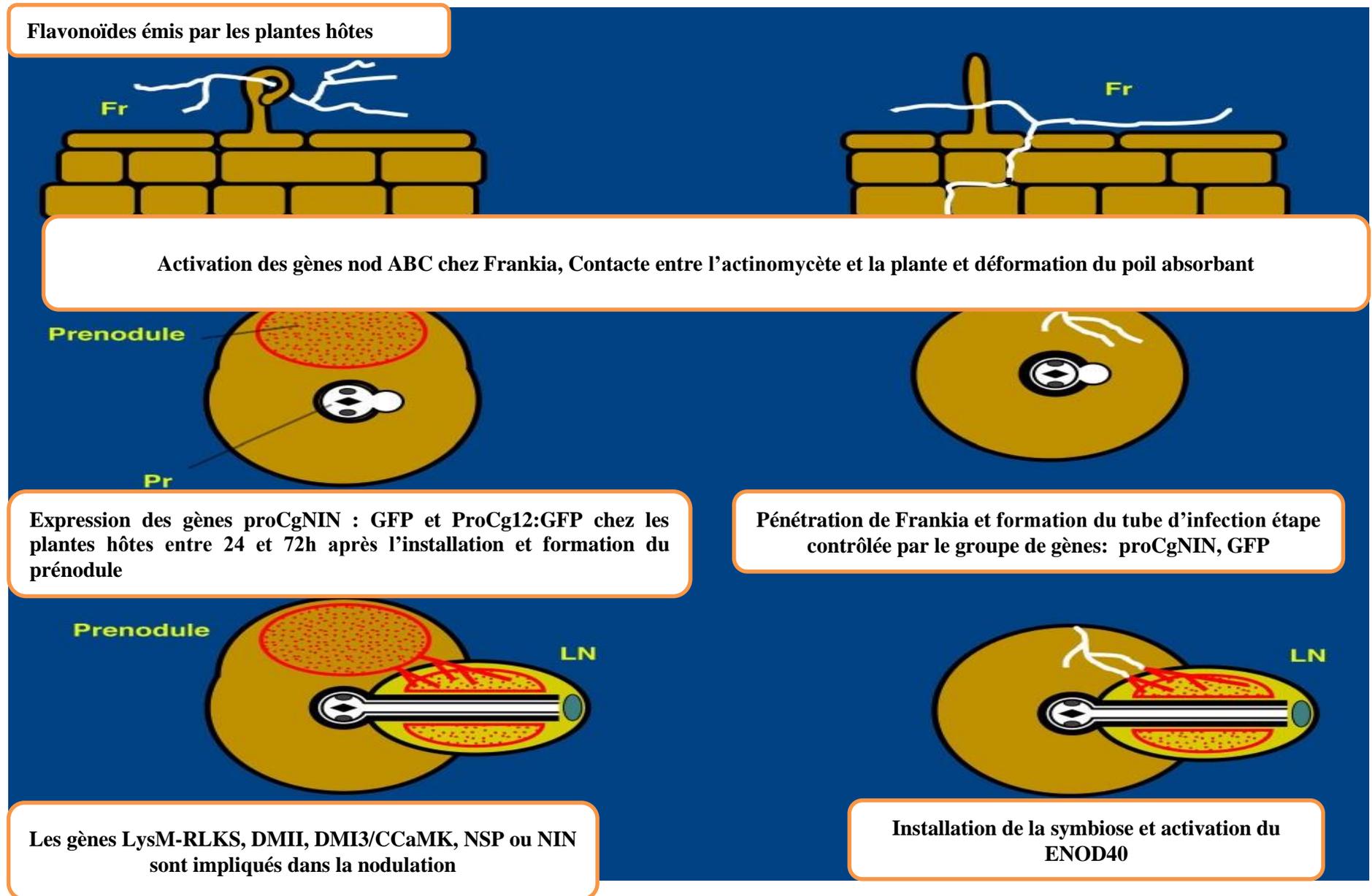


Figure 49 : Contrôle de l'installation de la symbiose actinorhizienne (Benabdoun, 2011).

Tous les gènes sont mobilisés pour accomplir la symbiose actinorhizienne et assurer la fixation de l'azote atmosphérique. Parmi ces gènes, certains ont été identifiés tel que le ENOD40 qui contribue à l'initiation de l'organogenèse nodulaire, il intervient également dans le transport des solutés et dans la modulation de la réponse des cellules végétales aux régulateurs de croissance comme l'auxine. Le gène Cg40 est exprimé dans le système vasculaire des nodules matures et conduit à l'expression du gène rapporteur de la II-glucuronidase (Franche et al., 2009).

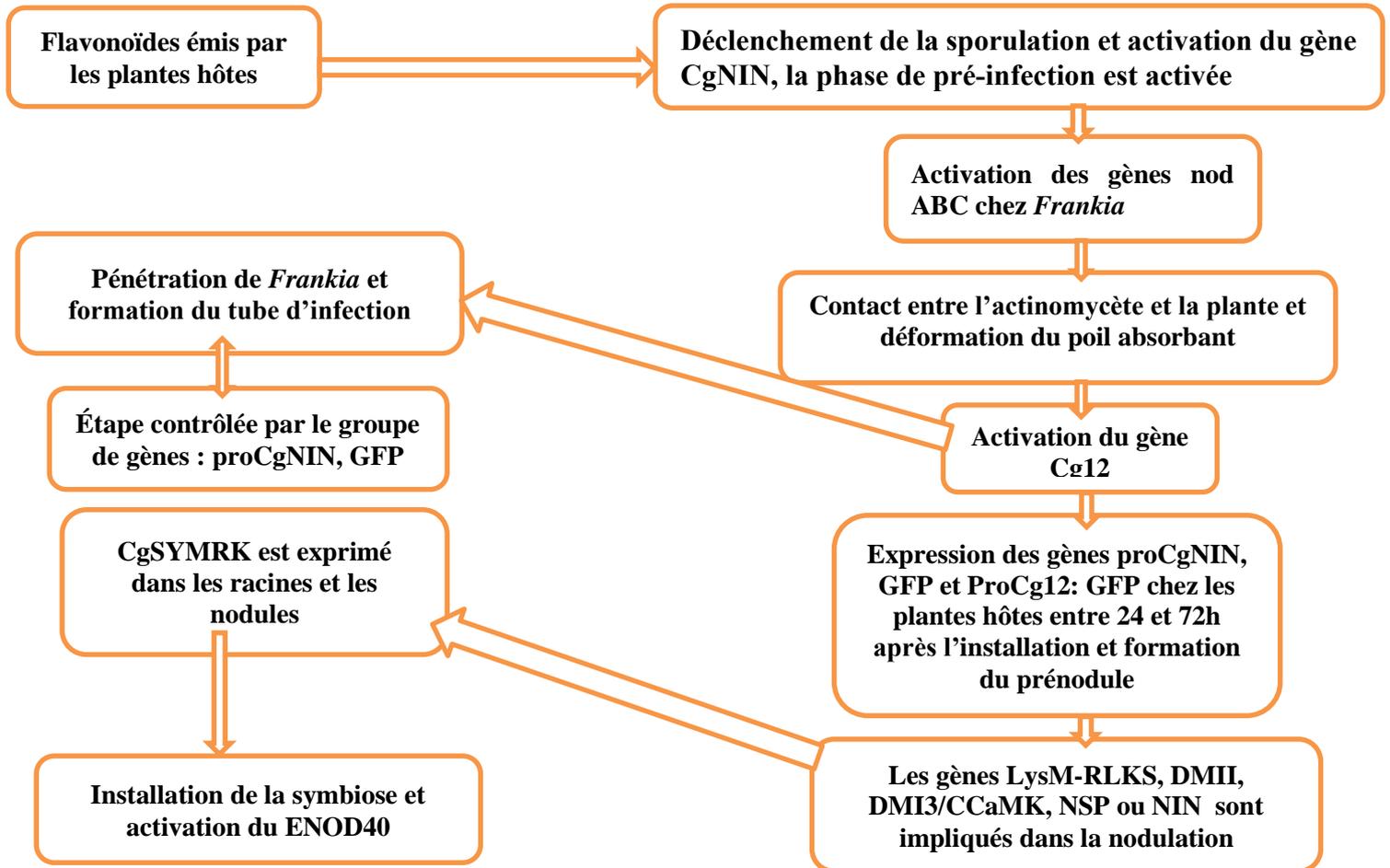


Figure 50 : Schématisation des étapes d'intervention des gènes régulateurs lors du processus d'installation de la symbiose actinorhizienne.

Chapitre 4 : Les interactions entre les symbioses racinaires et les composantes de l'environnement

4.1. Facteurs influençant les symbioses racinaires :

Le sol, tout comme les autres écosystèmes, subit régulièrement des perturbations qui influencent sa structure, ses caractéristiques physico-chimiques et par conséquent la structure de ses composantes. Vu leur abondance ce sont les communautés microbiennes les premières concernées (Meglouli, 2018). Malgré l'évolution de la science, il demeure encore difficile de déterminer tous les paramètres qui influent sur la composition de la microflore tellurique et leur (Tarlera et al., 2008). Cependant, les nombreuses recherches sur les divers facteurs qui influencent la structure des communautés microbiennes des sols ont permis de les subdiviser en deux groupes :

- Des facteurs abiotiques comme la température, la salinité, la pollution, ...etc.
- Et des facteurs biotiques relatifs à la végétation et à la microflore (Borneman et al., 1996 ; Borneman et Triplett, 1997 ; Meglouli, 2018).

4.1.1. Facteurs biotiques :

4.1.1.1. Les plantes :

Les plantes hôtes peuvent avoir un impact direct sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres et par conséquent sur la structure des communautés microbiennes du sol (Verville, 1998). Par exemple, la quantité et la qualité des exsudats racinaires sont déterminants dans le choix du partenaire symbiotique par la plante hôte. La densité du couvert végétal influence sur la composition de la microflore symbiotique. Plus le couvert végétal est dense plus la biodiversité de la communauté microbienne est considérable.

Les plantes augmentent de manière significative le taux d'humidité du sol ce qui améliore d'autant la biomasse et la respiration microbienne (Singh, 2009; Mulia et Dupraz 2006; Chiffot, 2008). Si l'arbre et la culture établissent une symbiose avec des microorganismes, il est possible que le réseau d'hyphes s'étende d'une racine à l'autre sur une même plante, et aussi avec les racines de plantes voisines. Il convient de noter que les racines en développement sont des vecteurs importants de propagation des champignons mycorhiziens arbusculaires et de colonisation de nouvelles racines par les CMA (Chiffot, 2008). La diversité du cortège floristique joue un rôle important dans la modulation de la structure des communautés bactériennes. Köberl et al. (2011) ont montré que l'augmentation de la diversité floristique des milieux extrêmes entraînait des modifications au sein des communautés microbiennes du sol en

augmentant la diversité microbienne dans un milieu normalement peut diversifier, ce qui conduit notamment à l'extinction de bactéries extrémophiles (Meglouli, 2018).

4.1.1.2. Les facteurs génétiques :

La sélection génétique des plantes devrait être orientée pour assurer que les nouveaux cultivars permettent une contribution maximale des microorganismes symbiotiques et les autres organismes du sol impliqués dans la conservation, la mobilisation et l'absorption des réserves naturelles des sols tel le phosphore, l'azote et le manganèse, etc.

Chez les bactéries rhizobiennes, certaines espèces possèdent un matériel génétique qui leur permet d'optimiser leur potentiel de fixation d'azote. De même, la tolérance aux stress abiotiques est un facteur génétique spécifique à la plante, ainsi, la sensibilité à la présence de nitrate dans le sol varie d'une espèce à une autre : le trèfle et le pois sont moins sensibles au nitrate que le lupin, le pois chiche, le soja ou la luzerne (Harper et Gibson, 1984).

4.1.2. Facteurs abiotiques (environnementaux):

Les facteurs environnementaux jouent un rôle décisif dans la mise en place des symbioses racinaires. Le climat, la nature du couvert végétal, la densité et l'âge des peuplements et bien d'autres peuvent affecter l'établissement des symbioses racinaires. La figure 51, représente une synthèse sur l'effet des facteurs environnementaux sur la répartition des champignons ectomycorhiziens.

La température joue un rôle important dans la vie des symbioses racinaires. Les variations de température et d'humidité dans un sol forestier sous un climat tempéré influencent la disponibilité des ressources en azote et en carbone et mènent à des adaptations particulières des *Acidobacteria* aux températures élevées (Rasche et al., 2011).

Les cortèges microbiens varient considérablement du nord vers le sud. Bien que l'influence du climat puisse expliquer en partie la préférence des espèces pour certaines latitudes, la distribution spatiale des espèces microbiennes dépend davantage de la nature des espèces végétales. En effet, la latitude influence les étages bioclimatiques induisant ainsi une diversité du cortège floristique, qui à son tour contrôle la composition chimique des exsudats racinaires. Sans oublier que la structure des communautés fongiques est tributaire des variations saisonnières entre les hivers froids et les étés relativement chauds (Davey et al., 2012).

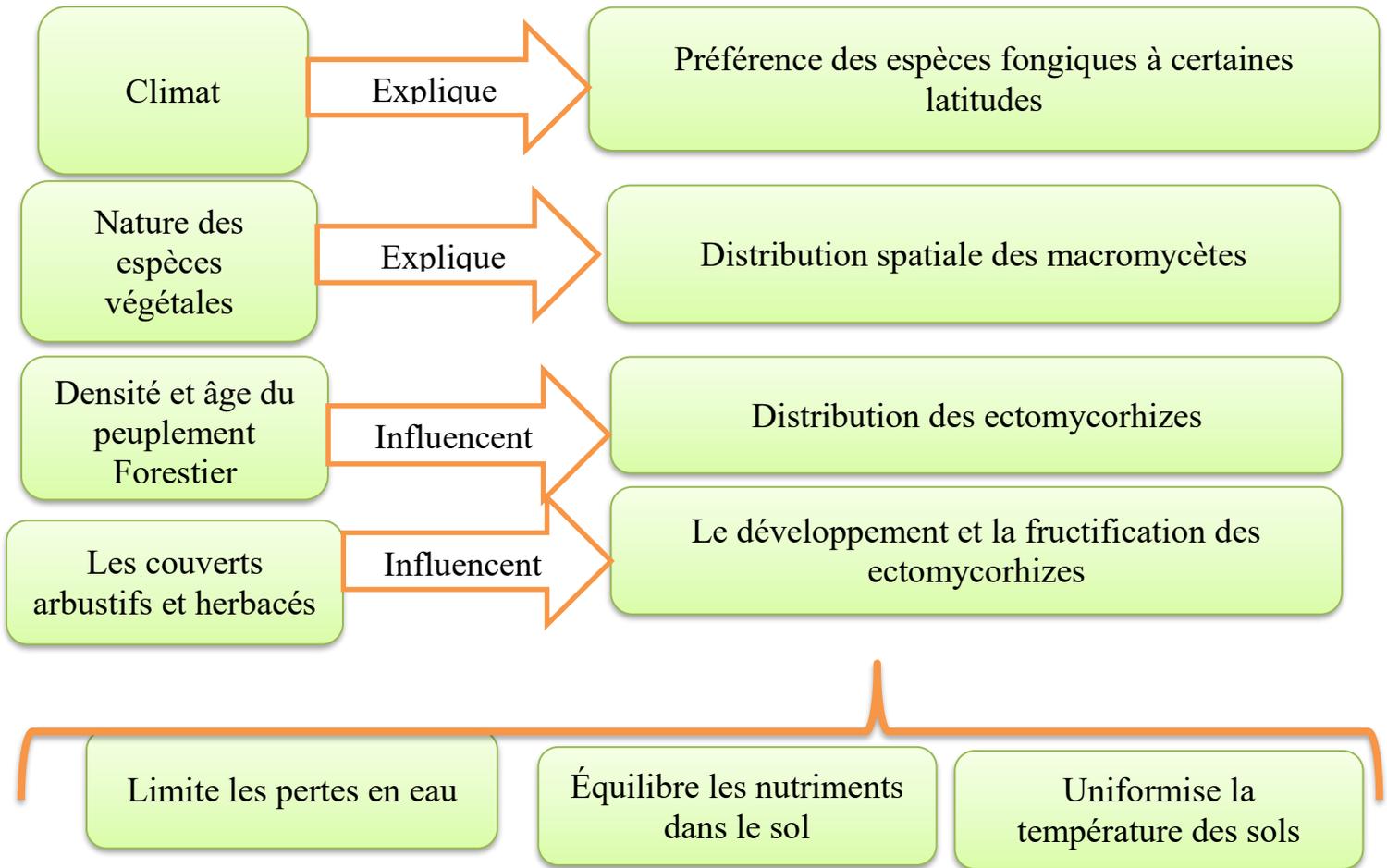


Figure 51: Facteurs de répartition des ectomycorhizes. (Originale ; Conception de l’auteur).

Le pH est également un facteur important dans la répartition des microorganismes symbiotiques dans le sol. Les variations de pH peuvent imposer certaines contraintes physiologiques aux microorganismes, notamment provoquer un état de stress dans le cas de pH extrêmes favorisant ainsi le développement de certains taxons capables de s’adapter à ces conditions aux dépens d’autres dont la croissance est inhibée. Bien que certaines bactéries aient la capacité de se développer sous des pH extrêmes, la plupart croissent à des pH autour de la neutralité mais supportant une fourchette allant de 5 à 8 (Bertrand et al., 2012). Les champignons, moins sensibles au pH du sol croissent à des pH allant de 5 à 9 (Meglouli, 2018). Le pH influence à la fois la composition microbienne du sol et certains aspects de l’activité microbienne. Les champignons sont généralement prépondérants dans les sols acides tandis que les bactéries prédominent dans les sols neutres ou légèrement alcalins (Davet, 1996). Les parois microbiennes sont constituées de glycoprotéines dont la charge électrique dépend du pH ambiant : cette charge est nulle lorsque la valeur du pH est égale à celle de leur point

isoélectrique (PI), négative quand elle est supérieure, et positive quand elle est inférieure. Pour les bactéries, le PI est très bas, généralement inférieur au pH moyen du sol. Il en résulte que les parois microbiennes sont le plus souvent chargées négativement, comme la surface des particules d'argiles.

Le teneur en oxygène joue un rôle essentiel dans la manifestation des activités microbiennes. Le renouvellement de l'oxygène consommé dans le sol au cours des processus oxydatifs est assuré par une diffusion constante à partir de l'atmosphère. Cette diffusion dépend, à la fois de la porosité et de l'état hydrique du sol (Davet, 1996).

4.2. Les effets des facteurs anthropiques sur la symbiose racinaire :

Les activités humaines peuvent altérer sérieusement l'équilibre de l'écosystème et par conséquent les symbioses racinaires qui représentent un maillon clés dans le fonctionnement de l'écosystème. Certaines actions sont plus néfastes que d'autres allant jusqu'à affecter la survie des partenaires symbiotiques. Les facteurs les plus cités dans la littérature sont illustrés à la figure 52.

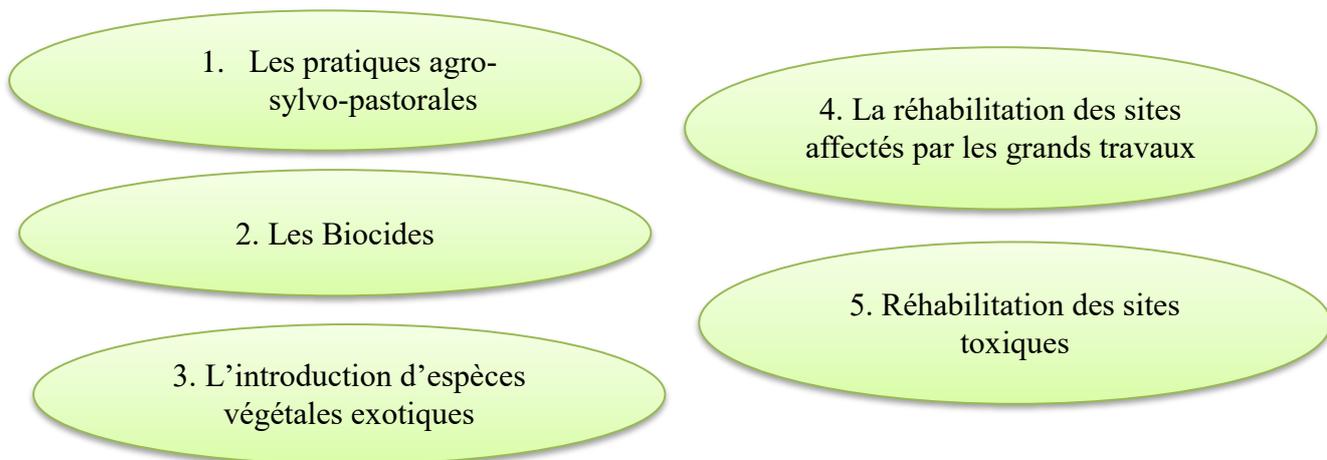


Figure 52 : Les facteurs écologiques les plus influents sur les symbioses racinaires (Conception de l'auteur).

4.2.1. Les pratiques agro- sylvo-pastorales :

Ce genre de pratiques influence tout d'abord le sol qui est le support des symbioses racinaires notamment lors des travaux du labourage des sols pour les grandes cultures qui détruisent les réseaux mycéliens et enfouissent les spores, loin des racines. Alors que les monocultures réduisent la biodiversité des sols en micro-organismes symbiotiques, certaines pratiques

agricoles peuvent améliorer les symbioses racinaires en augmentant les populations des lombrics qui, à leur tour, améliorent la qualité du sol et augmentent la diversité microbienne (Figure 53).

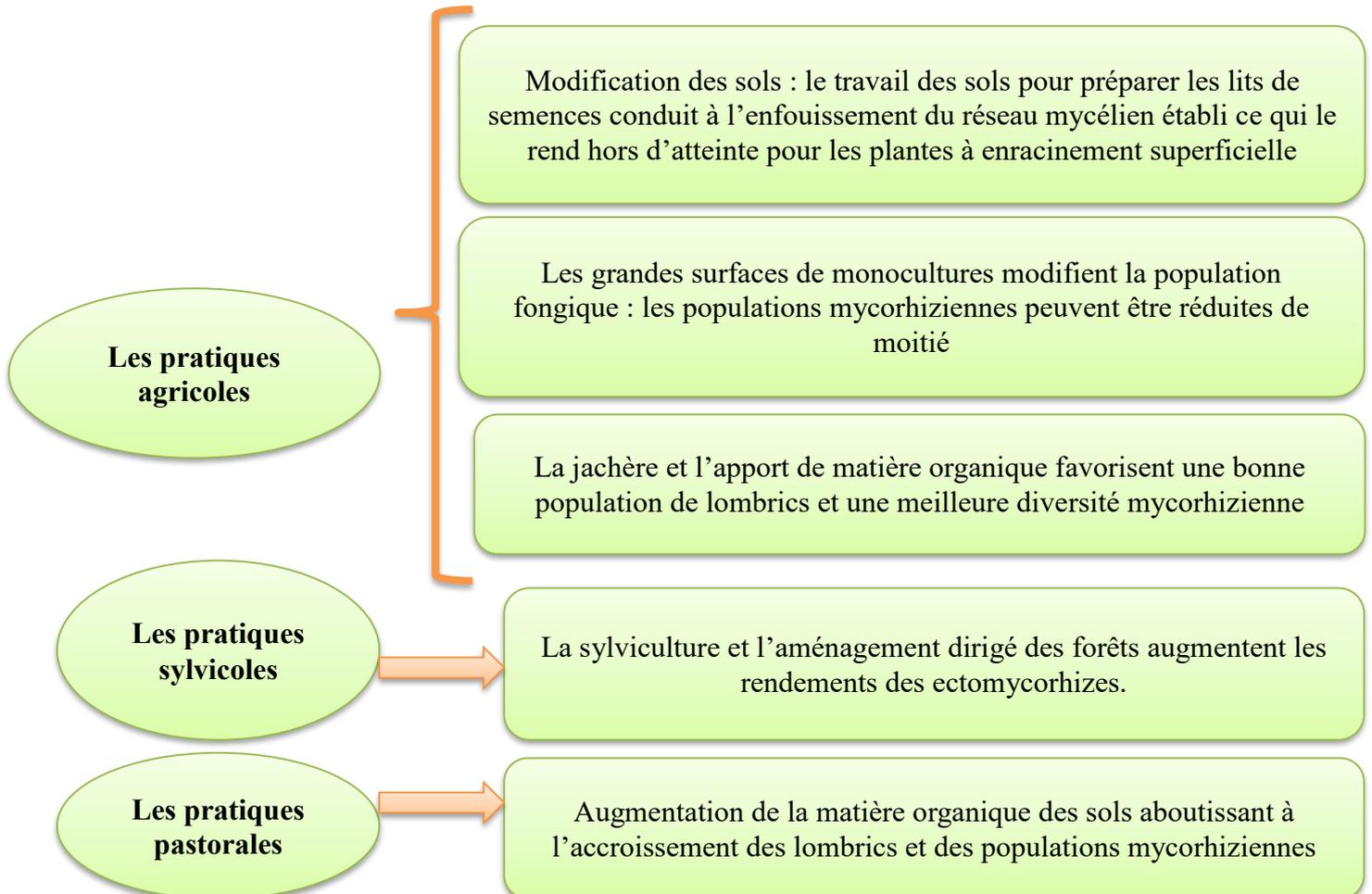


Figure 53 : Impact des facteurs agro-sylvo-pastoraux sur les symbioses racinaires (Conception de l'auteur).

Les sols en jachère favorisent un apport en matière organique et la diversité mycorhizienne qui s'en suit (Garbaye, 2013). La sylviculture et l'aménagement dirigé des forêts augmentent les rendements en champignons ectomycorhiziens dont plusieurs comestibles (Fortin et al., 2008).

4.2.2. Les biocides

Le terme biocides englobe toutes les catégories de produits chimiques ou biologiques utilisés pour combattre les insectes et les micro-organismes nuisibles aux cultures (fongicides, insecticides, herbicides). Ces produits, souvent considérés comme toxiques et nocifs à la santé humaine, s'avèrent habituellement spécifiques à certaines catégories d'organismes et protègent les espèces à cultiver (Figure 54).

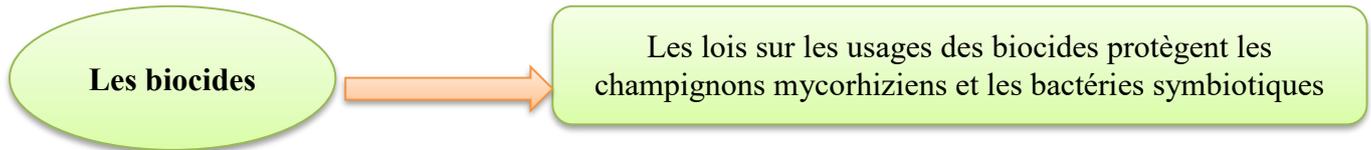


Figure 54 : Les biocides et leur utilisation (conception de l’auteur).

4.2.3. Introduction des espèces exotiques

L’introduction des espèces exotiques dans un environnement donné peut entraîner des conséquences néfastes sur son équilibre biologique. Chaque espèce végétale introduite apporte avec elle son cortège microbien spécifique et sa résistance aux parasites locaux, influençant ainsi l’écosystème d’origine et créant une compétition au niveau de la rhizosphère (Figure 55).

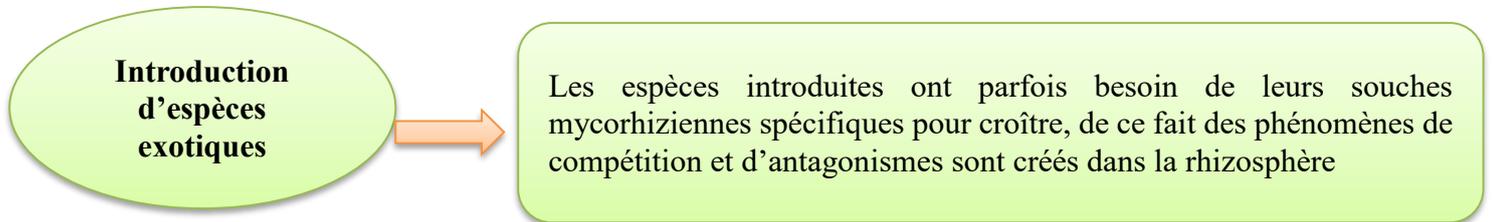


Figure 55 : Conséquences de l’introduction d’espèces exotiques (conception de l’auteur).

4.2.4. Impact des polluants sur les symbioses racinaires

L’exemple le plus étudié dans cette thématique d’impacts des polluants sur la symbiose racinaire est celui des CMA. En effet, la présence des hydrocarbures aromatiques polycyclique (HAP) dans le sol (Anthracène, Phenanthrène, pyrène, chrysène, benzo (a,h) anthracène, bidenzothiophène), des fongicides, (propiconazole, fenpropimorph, fenhexamide), des éléments à trace métalliques (cadmium, nickel, chrome : Cd, Ni, Cr), réduisent l’activité symbiotique en ralentissant et même en inhibant la formation d’arbuscules et de vésicules chez les champignons mycorhiziens arbusculaires (Meglouli, 2018) (Figure 56).



Figure 56 : Impact de la pollution sur les CMA (Conception de l'auteur).

4.3. Impacts des symbioses racinaires au niveau des écosystèmes :

Tous les types de symbiose réagissent spécifiquement aux conditions environnementales.

4.3.1. La symbiose mycorhizienne dans les écosystèmes :

La répartition géographique des différents types de symbiose mycorhizienne dépend de la végétation et les mycorhizes jouent un rôle important dans l'adaptation de cette végétation aux conditions locales. De plus, la diversité mycorhizienne fongique est influencée non seulement par le cortège floristique actuel mais également par sa composition antérieure. Des spores de CMA, par exemple, peuvent entrer en dormance et conserver leur potentiel de germination pendant plusieurs décennies pour être réactiver lorsque les conditions sont favorables à leur croissance et que des plantes compagnes s'installent.

- L'âge et la densité des peuplements forestiers peuvent influencer la distribution des champignons ectomycorhiziens.
- Les couverts arbustifs influencent également le développement et la fructification des ectomycorhizes. Ils limitent les pertes en eau et uniformisent la température des sols à la manière d'un parasol et équilibrent la distribution des nutriments dans le sol. Certaines espèces arbustives et herbacées limitent la répartition des champignons mycorhiziens par le biais de phénomène d'interférence et de compétition pour les nutriments du sol. Dans les forêts boréales, par exemple, où les nutriments sont rares, une espèce de *Kalmia* de la famille des Ericacées, interfère avec l'épinette noire pour son alimentation en minéraux en y modifiant le cycle des nutriments. De plus ses racines exsudent des tanins qui réduisent la disponibilité de l'azote dans le sol et inhibent l'activité des microorganismes. Très peu de macromycètes parviennent alors à cohabiter dans l'entourage du *Kalmia* (Fortin et al., 2008).

- La qualité physico-chimique des litières et du sol, le drainage et les dépôts de surface sont autant de facteurs qui peuvent influencer la diversité des espèces mycorhiziennes.

4.3.2. La symbiose rhizobienne dans les écosystèmes :

Comme tous les autres microorganismes symbiotiques, les bactéries rhizobiennes sont influencées par les facteurs environnementaux. Une disponibilité excessive en azote dans le sol inhibera l'élaboration de la symbiose. En effet, si l'azote est disponible dans le sol sous sa forme assimilable, la plante n'a plus besoin d'établir une symbiose pour en acquérir suffisamment pour sa croissance.

4.3.3. La symbiose actinorhizienne dans les écosystèmes :

Les facteurs abiotiques influencent directement la symbiose actinorhizienne. Il existe une corrélation positive entre le nombre de nodules élaborés par les espèces du genre *Alnus* et l'acidité du sol (Elo *et al*, 2000 ; Bissonnette, 2012). Le pourcentage d'humidité du sol s'avère également un facteur important pour cette symbiose. Plusieurs études démontrent que l'efficacité de la nodulation augmente en fonction du pourcentage d'humidité en respectant un seuil bien déterminé, puisqu'il a été démontré que la nodulation devient impossible dans des sols constamment inondés (Dawson, 2008). Il a aussi été observé que certaines souches de *Frankia* originaires de milieux humides peuvent noduler sur *A. glutinosa*, mais ne fixent pas l'azote atmosphérique sous ces conditions faibles en oxygène (Bissonnette, 2012). Ceci est dû au fait que *Frankia* est une bactérie microaérophile, donc qu'elle nécessite un apport en oxygène pour performer, et que les sols gorgés d'eau en sont dépourvus. De nombreuses études démontrent d'ailleurs que les sols riches en O₂ améliorent le taux de nodulation (Dawson, 2008 ; Bissonnette, 2012).

En contrepartie, il est bien connu que les sols riches en azote la nodulation (Martin *et al*, 2003 ; Gentili *et Huss-Danell*, 2003 ; Gentili *et al.*, 2006). Il semblerait que cette inhibition se déroule avant même la déformation des poils racinaires (Gentili *et Huss-Danell*, 2003). Au contraire, la limitation en phosphore est délétère à la production de nodules chez plusieurs espèces, dont *Alnus glutinosa* et *A. incana* (Gentili *et al*, 2006 ; Valdès, 2008; Chaia *et al.*, 2010). Fait intéressant, une concentration élevée en phosphore permet de compenser pour la présence d'azote et rétablit la production de nodules, mais ne restitue pas la faculté de fixer l'azote (Gentili *et Huss-Danell*, 2003). Chez les plantes actinorhiziennes en général, la réponse à un taux de salinité important est variable. Les plantes-hôtes possédant naturellement des niches

écologiques riches en sels sont très tolérantes au stress hydrique entraîné par une salinité élevée, de même que le sont leurs symbiotes (Chaia, 2010; Dawson, 2008). Il est à noter que la température, la luminosité et le cycle des saisons, la profondeur du sol et l'altitude du terrain, ainsi que l'étape de succession végétale sont également des facteurs qui modifient la capacité de nodulation chez les plantes actinorhiziennes (Dawson, 2008).

La pollution des sols par les métaux lourds semble avoir un effet sur la nodulation. Il s'avère que le nickel a un effet positif sur la nodulation tandis que l'aluminium, le manganèse et le cadmium réduisent le nombre de nodules (Bélanger et al., 2011).

Le premier avantage que *Frankia* retire de la symbiose est une protection physique. Puisque la bactérie croît à l'abri dans les cellules corticales du nodule, elle serait davantage épargnée par les fluctuations des conditions environnementales telles que sécheresse ou excès d'humidité. De plus, dans le nodule, *Frankia* est protégé des microorganismes compétiteurs et des antibiotiques qu'ils peuvent sécréter (Normand, 2006; Bissonnette, 2012). L'hôte offre également une barrière supplémentaire face à l'oxygène, qui peut dénaturer la nitrogénase (Huss-Danell, 1997).

4.4. Les microorganismes symbiotiques dans leur environnement :

Au-delà du mode de vie, les microorganismes symbiotiques interagissent avec leur environnement et y jouent de multiples rôles en lien avec leurs activités biochimiques, physiologiques et écologiques. Les cycles biogéochimiques de décomposition de la matière organique supportent toute la vie sur terre et l'activité du microbiome y est primordiale.

4.4.1. Les champignons mycorhiziens dans l'environnement :

Les champignons constituent 50% de l'ensemble des microorganismes du sol et les champignons mycorhiziens comptent pour 80% de celle-ci (Garbaye, 2013). L'observation d'une prairie, d'une forêt de feuillues, d'une forêt tropicale, d'une forêt de conifères ou d'une tourbière, ne permet pas de détecter la présence des mycorhizes, souterraines celles-ci sont difficilement détectables (Planchette, 1991). De nombreux travaux ont mis en évidence l'effet protecteur de ces symbiotes contre divers stress abiotiques, tels que la sécheresse, la salinité, la pollution, les températures extrêmes, le calcaire et l'acidité. Cette tolérance est le résultat de plusieurs phénomènes qui s'opèrent au niveau de la plante et qui modifient totalement ou partiellement sa physiologie.

4.4.1.1. Les modifications apportées par les champignons mycorhiziens arbusculaires au niveau des plantes hôtes :

Diverses modifications s'effectuent :

- Sous stress salin les CMA augmentent la capacité d'absorption de potassium par la plante et empêche la translocation du sodium vers les feuilles et s'avère bénéfique au maintien du rapport K^+/Na^+ et influence la balance ionique du cytoplasme ou l'efflux de sodium par les plantes (Bencherif, 2016).
- Une meilleure nutrition hydrique, liée à une conductivité hydraulique plus importante, une conductance au niveau des stomates et une transpiration plus importante accompagnée d'un ajustement osmotique (Mustafa et al., 2016).
- Une modification de l'architecture racinaire : la longueur, le nombre de racines latérales, le diamètre et la densité de branchement.
- Une régulation de la synthèse des polyamines. Ces molécules sont essentielles pour la croissance des plantes, mais jouent également un rôle dans la protection des plantes contre les stress abiotiques (sécheresse, salinité, températures extrêmes).
- Un ajustement osmotique, grâce notamment à une augmentation des contenus en glucose, fructose, saccharose et proline.
- Une augmentation d'activités enzymatiques anti-oxydantes (superoxyde dismutase, catalase, peroxydases), protégeant la plante contre le stress oxydant induit par divers stress (salinité, sécheresse, pollution).
- La production de glomaline, en plus de stabiliser le sol, la glomaline est capable d'immobiliser des métaux et de réduire ainsi le stress métallique chez les racines mycorhizées. De plus, des études ont montré une contribution positive de la glomaline dans la tolérance des plantes hôtes à la sécheresse et la salinité.
- L'induction de changements moléculaires. Par exemple, il a été révélé que chaque gène d'aquaporine (canaux d'eau) répond différemment à la colonisation et au stress imposé (sécheresse, froid ou salinité) (Lenoir, 2016).

4.4.1.2. Les CMA et les lipides des plantes et du sol :

Le mycélium intra-racinaire et extra-racinaire des CMA est particulièrement riche en lipides ce qui permet d'ailleurs de les désigner comme des champignons « oléagineux ». Peu ou pas de lipides sont détectés dans les arbuscules jeunes tandis qu'une plus forte quantité est observée dans les branches plus âgées des arbuscules ainsi que dans le mycélium intra-racinaire et dans les vésicules. Les lipides des CMA appartiennent à trois catégories : les stérols, les lipides neutres et les lipides polaires, la fraction des lipides neutres étant toujours prédominante sur celle des phospholipides (Calonne, 2012).

Les CMA se distinguent des autres champignons par la présence d'acides gras atypiques dans de nombreuses espèces de *Glomus*, *Gigaspora*, *Acaulospora*, *Entrophospora* et *Scutellospora* tels que les C16:1 ω 5, C18:1 ω 7, C18:1 ω 9 ainsi que des acides gras polyinsaturés. Le C16 :1 ω 5 est l'acide gras présent chez tous les CMA (Debiane, 2010).

Les stéroïdes végétaux pourraient jouer un rôle important dans de nombreux aspects de la symbiose mycorhizienne, incluant la pénétration hyphale dans la racine et la formation des arbuscules. En effet, les stérols pourraient intervenir en tant que « Myc factors » capables d'induire de nombreux gènes végétaux impliqués dans l'établissement de la symbiose. La colonisation racinaire affecte le profil stérolique des racines de manière quantitative et qualitative. Cette augmentation peut atteindre 35% et est attribuée à la synthèse de la membrane péri-arbusculaire dans les cellules contenant des arbuscules (Calonne, 2012).

4.4.2. La mise en place de la symbiose rhizobienne dans les écosystèmes :

Il a été précisé que le résultat morphologique de la symbiose rhizobienne est la création d'un nodule fonctionnel au niveau des racines des Fabacées. La nodosité ou nodule abrite les symbiotes bactériens et leur assure les conditions nécessaires à l'activité fixatrice d'azote et favorise les échanges nutritifs entre les partenaires (Diedhiou et al., 2022).

4.4.2.1. Action des *Rhizobiums* :

Les *Rhizobiums* sont des bactéries du sol. En l'absence d'hôte végétal, elles y vivent en populations relativement modestes. Comme il a été expliqué dans les chapitres précédents, la mise en place d'une symbiose implique un dialogue entre ces bactéries et la future plante hôte. Cette communication débute par l'échange de signaux chimiques entre les deux partenaires déterminant une chimiotaxie positive chez les rhizobiums. Ce phénomène permet également d'enrichir la population de rhizobiums dans le sol (Benabdoun, 2011). Cette liaison entre la

plante hôte et la bactérie génère la formation de nodules. Au sein du nodule, les *Rhizobia* se différencient en bactéroïdes capable de fixer l'azote grâce à une enzyme présente chez les bactéries : la nitrogénase. Cette enzyme bactérienne possède également la capacité de catalyser la réduction d'autres substrats, tel que l'acétylène qui va être transformé en éthylène. Cette caractéristique est mise à profit pour mesurer l'activité enzymatique de la nitrogénase par chromatographie en phase gazeuse.

Même si les bactéries sont présentes dans le sol, l'association symbiotique n'est pas obligatoire : elle est régulée par la plante, via des échanges de signaux entre ses parties aériennes et ses parties racinaires. Elle a lieu suite à la perception d'un signal de carence en azote provenant des parties aériennes (Jeudy et al., 2010). Lorsque la nodulation a lieu, le nombre de nodosités mis en place au sein du système racinaire de la Fabacée est proportionnel aux besoins en azote de la plante pour sa croissance. Les besoins en azote sont déterminés par la croissance de la partie aérienne.

Si un apport d'azote est apporté au cours de la culture, un effet sur les nodosités apparaît. Cet effet sur la structure des nodosités dépend de :

- La période d'exposition au nitrate ;
- des stades végétatifs de la floraison,

La présence de nitrate induit une diminution ou un arrêt de la croissance des nodosités, alors qu'au stade de remplissage des graines, elle entraîne une entrée en sénescence prématurée des nodosités. Une fois l'application de nitrate levée, la capacité de la plante à restaurer son appareil fixateur et son activité fixatrice dépendent du stade de développement. Chez le pois, une réversibilité de la fixation symbiotique est possible en début de cycle, jusqu'à la floraison, puis diminue au cours du cycle de la plante pour être nulle en fin de cycle.

4.4.2.2. Les étapes de fixation d'azote dans le cycle de la plante :

En culture pure, le prélèvement de l'azote par une culture de Fabacées se divise en trois étapes. Cette dynamique, quantifiée sur le pois, est transposable à toutes les légumineuses à graines.

(i) En début de cycle de culture, les besoins en azote nécessaires à la mise en place de la plantule sont assurés par la semence, l'autonomie étant proportionnelle à la taille de la graine.

(ii) A partir de la levée, l'absorption de nitrates provenant de l'azote minéral dans le sol prend le relais puis diminue au fur et à mesure de l'épuisement du nitrate disponible dans le sol. La fixation symbiotique démarre dès que les réserves de la graine et les reliquats azotés ne

permettent plus de subvenir aux besoins en azote pour la croissance, soit au bout d'environ 235 degrés-jours après le semis chez le pois. Les premières nodosités du pois sont visibles dès le stade 3-4 feuilles. Leur mise en place a lieu au détriment des racines. Les reliquats azotés du sol au semis favorisent le démarrage de la croissance permettant une disponibilité en nutriments carbonés et azotés suffisante au sein de la plante, pour une mise en place rapide des nodosités. Des niveaux d'azote minéral supérieurs à 50 kg. ha⁻¹ environ retardent la mise en place des nodosités chez le pois et limitent la fixation symbiotique. La fixation symbiotique augmente au cours de la phase végétative au fur et à mesure de la mise en place des nodosités, pour devenir majoritaire puis exclusive dès la fin de la phase végétative. La fabacée possède la capacité de basculer d'une voie à l'autre, en fonction de la disponibilité en azote minéral du sol et des besoins de la plante, sauf si le fonctionnement des nodosités a été longtemps inhibé (notamment par des stress environnementaux).

(iii) A partir du début du remplissage des graines, la fixation symbiotique décroît : cette baisse est interprétée comme une conséquence de la compétition pour les nutriments carbonés issus de la photosynthèse qui est exercée par les graines au cours de leur remplissage, aux dépens des nodosités (dont l'efficacité est aussi diminuée par leur vieillissement). En plus de ce facteur intrinsèque majeur, des facteurs environnementaux défavorables (par exemple des stress hydriques) peuvent contribuer à accélérer la diminution de la fixation symbiotique en fin de cycle.

4.4. La mise en place de la symbiose actinorhizienne (*Frankia*) dans les écosystèmes :

Les symbioses actinorhiziennes impliquent également la fixation d'azote et la différence d'avec les symbioses rhizobiennes est d'ordre écologique. La symbiose actinomyco-rhizienne s'installe dans des sols à fertilité azotée très réduite. Contrairement aux *Rhizobiums*, les *Frankia* peuvent fixer l'azote à l'air libre. Les lipides associés aux vésicules protégeraient vraisemblablement le complexe fixateur d'azote contre l'oxygène. La plante actinorhizienne secrète une gaine de matériel pariétal entourée d'une invagination de la membrane des cellules végétales et à la différence des nodules rhizobiennes cette gaine persiste dans les nodules actifs et ce pendant une grande partie de la vie de la plante.

4.5. Les symbioses racinaires sous une approche de développement durable.

Il a souvent été énoncé que la symbiose est l'un des principaux moteurs de l'évolution. Elle permet aux organismes de s'adapter à des habitats hostiles et de les coloniser, alors qu'ils n'auraient pu prospérer ou même survivre sous de telles conditions (Fortin et al., 2008).

La notion de développement durable implique l'utilisation des ressources existantes en léguant un héritage intact aux générations futures. Comment cette définition peut-elle s'appliquer aux symbioses racinaires, des phénomènes invisibles et très complexes de la vie terrestre ? L'établissement d'un sol, même dans les systèmes les plus primitifs, se traduit par une modification des équilibres naturels et par l'imposition d'un nouvel équilibre artificiellement maintenu. Une perturbation décelable à tous les niveaux depuis le paysage champêtre jusqu'à la microbiocénose (Davet, 1996).

À l'heure du développement durable, la gestion et la valorisation des services éco-systémiques rendus par les symbioses racinaires représentent un des enjeux majeurs pour l'optimisation qualitative et quantitative des productions végétales et pour la réhabilitation des sols dégradés. L'impact des symbioses sur l'écosystème dans une perspective de développement durable se manifeste par leur utilisation dans les différents aspects de la protection de l'environnement, contre la pollution des sols, comme fertilisants biologiques et agent de biocontrôle.

4.5.1. Utilisation dans la dépollution :

La dépollution des sols contaminés par les métaux lourds peut se faire par un processus naturel qui n'est autre que la rhizodégradation. Elle correspond à la dégradation des polluants organiques grâce à la stimulation de l'activité des micro-organismes localisés dans la rhizosphère. C'est le résultat direct des flavonoïdes et autres exsudats libérés par les racines qui vont stimuler l'activité biodégradante des microorganismes vis-à-vis les polluants organiques. Cette technique est complétée par la phytoremédiation, qui consiste à métaboliser certains polluants par les biais des plantes. Ces techniques peuvent être mises en œuvre sur des sols industriels ou agricoles, éventuellement multi-contaminés, et s'appliquent à divers contaminants organiques tels que les solvants chlorés, les HAP, les PCB et les pesticides (Meglouli, 2018). Comme toutes les autres techniques de phytoremédiation, la principale contrainte reste la possibilité d'établir un couvert végétal conséquent et donc que le sol à traiter présente une fertilité suffisante, c'est-à-dire une ressource en eau disponible, la présence d'éléments nutritifs, une bonne structure du sol et une faible phytotoxicité (Sterckeman et al., 2012). La plupart des travaux cités dans la littérature expliquent que les plantes stimulent la

dégradation des composés organochlorés via l'action des communautés microbiennes du sol (rhizodégradation) (Meglouli, 2018). La connaissance des processus métaboliques impliqués dans les métabolismes de rhizodégradation et de phytoremédiation sont encore limitées, même si des enzymes bien connus tels les peroxydases et les cytochromes sont probablement impliqués (Chroma et al., 2002). Wang et Oyaizu (2009) ont rapporté la capacité du trèfle (*Trifolium repens* L.) à dissiper le dibenzofurane (DF) après deux mois de culture en sol stérile. De plus, ces mêmes auteurs décrivent une dissipation plus importante du DF dans un sol non-stérile végétalisé avec le trèfle, reliant cette dissipation à la fois à une phytodégradation du polluant par la plante et à une phytostimulation par le trèfle des populations bactériennes à capacité dégradante (Meglouli, 2018).

Les sites des grands projets de construction sont une véritable source de produits chimiques absorbés par le sol. Certains sont toxiques, d'autre moins. Les microorganismes du sol souffrent de cette accumulation de produits qui modifient les relations d'équilibre entre les différents composants du microbiome (Figure 57). Des études récentes se sont intéressées à l'introduction d'espèces végétales près-inoculés par les microorganismes symbiotiques afin de réhabiliter les sites affectés par la pollution engendrée par de grands travaux (usines, mines abandonnées, sites de réserves de chantiers routiers, etc.) (Meglouli, 2018). Cette inoculation principalement avec les CMA a donné des résultats prometteurs qui méritent d'être exploiter à grandes échelle (Lenoir et al., 2016 ; Meglouli, 2018).

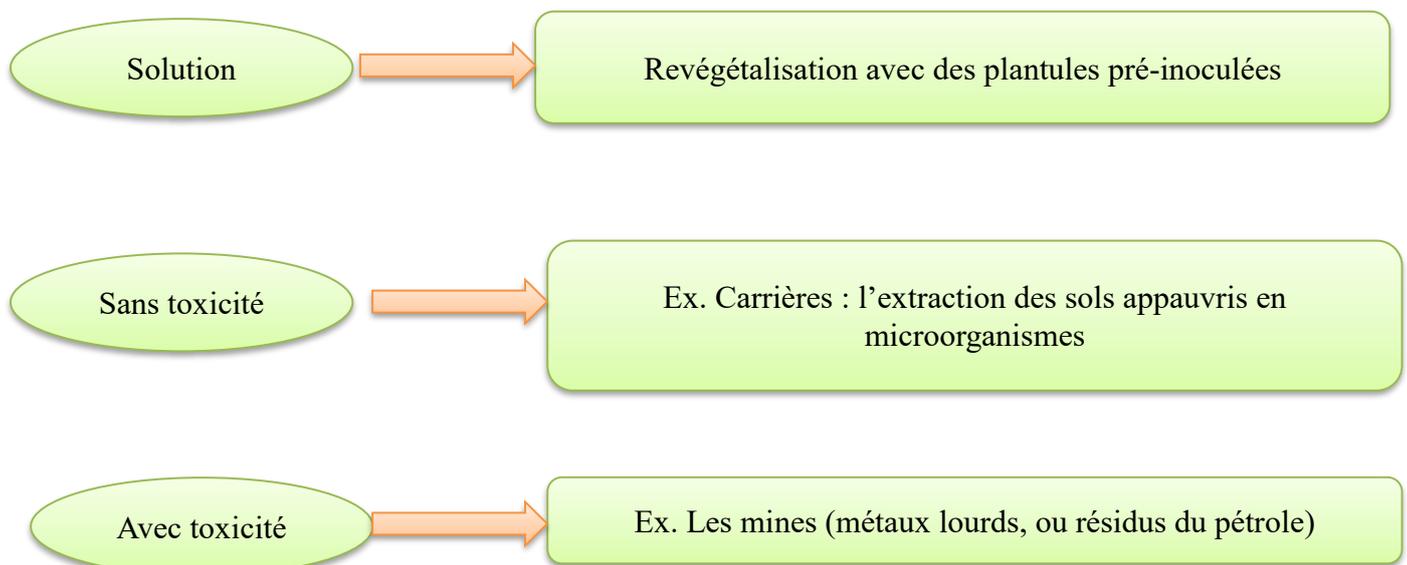


Figure 57 : Principe de la réhabilitation des sites de grands travaux (Conception de l'auteur).

4.5.2. Utilisation entant que biofertilisants :

Il devient de plus en plus évident que l'acquisition et l'utilisation efficaces des nutriments par les cultures sont contrôlées par les microbiomes associés aux racines. Une gestion efficace de ce système est essentielle pour améliorer les rendements des cultures, tout en réduisant l'empreinte environnementale de la production agricole. Endophytes et micro-organismes rhizosphériques peuvent directement favoriser la croissance des cultures, en augmentant le rendement des cultures par unité d'éléments nutritifs du sol. Une variété de symbiotes, notamment les CMA, les bactéries fixatrices d'azote et les micro-organismes solubilisant le phosphate et le potassium sont entrés dans l'ère des applications à grande échelle notamment en agriculture, en horticulture et en foresterie (Basiru et al., 2021). Selon Berruti et al. (2015), l'inoculation par les CMA peut offrir d'immenses avantages en réduisant les coûts de production et en accélérant la récupération des terres infertiles. Il a été observé que les produits à base de mycorhizes sont plus rentables que les engrais conventionnels, en particulier dans les régions où l'épuisement du phosphore dans les sols constitue un grave problème de nutrition des plantes, elle en découle une demande accrue de production d'inoculants commerciaux à grande échelle. Par exemple en Inde, les inoculants commerciaux à base de mycorhizes sont largement utilisés dans la production de riz pour contrecarrer les effets de faibles niveaux de phosphore dans le sol, combiné à la hausse du coût des engrais phosphatés de synthèse.

En effet, le rôle majeur des CMA réside dans l'amélioration des nutriments hydrique et minérale de la plante grâce au transfert de l'eau et des éléments minéraux, en particulier le phosphore et l'azote, du CMA vers la plante hôte. Il en résulte une amélioration de la croissance des plantes mycorhizées. En effet, l'élongation des hyphes extra-racinaires augmente la surface de contact entre les minéraux du sol et la racine. De plus, ils peuvent explorer des zones non accessibles pour les plantes non mycorhizées pour y prélever l'eau et les nutriments et les transférer à la plante hôte (Lounès Hadj-Sahraoui, 2013). Cependant, l'efficacité des inoculants est affectée par les différentes conditions de terrain telles que la compatibilité avec diverses caractéristiques du sol, les différentes espèces de cultures, les communautés microbiennes indigènes et les facteurs environnementaux, ainsi que les pratiques de gestion de la fertilité des sols cultivés et celles des sols naturels (Adholeya et al., 2005 ; Verbruggen et al., 2013).

3.1.1. Les symbiotes racinaires en tant qu'agent de biocontrôle (biopesticide) :

a. Les CMA agents phytoprotecteurs :

L'atténuation des dommages causés par certains agents phytopathogènes (champignons, oomycètes, bactéries ou nématodes) a été démontrée dans de nombreux travaux chez certaines racines de plantes mycorhizées par rapport aux non mycorhizées. La majorité des études décrites dans la littérature concernent des infections racinaires impliquant des organismes des genres : *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Phytophthora*, *Verticillium* (Mustafa et al., 2016).

Cette protection apportée par la colonisation mycorhizienne arbusculaire résulterait de 5 mécanismes d'action :

1-La stimulation de la croissance de la plante par une meilleure nutrition et la compensation par la symbiose des dommages causés par l'agent phytopathogène.

2-La compétition directe ou indirecte entre les CMA et les organismes phytopathogènes, liées à la disponibilité des nutriments et des sites d'infection sur la racine. Il a été prouvé que *Rhizophagus irregularis* (souche commercialisée de CMA) amenuise la croissance d'une souche virulente de *Fusarium sambicinum* un pathogène de la pomme de terre, et induit chez celui-ci la répression de l'expression de gènes de synthèse de mycotoxine.

La transformation morphologique et architecturale de la racine qui pourrait altérer la dynamique infectieuse du pathogène.

- La modification du microbiome du sol et de l'augmentation du taux de matière organique dans les sols. Ces changements peuvent mener à la stimulation de la production de composés par la microflore avec une activité antagoniste vers certains pathogènes racinaires.
- L'induction ou la suppression de certains mécanismes de défense des plantes, au niveau moléculaire et enzymatique.
- Il y aurait aussi l'émission de signaux par la plante qui incite le pathogène à se développer prématurément, à distance de celle-ci et à s'épuiser avant d'atteindre les racines.

4.5.4. Les effets durables des symbioses racinaires :

4.5.4.1. La symbiose mycorhizienne :

Les différents rôles joués par la symbiose mycorhizienne dans l'amélioration de la qualité de vie des plantes engendrent des impacts positifs sur l'environnement. L'utilisation de ces microorganismes en agriculture et en foresterie offre divers avantages (Figure 58) dont la dépollution des sols contaminés, le contrôle biologique de pathogènes et la fertilisation biologique des sols. L'utilisation de ces symbiotes contribue directement à la qualité des écosystèmes et s'insère dans une perspective de développement durable.

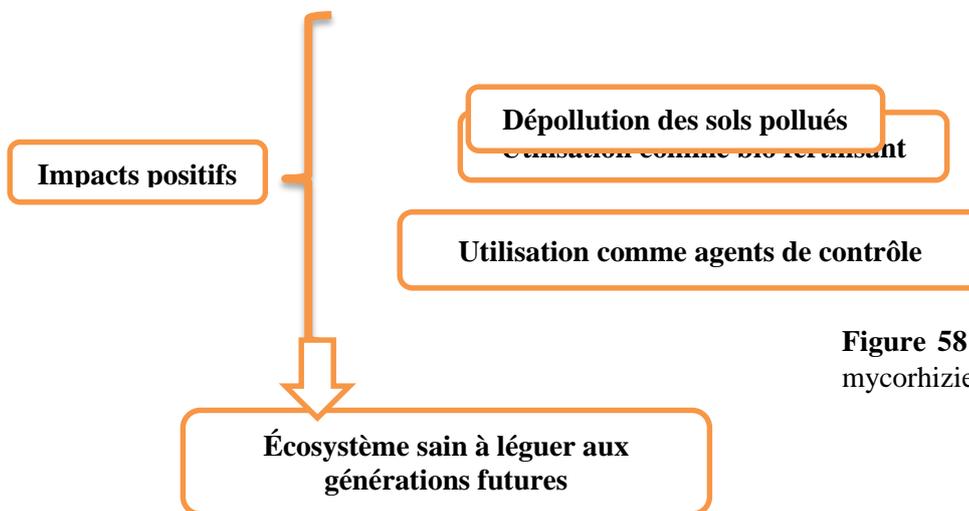


Figure 58 : Impacts positifs de la symbiose mycorhizienne.

4.5.4.2. Symbiose rhizobienne :

a. Impacts positifs : les impacts positifs de la symbiose rhizobienne sont liés à la fixation de l'azote atmosphérique par les bactéries et à l'utilisation des Fabacées dans les systèmes de rotation qui permettent d'enrichir naturellement le sol en azote. Selon la nomenclature du « *Millenium Ecosystem Assessment* » (2005), on distingue trois types de services écosystémiques spécifiquement liés à la fixation symbiotique et aux flux d'azote associés :

- (i) Un service d'approvisionnement, lié à la production de graines et de fourrages riches en protéines pour l'alimentation humaine et animale,
- (ii) Un service de soutien lié à la fourniture d'azote symbiotique au système de culture, du fait d'une part de l'absence de fertilisation azotée sur les cultures de

légumineuses, et d'autre part d'une amélioration de la fertilité azotée du sol pour la culture suivante,

- (iii) Un service de régulation, lié à la réduction des émissions de gazes à effet de serre et à la consommation réduite en énergie fossile induites par les économies en intrants azotés réalisées à l'échelle du système de culture, pouvant de ce fait contribuer à l'atténuation du changement climatique.

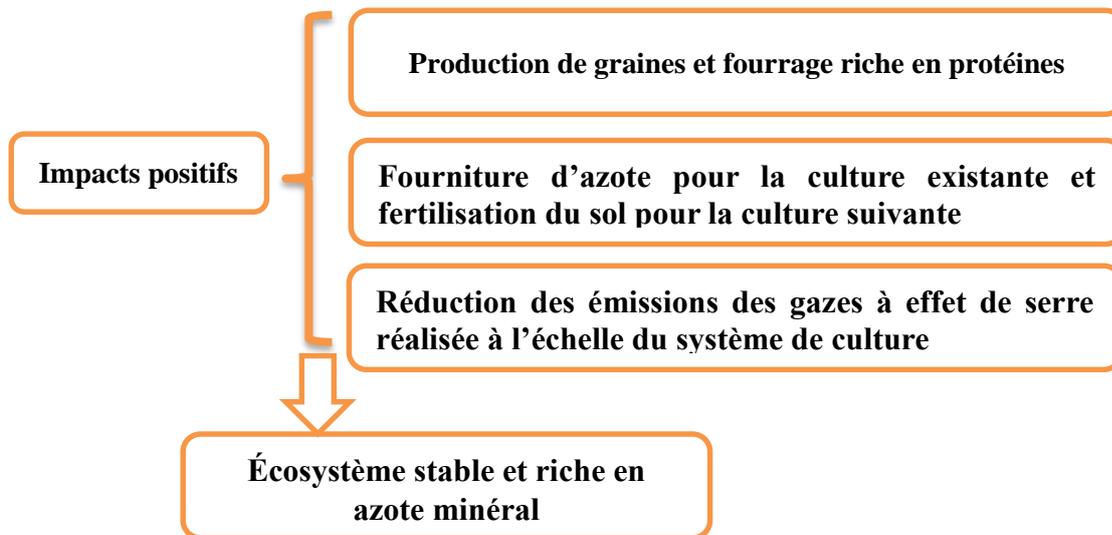


Figure 59 : Impacts positifs de la symbiose rhizobienne sur l'environnement.

b. Impacts négatifs : Les fabacées peuvent également contribuer aux impacts négatifs qui accompagnent les systèmes de production agricole, via l'augmentation du risque de lixiviation de l'azote issu des résidus de culture, et l'accroissement de certains problèmes biotiques dû à leur faible compétitivité vis-à-vis des adventices et à leur forte sensibilité aux maladies. Il faut tenir compte de ces services dans une évaluation globale de l'intérêt des fabacées dans les systèmes de culture. Mais ces risques sont gérables, notamment en adaptant la conduite des cultures choisies et plantées après les fabacées.

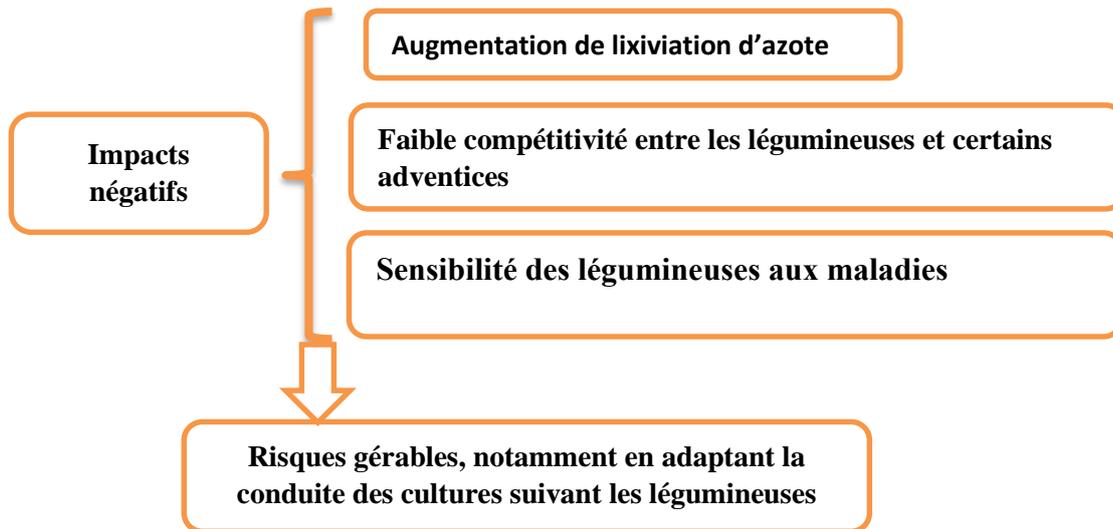


Figure 60 : Impacts négatifs de la symbiose rhizobienne sur l'environnement.

4.5.4.3. Symbiose actinorhizienne :

Les plantes actinorhiziennes sont des végétaux très résistants, qui colonisent souvent des écosystèmes hostiles tels des dunes, des sols érodés ou des sols contaminés. Ces milieux, souvent pauvres en azote, profitent de l'établissement de la symbiose avec les actinomycètes par un enrichissement direct en azote (Bissonnette, 2012).

Les plantes actinorhiziennes sont des plantes pionnières, transformatrices de la roche mère en sol véritable. Leur association symbiotique assure à la fois une meilleure assimilation du phosphate, protègent les racines contre certains pathogènes et contribue à une meilleure résistance à la sécheresse.

L'approvisionnement en composés carbonés et en énergie pour soutenir la fixation d'azote constitue la plus grande contribution de la plante envers *Frankia* (Wall, 2000). Il faut se rappeler que la fixation d'azote est un processus coûteux en énergie. Pour chaque molécule de N_2 transformée et deux molécules d'ammoniaque produites, de 20 à 30 molécules d'ATP sont consommées (Bissonnette, 2012).

La symbiose actinorhizienne permet aux espèces végétales de coloniser des habitats divers dont plusieurs sont hostiles pour la plupart des autres végétaux : toundra, masses de gravier, sols mis à nu après le retrait d'un glacier, dépôts d'éruption volcanique (Roy et al., 2007; Dawson et al., 2008). Enfin, un autre bénéfice considérable de l'association de cette symbiose est

l'amélioration de la résistance des aulnes aux agents pathogènes (Wall, 2000 ; Bissonnette, 2012).

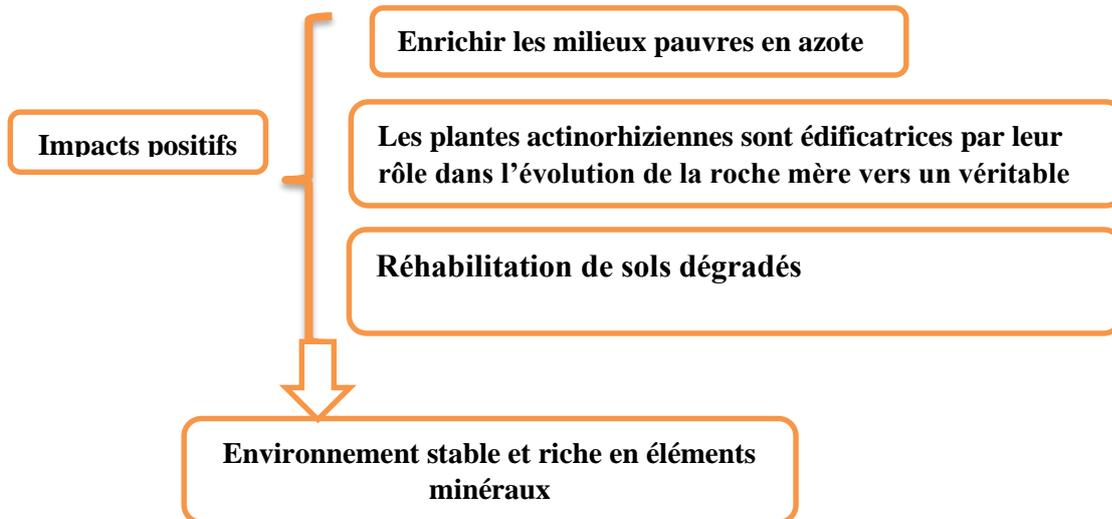


Figure 61: Impacts positifs de la symbiose actinorhizienne sur l'environnement.

Dans une perspective de développement durable, cette symbiose améliore la qualité des sols. Tout d'abord, ils améliorent la structure et la stabilité des sols (Knowlton et Dawson, 1983), et participent à l'apport en azote des écosystèmes, environ 25 % de la fixation d'azote planétaire proviendrait des plantes actinorhiziennes (Dawson, 2008). Ainsi chez l'aulne, espèce caduque, environ 45 % de l'azote fixé dans le cadre de la symbiose retournent à l'écosystème par le biais de la chute des feuilles (Huss-Danell, 1997). De plus, une fois décomposées, les feuilles enrichissent le sol en matière organique (Huss-Danell et Lundmark, 1988). Cette abondante chute de feuilles riches en azote explique en grande partie pourquoi les aulnes font d'excellentes plantes compagnes car ils aux plantes subséquentes des conditions de croissance optimisées (Paschke et al., 1989). L'aulne, résistant à plusieurs champignons pathogènes, limiterait même la propagation de ceux-ci dans les plantations de conifères intercalées (Schwencke et Carú, 2001).

Conclusion

Nous avons analysé dans cet ouvrage la fascinante relation à bénéfice réciproque entre les plantes supérieures et leurs partenaires rhizosphériques. Nous avons vu au début qu'il existe un consortium très solide entre la plante d'une part, le sol et les microorganismes d'autre part. Nous avons constaté que les microorganismes rhizosphériques exercent une influence considérable sur les plantes supérieures et leur développement. Dans ce domaine mystérieux et invisible nous avons découvert la magie de la relation symbiotique établie avec les trois principaux types de symbiotes des plantes supérieures, soient les champignons mycorhiziens, les bactéries rhizobiennes et les actinomycètes. Ces symbioses se sont montrées essentielles à la survie pour leurs hôtes que ce soit de façon directe, pour l'alimentation, ou de façon indirecte, dans la lutte contre les différents stress biotiques et abiotiques. Malgré le fait que la science n'ait montré que récemment son intérêt envers les microorganismes symbiotiques, leur existence dans la vie des plantes est ancestrale.

De plus, l'utilisation de ces symbiotes comme fertilisants est un sujet de sensibilisation perpétuelle auprès des agriculteurs. Les adeptes de l'agroécologie œuvrent pour aboutir à une agriculture écologique. Dans ce même contexte, certains microorganismes symbiotiques se sont révélés efficaces en tant que biopesticides, où pour réduire les effets néfastes des parasites. Les améliorations apportées par ces additifs biologiques sont parfois lentes à apparaître mais dès qu'elles se manifestent, elles sont durables dans le temps.

L'exploitation de ces symbioses s'inscrit parfaitement dans le mouvement d'agriculture durable en vue d'une exploitation intelligente des terres cultivées et des ressources agricoles. Elle se base sur la richesse naturelle des sols et vise à limiter l'ajout d'intrants chimiques souvent exagérée qui peuvent bouleverser l'équilibre éco-biologique des sols. En effet, lorsqu'une population de *Rhizobium* est bien installée dans un sol elle parvient à maintenir cet équilibre. Dans le but d'atteindre cet équilibre et d'éviter toute perturbation excessive il est important de connaître la composition originale en microorganismes symbiotiques des sols à exploiter (agricoles, forestiers, ou autres) et d'en tester l'efficacité sur les cultures anticipées. Cela permet de sélectionner les souches les plus efficaces et les plus compatibles pour soutenir les rendements des cultures, maintenir l'équilibre naturel du sol, sans entraîner de perturbations écologiques. Cette technologie environnementale, permet de mettre en place des systèmes écologiques qui s'entretiennent par eux-mêmes et qui réduit au minimum le recours à des intrants chimiques.

Dans l'état actuel de la planète, la sonnette d'alarme est déclenchée en matière d'épuisement des sols et de diminution considérable des ressources naturelles, il est impératif que les entreprises de fertilisants et d'intrants envisagent sérieusement un virage vers la production à grande échelle d'inoculants biologiques. À moyen et long terme cette manière de pratiquer l'agriculture deviendra la norme et les intervenants gagneront à la fois l'intérêt des producteurs et maintiendront la rentabilité de leur entreprise. À court terme, investir dans ce domaine est un choix plus écologique qu'économique, et les recherches appliquées poursuivies dans le domaine de l'éco-biologie des sols dépendent principalement des financements publics reçus et très peu du secteur privé. Pour assurer une durabilité des systèmes agro-sylvo-pastoraux, il devient primordial d'investir dans ce volet de recherche et d'économie. Le maintien des ressources alimentaires dépend de ce virage « vert » et tous les acteurs doivent être mobilisés afin d'aboutir au maintien ou à la régénération microbienne des sols ce qui assurera un équilibre agroalimentaire pour les futures générations.

Références bibliographiques :

Abdelatef, A.A.H., Miransari, M. 2014. The Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Alleviation of Salt Stress. In M. Miransari (Eds.) Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses, New York, 23-38.

Aibeche, C. 2008. Caractéristiques écologiques et mycologiques d'une espèce de terfèze du littoral ouest algérien. Essai de mycorhization contrôlée avec sa plante hôte naturelle *Helianthemum guttatum*. Mémoire de magistère. Université Essania Oran. 86p.

Al-Oudat, M. and Qadir, M. 2011. The halophytic flora of Syria. International Center for Agricultural Research in the Dry Areas, Aleppo, Syria. Viii. 186pp.

Alqarawi AA, Abd Allah EF, Hashem A. 2014. Alleviation of salt-induced adverse impact via mycorrhizal fungi in *Ephedra aphylla* Forssk. Journal of Plant Interaction. 9: 802–810.

APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Botanical Journal of the Linnean Society. 161: 128–131.

Augé, RM. 2001. Water relation, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. Mycorrhiza, 11: 3-42.

Azib. S., Idder, A., Attab, S., Bensalem, S., Djeroudi. O. 2022. Antagonistic activity of *Sinorhizobium meliloti* strains against pathogenic fungi isolated from alfalfa in Algerian Sahara. International Journal of Biosciences. 20 (2): 247-254. <http://www.innspub.net> 2022.

Bâ, A.M., Balaji, B. & Piché, Y. 1994. Effect of time of inoculation on in vitro ectomycorrhizal colonization and nodule initiation in *Acacia holosericea* seedlings. Mycorrhiza. 4: 109-119.

Badda, N., Aggarwal, A., Kadian, N., Sharma, N. 2014. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and different salinity levels on growth enhancement and nutrient uptake of *Gossypium arboreum* L. KAVAKA. 43: 14-21.

Baker, D.D. and Schwintzer, C.R. 1990. Introduction. In: The Biology of *Frankia* and Actinorhizal Plants. C.R. Schwintzer and J.D. Tjepkema, eds. Academic Press. New York, pp. 1-13.

Basiru, S., Mwanza, H.P., Hijri, M. 2021. Analysis of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Inoculant Benchmarks. Microorganisms. 9, 81. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9010081>.

Bearden, B. N., Petersen, L. 2000. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on soil structure and aggregate stability of vertisols. Plant and Soil. 218: 173–183.

Benabdoun, F. M., Nambiar-Veetil, M., Imanishi, L., Svistoonoff, S., Ykhlef, N., Gherbi. H. Franche, C. 2011. Composite Actinorhizal plants with transgenic roots for the study of symbiotic associations with *Frankia*. Journal of Botany. 4: 1-8.

Benabdoun, H. Gherbi, A.Djekoun, D. Bogusz, C. Franche, N. Ykhle, F, 2012. Fixation biologique de l'azote : la symbiose actinorhizienne : *Casuarina-Frankia*. Sciences& Technologie C. 35,15-19.

Bencherif, K., Dalpè, Y., Lounés Hadj Sahraoui, A. 2019. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate soil salinity stress. Siol Biology. Springer.

- Ben-Davides, E., Zaady, E., Sher, Y., Nejjadat, A. 2011. Assessment of the spatial distribution of soil microbial communities in patchy arid and semi-arid landscapes of the Negev Desert using combined PLFA and DGGE analyse. *FEMS Microbiol Ecology*. 76: 492–503.
- Benedetto, A., Magurno, F., Bonfante, P., Lanfranco, L., 2005. Expression profiles of a phosphate transporter gene (GmosPT) from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza*. 15 : 620-627.
- BenRajeb, K., Abdelly, C., Savouré, A., 2012. La proline un acide aminé multifonctionnel impliqué dans l'adaptation des plantes aux contraintes environnementale. *Biologie aujourd'hui*. 206 : 291-299.
- Béreau, M., Louisanna, E., de Grandcourt, A., Garbaye, J. 2003. Symbiose mycorhizienne et nutrition minérale. In. Description et dynamique des milieux forestiers. *Revue forestière française*. - numéro spécial. 55 (sp): 74-83.
- Bergey's, D. H., Noel R. Krieg, John G. Holt. 1984. *Bergey's manual of systematic bacteriology*. Edition: View all formats and editions; Publisher: Williams & Wilkins, Baltimore, MD.
- Berruti, A.; Lumini, E.; Balestrini, R.; Bianciotto, V. 2015. Arbuscular Mycorrhizal Fungi as Natural Biofertilizers: Let's Benefit from Past Successes. *Frontiers in microbiology*. 6 : 1559.
- Bertrand JC, Caumette P, Lebaron P, Matheron, R, Normand, P. 2012. *Ecologie Microbienne: Microbiologie des milieux naturels et anthropisés*. Presses universitaires de Pau et des Pays de l'Adour.
- Bissonnette D., 2012. Étude de la symbiose actinorhizienne chez l'aulne rugueux et l'aulne crispé colonisant les sites perturbés par l'industrie pétrolière albertaine. *Maîtrise ès sciences (M.Sc.)*. Université de Sherbrooke.
- Bogusz D, Franche C, Gherbi H, Diouf D, Gobé C, Auguy F, Ahée J, Duhoux E. 1996. La symbiose *Casuarina-Frankia*: approche moléculaire du rôle de la plante-hôte. *Acta botanica Gallica*. 143: 621-635.
- Bonfante, P., Genre, A., 2010. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interaction in mycorrhizal symbiosis *Nature communication*. 1, 48. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>.
- Bowen, G., 1987. The biology and physiology of infection and its development, In, Safir, G.R (Eds), *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. Boca Raton, Fla. 27-57.
- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B. Malajczuk, N. 1996. *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. ACIAR Monograph 32. Canberra, Australia. Australian Center for International Agricultural Research. 374 p.
- Buée.M, M Rossignol, A Jauneau, R Ranjeva, G Bécard. 2000. The pre-symbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates. *Molecular Plant Microbe Interactation*. 13(6): 693-8. doi: 10.1094/MPMI.2000.13.6.693.
- Callot, G; Champayou, H., Maertens, C., Salsac, L. 1983. *Mieux comprendre les interactions sol-racine. Incidence sur la nutrition minérale*. Edt. INRA. Paris.
- Calonne. M. 2012. Impact des hydrocarbures aromatiques polycycliques sur le métabolisme lipidique et le transport du phosphore chez le champignon mycorrhizien à arbuscules *Rhizophagus irregularis*. Thèse de Docteur de l'université. ULCO.

- Carpenter-Boggs, L., Kennedy, A.C. & Reganold, J.P. 2000. Organic and biodynamic management: effects on soil biology. *Soil Science Society of America Journal*. 64: 1651-1659.
- Carú M., Becerra A., Sepúlveda D., Cabello A. 2000. Isolation of infective and effective *Frankia* strains from root nodules of *Alnus acuminata* (Betulaceae). *World of Journal Microbiology and Biotechnology*. 13: 219–224.
- Chafi, M. E.H., Bensoltane, A., Fortaz, Z. 2004. Bioclimatic survey of the terfez zone of the South west of Algeria and an essay of the inoculation of *Pinus halepensis* Mill with *Tirmania pinoyi*. *Egyptian journal of sciences* 19 (3): 88-100.
- Chaia EE, Wall LG, Huss-Danell K. 2010. Life in soil by the actinorhizal root nodule endophyte *Frankia*. A review. *Symbiosis*. 51:201–226.
- Chater KF. 1993. Genetics of Differentiation in *Streptomyces*. *Annual Review of Microbiology*. 47: 685– 711.
- Chiffot, V. 2008. Étude moléculaire des champignons mycorhiziens arbusculaires dans un système agrosylvicole. Mémoire de maîtrise (MSc) Université Laval Québec.
- Chroma. L, Mackova M, Kucerova P, In Derwiesche C, Burkhard J, Macek T 2002. Enzymes in plant metabolism of PCBs and PAHs. *Acta Biotechnologica*. 22: 35–41.
- Czarnes, S., P. D. Hallett, A. G. Bengough, I. M. Young. 2000. Root- and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. *European journal of soil sciences*. 51(3): 465-443. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2000.00327.x>.
- Dagar, J.C., Tomar, O.S. 2002. Utilization of salt affected soils and poor quality waters for sustainable bio-saline agriculture in arid and semi- arid regions of India 12th ISCO conference. Beijing.
- Davet, P. 1996. Vie microbienne du sol et production végétale. INRA edition. 383p.
- Dawson, J.O. 1990. Interactions among actinorhizal and associated plant species. In: *The Biology of Frankia and Actinorhizal Plants*. C.R. Schwintzer and J.D. Tjepkema, eds. Academic Press, New York. 299-316.
- Dawson, J. 2008. Ecology of actinorhizal plants. In *Nitrogen-fixing actinorhizal symbioses*, In : K. Pawlowski and W. E. Newton, eds. (Springer Netherlands).199-234.
- Debiane, D. 2010. Mécanismes impliqués dans la protection des plantes par la mycorhization arbusculaire contre le stress oxydant induit par les hydrocarbures aromatiques polycycliques : Utilisation d'un modèle in vitro : racines de chicorée/*Glomus irregulare*. Thèse de Docteur de l'université. ULCO.
- Diagne, N., Diouf, D., Svistoonoff, S., Kane, A., Noba, K., Franche, C., et al. (2013). *Casuarina* in Africa: distribution, role and importance of arbuscular mycorrhizal, ectomycorrhizal fungi and *Frankia* on plant development. *Journal of Environment Management*. 128 : 204–209. doi: 10.1016/j.jenvman.2013.05.009.
- Diedhiou. I., A. G., Diouf. D. 2022. Les symbioses fixatrices d'azote : types et régulateurs transcriptionnels de la nodulation. *Journal of Biology and Chemistry Sciences*. 16(2): 695-712.
- Diez, J. Monjon, J. L., Martin. F. 2002. Molecular phylogeny of the mycorrhizal desert truffle (*Terfezia* and *Tirmania*). Host specificity and edaphic tolerance. *Mycologia*. 94 (2): 247-259.

- Djighaly P.I, Ngom, D, Diagne, N, Fall, D, Ngom, M., Diouf, D., Hocher, V, Laplaze, L, Champion, A., M. Farrant, J, Svistoonof, S. 2020. Effect of *Casuarina* Plantations Inoculated with Arbuscular Mycorrhizal Fungi and *Frankia* on the Diversity of Herbaceous Vegetation in Saline Environments in Senegal. *Diversity*. 12, 293; doi:10.3390/d12080293.
- Dodelin, B., Selosse, M.A. 2011. Orchidées et champignons : une porte vers les réseaux mycorrhiziens. *Bulletin mycologique et botanique Dauphiné-Savoie* 202, 75-83.
- Duponnois, R., Sanon, A., Hafidi, M., Ndoeye, Bâ A. M. 2013. Généralités sur la symbiose mycorrhizienne. IRD Editions. Institut de Recherche pour le Développement.
- Emamverdian A, Ding Y, Mokhberdoran F, Xie Y. 2015. Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response. *Scientific World Journal*. doi: 10.1155/2015/756120.
- Estrada, B., Aroca, R., Maathuis, F.J.M., Barea, J.M., Ruiz-lozano, J.M. 2013. Arbuscular mycorrhizal fungi native from a Mediterranean saline area enhance maize tolerance to salinity through improved ion homeostasis. *Plant, Cell and Environment*. 36: 1771–1782.
- Fan, L., Dalpé, Y., Fang, C., Dubé, C., Khanizadeh, S. 2011. Influence of arbuscular mycorrhizae on biomass and root morphology of selected strawberry cultivars under salt stress. *Botany*. 89: 397-403.
- Faucher C, Maillet F, Vasse J, Rosenberg C, van Brussel AA, Truchet G, Dénarié J. 1988. *Rhizobium meliloti* host range nodH gene determines production of an alfalfa-specific extracellular signal. *Journal of Bacteriology*. 170(12): 5489-99. doi: 10.1128/jb.170.12.5489-5499.
- Feng, G., Zhang, F.S., Li, X.L., Tian, C.Y., Tang, C., Rengel, Z. 2002. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza*. 12: 185–190.
- Fleming A. 1., J.B. Wittenberg, B.A. Wittenberg, Dudman, W.F. Appleby, C. A. 1987. The purification, characterization and ligand-binding kinetics of hemoglobins from root nodules of the non-leguminous *Casuarina glauca* – *Frankia* symbiosis. *Biochemistry and Biophysics Acta*. 911: 209-220.
- Fortas, Z. 1990. Etude de trois espèces de Terfez : Caractères cytologiques et culturels de mycelium isolé et associé à *Helianthemum guttatum*. Thèse de Doctorat d'état. Université Essania. Oran. 166p.
- Fortin, J.A., Plenchette, C., Piché, Y. 2008. Les mycorhizes : La nouvelle révolution verte. *Multi mondes-Quae* (Eds) 163p.
- Franche, C., Lindstrom, K., Elmerich, C. 2009. Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. *Plant and Soil* 321, 35-59.
- Gage, D.G. 2004. Infections and invasion of roots by symbiotic nitrogen-fixing bacteria during nodulation of temperate legumes. *Microbiology and molecular biology review*. 68 (2): 280-300.
- Garbaye, J. Churin. J. L. 1996. Effect of ectomycorrhizal inoculation at planting on growth and foliage quality of *Tilia tomentosa*. *Journal of Arboriculture*. 22(1): 29-34.
- Garbaye J. 1991. Biological interactions in the rhizosphere. *Experientia*, 47 : 370-375.
- Garbaye, J. 2013. La symbiose mycorrhizienne. Une association entre les plantes et les champignons. *Quae* (Eds), 280 p.

Gaude, N., Nakamura, Y., Scheible, W.R., Ohta, H., Dormann, P. 2008. Phospholipase C5 (NPC5) is involved in galactolipid accumulation during phosphate limitation in leaves of *Arabidopsis*. *The plant Journal*. 56: 28-39.

Genre A., Chabaud, M., Faccio, A., Barker, D.G., Bonfante, P. 2008. Prepenetration apparatus assembly precedes and predicts the colonization patterns of arbuscular mycorrhizal fungi within the root cortex of both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*. *The plant cell*. 20: 1407-1420.

Genre, A. 2012. Signaling and the re-structuring of plant cell architecture in AM symbiosis. In: Perotto, S, Baluska, F., (Eds). *Signaling and communication in plant symbiosis*. 10, Springer.

Gevry, M. F., Dalpé. 2012. Les modes de vie. In. *L'univers des champignons*. Jean Després PUM.

Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, S. 1978. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. Soluble alkaline phosphatase specific to mycorrhizal infection in onion roots. *Physiological plant pathology*. 12: 45-53.

Giovannetti, M., Sbrana, C., Avio, L., Citerinesi, A.S., Logi, C. 1993. Differential hyphal morphogenesis in arbuscular mycorrhizal fungi during pre-infection stages. *New Phytologist*. 125: 587-593.

Giri, B., Kapoor, R., Mukerji, K.G. 2007. Improved tolerance of *Acacia nilotica* to salt stress by arbuscular mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* may be partly related to elevated K/Na ratios in root and shoot tissues. *Microbial Ecology*. 54 753-760.

Gobat, J.M., Aragno, M., Mathey, W., 2001. *Le sol Vivant. Bases de pédologie et de Biologie des sols*. Collection Gérer l'environnement. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes.

Gualtieri, G., and Bisseling, T. 2000. The evolution of nodulation. *Plant molecular biology* 42,181-194

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: 79-94.

Hajiboland, R., 2013. Role of arbuscular mycorrhiza in amelioration of salinity, In: Ahmed, P., Azooz, M.M., Prasad, M.N.V., (Eds). *Salt stress in plants: Signaling, omics and adaptations*, Springer, New York, 301-354.

Hamel, C., Plenchette, C. 2007. *Mycorrhizae in Crop Production*. Edit. Haworth Food and Agricultural Products Press, 366 p.

Hammer, E.C., Nasr, H., Pallon, J., Olsson, P.A., Wallander, H. 2011. Elemental composition of arbuscular mycorrhizal fungi at high salinity. *Mycorrhiza*. 21: 117-129.

Harper J.E., Gibson A.H, 1984. Differential nodulation tolerance to nitrate among legume species. *Crop Science* 24, 797-801

Harrison, M.J., Van Buuren, M.L., 1995. "Phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature*. 378: 626-629.

Hartman K., van der Heijden MGA., Wittner RA., Banerjee S., Walser J-C., Schlaeppi K. 2018. Cropping practices manipulate abundance patterns of root and soil microbiome members paving the way to smart farming. *Microbiome*. 6: 14-28.

Hart, M., Klironomos, J.N. 2007. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*. 316:1764-1748.

Hashem A, Abd_Allah EF, Alqaraw AA, Al-Huqail AA, Wirth S, Egamberdieva, D. 2016. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and endophytic bacteria enhances plant growth of *Acacia gerrardii* under Salt Stress. *Frontiers of Microbiology*. 7:1089.

Helbert, N., Wippel, K., Sauer, N., Schaarschmidt, S., Hause, B., Requena, N. 2011. A versatile monosaccharide transporter that operates in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus* sp is crucial for the symbiotic relationship with plants. *Plant cell*. 23: 3812-3823.

Hildebrandt, U., Janetta, K., Ouziad, F., Renne, B., Nawrath, K., Bothe, H., 2001. Arbuscular mycorrhizal colonization of halophytes in Central European salt marshes. *Mycorrhiza*. 10: 175-183.

Hocher, V., Gherbi, H., Svistoonoff, S., Diagne, N., Vayssaire, V., Auguy, F., Bonneau, J., Laplaze, L., Dumas, P., Bogusz, D., Franche, C. 2011. Les arbres actinorhiziens de la famille des Casuarinaceae : utilisations et étude de la plasticité racinaire face aux contraintes abiotiques. In : Le projet majeur africain de la grande muraille verte. Abdoulaye Dia, Robin Duponnois. Edts. 73-78.

Hopkins, G. 2003. *Physiologie végétale*. De Boeck Edition. 514 p.

Huss-Danell K, Lundmark J-E. 1988. Growth of nitrogen-fixing *Alnus incana* and *Lupinus* spp. for restoration of degenerated forest soil in northern Sweden. *Studia Forestalia Suecica*. 181:1-20.

Huss-Danell K. 1997. Actinorhizal symbioses and their N₂ fixation. *New Phytol* 136:375-405.

Jacobsen-Lyon K., E.O. Jensen, J. Jorgensen, K.A. Marcker, W.J. Peacock, Dennis. E.S. 1995- Symbiotic and nonsymbiotic hemoglobin genes of *Casuarina glauca*. *Plant Cell*. 7: 213-223.

Javot, H., Pumplin, N., Harrison, M.J. 2007. Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant cell and environment*. 30(3): 310-322.

Jeady C., Ruffel S., Freixes S., Tillard P., Santoni A.L., Morel S., Journet E.P., Duc G., Gojon A., Lepetit M. et al., 2010. Plasticity of nodule development has a major role in the adaptation of *Medicago truncatula* to N-limitation. *New Phytologist*. 185: 817-828.

Johansson, J.F., Paul, L.R., Finlay, R.D. (2004). Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology*. 48: 1-13. doi: 10.1016/j.femsec.2003.11.012_

Johanssen, A., Finlay, R.D., Olsson, P.A. 1996. Nitrogen metabolism of external hypha of arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*. 133: 705-712

Jones, J. D. G., and Dangl, L. 2006. The plant immune system. *Nature*. 444: 323–329. doi:10.1038/nature05286.

Jordan D.C., 1984. Rhizobiaceae. In *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Krieg N. R. et Holt J. G. eds., Baltimore. 234-245.

Kehri, H.B., Akhtar, O., Zoumi, I., Panday, I. 2018. Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Taxonomy and its Systematics. *International Journal of Life Sciences Research*. 6 (4): 58-71.

Khalloufi, M., Martínez-Andújar, C., Lachaâl, M., Karray-Bouraoui, N., Pérez-Alfocea, F., Albacete, A. 2017. The interaction between foliar GA3 application and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation

improves growth in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants by modifying the hormonal balance. *Journal of plant physiology*. 214: 134-144.

Knowlton, S., and Dawson, J. O. 1983. Effects of *Pseudomonas cepacia* and cultural factors on the nodulation of *Alnus rubra* roots by *Frankia*. *Canadian journal of botany*. 61: 2877- 2882.

Köberl M, Müller H, Ramadan EM, Berg G 2011. Desert farming benefits from microbial potential in arid soils and promotes diversity and plant health. *PLoS One*. 6: 24452– 24452.

Kohler, J., Hernandez, J.A., Caravaca, F., Roldan, A. 2009. Induction of antioxidant enzymes is involved in the great effectiveness of a PGPR versus AM fungi with respect to increasing the tolerance of lettuce to severe salt stress.-*Environmental and experimental botany*. 65: 245-252.

Laplaze, L., Ribeiro A., Franche, C. Duhoux, E. Auguy, F. Bogusz D. Pawlowski K.. 2000. Characterization of a *Casuarina glauca* nodule-specific subtilisin-like protease gene, a homolog of *Alnus glutinosa* ag12. *Mol. Plant Microbe Interact*. 13:113-117.

Latalova, K., Balaz, M. 2010. % Carbon nutrition of mature green orchid *Serapias strictiflora* and its mycorrhizal fungus *Epulorhiza* sp. *Biologia Plantarum*. 54: 97-104.

Lenoir I, Lounès-Hadj Sahraoui A, Frédéric L, Dalpé, Y., Fontaine, J.2016. Arbuscular mycorrhizal wheat inoculation promotes alkane and polycyclic aromatic hydrocarbon biodegradation: Microcosm experiment on aged-contaminated soil. *Environmental Pollution*. 213 : 549–560. doi:10.1016/j.envpol.2016.02.056.

Lepinay, C. 2013. Étude des interactions plantes-microbes et microbes-microbes, au sein de la rhizosphère, sous un aspect coûts-bénéfices, dans un contexte de variation environnementale. Thèse de DocteuratFrance.

Lindermann, R.G. 1994. Role of VAM in biocontrol. In: *Mycorrhizae and plant health*, (eds) Pflieger, F.L. et Linderman, R.G, St Paul. American phytopathological society. 104: 1263- 1280.

Liu, A., Hamel, C., Hamilton, R.I., Ma, B.L., Smith, D.L. 2000. Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. *Mycorrhiza*. 9: 331-336.

Lopez-Pedrosa, A., Gonzalez-Guerrero, M., Verhage, A., Azcon-Aguilar, C., Ferroll, N. 2006. Gin AMT1 encodes a functional high- affinity ammonium transporter that is expressed in the extraradical mycelium of *Glomus intraradices*, *Fungal genetic and biology*. 43: 102-110.

Lounès Hadj-Sahraoui, A. 2013 La Mycorrhize à arbuscules : quels bénéfices pour l'homme et son environnement dans un contexte de développement durable ? Synthèse: *Revue des Sciences et de la Technologie*. 26: 06 -19.

Lutgen-Sandvik, P. 2003. The communicative cycle of employee emotional abuse: Generation and regeneration of workplace mistreatment. *Management Communication Quarterly* : 16 : 471- 501

Macheix, J, Fleuriet, A., Jay-Allemand, C. 2005. Les composés phénoliques des végétaux (un exemple de métabolites secondaires d'importance économiques. Édition techniques et documentation Lavoisier.

Maeda, D., Ashida, K., Iguchi, K., Chechetka, S.A., Hijikata, A., Okusako, Y et al. 2006. Knockdown of an arbuscular mycorrhizal-inducible phosphate transporter gene of *Lotus japonicus* suppresses mutualistic symbiosis, *Plant cell physiology*. 47: 807-817.

- Martin, K. J., Posavatz, N. J., and Myrold, D. D. 2003. Nodulation potential of soils from red alder stands covering a wide age range. *Plant and Soil*. 254:187-192.
- Matsumoto, D.R. 1996. *Culture and psychology*. Pacific Grove, CA: Brooks/Cole. Edt. 350p.
- Maurel, C., Santoni, V., Luu, D.T., Wudick, M.M., Verdoucq, L. 2009. The cellular dynamics of plant aquaporin expression and functions. *Current Opinion in Plant Biology*. 12: 690–698.
- Meglouli, H. 2018. La phytoremédiation assistée par les champignons mycorrhiziens à arbuscules des sols historiquement contaminés par les dioxines/furanes : conséquences sur le microbiote du sol et sur la dissipation de Moiras polluants. Thèse de docteur de l'université, UCLO.
- Miransari, M. 2011. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. *Applied Microbial Biotechnology*. 89: 917- 930.
- Moiroud, A. 1996. Diversité et écologie des plantes actinorhiziennes. *Acta Botanica Gallica*. 143(7): 651-661.
- Morte A., Gutierrez A., Honrubia M. 2008. Biotechnology and cultivation of desert truffles. In *Mycorrhiza: Biology, genetics, novel endophytes and biotechnology*. Ed Varma, Springer, Germany, 467-483.
- Morton, J.B. Benny, G.L. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon*. 37: 471-491.
- Morton, J.B. Redecker, D. 2001. Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*. 93 (1): 181-195.
- Mulia, R., Dupraz, C. 2006. Unusual fine root distributions of two deciduous tree species in southern France: What consequences for modelling of tree root dynamics? *Plant and Soil*. 281:71–85. DOI 10.1007/s11104-005-3770-6.
- Mustafa G, Randoux, B., Tisserant B, Fontaine J, Magnin-Robert M, Lounès-Hadj Sahraoui A. 2016. Phosphorus supply, arbuscular mycorrhizal fungal species, and plant genotype impact on the protective efficacy of mycorrhizal inoculation against wheat powdery mildew. *Mycorrhiza* 26: 685–697.
- Ngom M, Oshone R, Hurst SG., Abebe-Akele F, Simpson S, Morris K, Sy MO, Champion A, Thomas WK, Tisa LS. 2016. Permanent draft genome sequence for *Frankia* sp. strain CeD, a nitrogen-fixing actinobacterium isolated from the root nodules of *Casuarina equisetifolia* grown in Senegal. *Genome Announcements*. 4:e00265–16
- Nguyen, C. & Henry, F. 2002. A carbon-14 glucose assay to compare microbial activity between rhizosphere samples. *Biology and Fertility of Soils*. 35: 270-276.
- Normand P. 2006. The families Frankiaceae, Geodennatophilaceae, Acidothermaceae and Sporichthyaceae, p. 669-681. In M. Dworkin, S. Falkow, E. Rosenberg, K.-H. Schleifer, and E. Stackebrandt (ed.). *The prokaryotes*. Springer, New York, NY.
- Nouaim, R., Chaussod, R., 1996. Rôle des mycorhizes dans l'alimentation hydrique et minérale des plantes, notamment des ligneux de zones arides. *Cahier des options méditerranéennes - CIHEAM, Montpellier*. 9-26.

- Ouziad, F., Wilde, P., Schmelzer, E., Hildebrandt, U., Bothe, H. 2006 "Analysis of expression of aquaporins and Na⁺/H⁺ transporters in tomato colonized by arbuscular mycorrhizal fungi and affected by salt stress. *Environment Experimental Botany*. 57: 177–186
- Perret X, Staehelin C., Broughton WJ. 2000. Molecular basis of symbiotic promiscuity. *Microbiology and Molecular Biology Review*. 64: 180-201.
- Pichot J., Roche P., 1972. Phosphore dans les sols tropicaux. Communication au Séminaire sur la Fertilité des sols, Ibadan, 939-965.
- Plenchette, C. 1991. Utilisation des mycorhizes en agriculture et horticulture. 1991. In „Les mycorhizes des arbres et des plantes cultivées, Strullu et al.(Eds), Technique et Documentation, Lavoisier, Paris, 131-196.
- Rasche, F., Knapp, D., Kaiser, C. 2011. Seasonality and resource availability control bacterial and archaeal communities in soils of a temperate beech forest. *ISME Journal*. 5: 389–402.
- Rasmussen, H.N. 2008. Terrestrial orchids: from seed to mycotrophic plant. Cambridge, Cambridge University Press, 460 p.
- Redecker, D., Kodner, R., Graham, L.E. 2000. Glomalean Fungi from the Ordovician. *Science*. 289: 1920-1921.
- Redecker, D., Schüssler, A., Stockinger, H., Stürmer, S.L., Morton, J.B., Walker, C. 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*. 23(7): 515-31. doi: 10.1007/s00572-013-0486-y.
- Reinhardt, D. 2007. Programming good relations--development of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*. 10: 98-105.
- Requana, N., Serrano, E., Ocon, A., Breuninger, M. 2007. Plant signals and fungal perception during arbuscular mycorrhiza establishment, *Phytochemistry*. 68: 33-40.
- Roth-Bejerano, N., Mendlinger, S., Kagan-Zur, V. 2004. Effect of calcium on growth of submerged *Terfezia boudieri* mycelium. *Mycoscience*. 45: 30-34
- Roy, M., Selosse, M.A. 2013. La germination des orchidées : quoi de neuf ? *Jardin de France* 662 (mars-avril 2013 ; <http://www.jardinsdefrance.org/la-collection/622-mycorhizes-auxiliaires-discretes-du-jardinier>), & réimprimé dans *Les dossiers*. 1: 152-155.
- Salvioli, A., Novero, M., Lacourt, I., Bonfante, P. 2008. The impact of mycorrhizal symbiosis on tomato fruit quality. 16th IFOAM Organic World Congress, Modena, Italy, June 16-20.
- Sánchez-Castro, I., Ferrol, N., Cornejo, P., Barea, J.M. 2012. Temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing roots of representative shrub species in a semi-arid Mediterranean ecosystem. *Mycorrhiza*. 22: 449–460.
- Sandmann, G., Woods, W.S., Tuveson, R.W. 1990. Identification of carotenoids in *Erwinia herbicola* and in a transformed *Escherichia coli* strain. *FEMS Microbiological Letter*. 71: 77-82.
- Schaarschmidt, S., Roitsch, T., Hause, B. 2006. Arbuscular mycorrhiza induces gene expression of the apoplasmic invertase LIN6 in tomato *Lycopersicon esculentum* roots. *Journal of experimental botany*. 57: 4015-4023.

- Schaller, G. 1987. pH changes in the rhizosphere in relation to the pH-buffering soils. *Plant and Soil*. 97: 439-444.
- Schubler, A., Martin, H., Cohen, D., Fitz, M., Wipf, D. 2006. Characterization of a carbohydrate transporter from symbiosis glomeromycotan fungi. *Nature*. 444: 933-966.
- Schubler, A., Marytin, H., Cohen, D., Fitz, M., Wipf, D. 2007. Studies on the *Geosiphon* symbiosis lead from symbiotic glomeromycotan sugar transporter. *Plant Signaling and Behavior*. 2 : 314-317.
- Selosse, M. A. 2000. La symbiose, Structure et fonction, rôle écologique et évolutif. Ed. Quae.
- Selosse, M. A. 2017. Jamais seul. Ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations. Ed. Actes Sud.
- Sharifi, M., Ghorbani, M., Ebrahimzadeh, H., 2007. Improved growth of salinity-stressed soybean after inoculation with salt pre-treated mycorrhizal fungi. *Journal of plant physiology*. 164: 1144-1151.
- Singh, B.K., Dawson, L.A., McDonald, C.A., Buckland, S.M. 2009. Impact of biotic and abiotic interaction on soil microbial communities and functions: A field study. *Applied Soil Ecology* 41, 239-248.
- Six, J., Frey, S.D., Thiet, R.K., Batten, K.M. 2006. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agrosystems, *Soil Science Society of American Journal*, 70,555-569.
- Smith S.E., Jakobsen, I., Grønlund, M., Smith, F.A. 2011. Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition. *Plant Physiology*. 156: 1050–1057.
- Somasegaran P., Hoben H.J. 1994. Handbook for Rhizobia. Springer Verlag, New York, Inc., 450 p.
- Sonjak, S., Beguiristain, T., Leyval, C., Regvar, M. 2009. Temporal temperature gradient gel electrophoresis (TTGE) analysis of arbuscular mycorrhizal fungi associated with selected plants from saline and metal polluted environments. *Plant and Soil*. 314 : 25-34.
- Sterckeman T, Ouvrard S, Leglize P 2012. Phytoremédiation des sols. Dossiers techniques de l'ingénieur, Edition T.I., Centre de documentation Brabois.
- Svistoonoff, S. 2003. Implication d'une subtilase dans les étapes précoces des symbioses actinorhiziennes. Thèse de Docteur de l'université de Montpellier II
- Sylvia, D.M., Williams, S.E. 1992. Vesicular arbuscular mycorrhizae and environmental stress", In Bethlenfalvay G.J, Linderman, R.G (Eds.), *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. Annales de la Société Agronomique Special Publication. 54: 101-124.
- Tarlera, S., Jangid, K., Ivester, A.H., Whitman, W.B., Williams, M.A. 2008. Microbial community succession and bacterial diversity in soils during 77,000 years of ecosystem development. *FEMS Microbiology Ecology*. 64: 129-140.
- Taschen, E.2015. Interactions biotiques et biologie reproductive de la Truffe noire, *Tuber melanosporum* (Vittad.): des truffières spontanées aux plantations. Biologie végétale. Université Montpellier 2 (Sciences et Techniques).
- Tedersoo, L., May, T.W., Smith, M.E. 2010. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*.. 20(4): 217-63. doi: 10.1007/s00572-009-0274-x

- Trapnell, C. G. 1959. Ecological results of woodland and burning experiments in Northern Rhodesia. *The Journal of Ecology*. 47: 129-168. <http://dx.doi.org/10.2307/2257252>.
- Tremblay, F.M., Perinel, P., Lalonde, M. 1986. Tissue culture of *Alnus* spp. with regard to symbioses. In: *Biotechnology in Agriculture and Forestry*. Y.P.S. Bajaj (Ed.), Springer-Verlag, Berlin. 87-100
- Tressner, H.D., Hayes, J.A. 1971. Sodium chloride tolerance of terrestrial fungi. *Applied Microbiology*. 22: 210-213.
- Tuteja, N. 2007. Mechanisms of high salinity tolerance in plants. *Osmosensing Osmosignaling*. 428, 41.
- Varma, A. 1999. Fungi in arid and semi-arid soils. In, *Mycorrhiza structure, function. Molecular biology and Biotechnology*, Varma and Hoch (Eds), Mycorrhiza. 521-556. https://doi.org/10.1007/978-3-662-03779-9_22.
- Vasse, J., DE Billy, F., Camut, S., Truchet, G. 1990. Correlation between Ultrastructural Differentiation of Bacteroids and Nitrogen Fixation in Alfalfa Nodules. *Journal of bacteriology*. 172 (8): 4295-4306. DOI: 0021-9193/90/084295-12\$02.00/0.
- Verville, J.H., Hobbie, S.E., Chapin, F.S., Hooper, D.U. 1998. Response of tundra CH₄ and CO₂ flux to manipulation of temperature and vegetation. *Biogeochemistry*. 41: 215-235.
- Volpin, H., Phillips, D.A., Okon, Y., Kapulnik, Y. 1995. Suppression of an Isoflavonoid Phytoalexin Defense Response in Mycorrhizal Alfalfa Roots. *Plant Physiology*. 108: 1449-1 454.
- Wall L.G., 2000. The actinorhizal symbiosis. *Journal of. Plant Growth Regulation*.19: 167-182.
- Wang, Y., and Oyaizu, H. 2009. Evaluation of the phytoremediation potential of four plant 953 species for dibenzofuran-contaminated soil. *Journal of Hazard Mater*. 168: 760–764. 954 doi:10.1016/j.jhazmat.2009.02.082.
- Wilde, P., Manal, A., Stodden, M., Sieverding, E., Hildebrandt, U., Bothe, H. 2009. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in roots and soils of two salt marshes. *Environmental Microbiology*. 11: 1548-1561.
- Wu, Z., Sawada, T., Shiba, K., Liu, S., Kanao, T., Takahashi, R., Hattori, N., Imai, Y., Lu, B. 2013. Tricornered/NDR kinase signaling mediates PINK1-directed mitochondrial quality control and tissue maintenance. *Genes Development*. 27(2): 157--162.
- Yang, H., Han, Y., Ma, Y., Chen, Q., Zhan, Y., Lu, W., Li Cai., Hou, M., Chen, S., Yan, Y., Lin, M. 2018. Global investigation of an engineered nitrogen-fixing *Escherichia coli* strain reveals regulatory coupling between host and heterologous nitrogen-fixation genes. *Scientific Reports*. 8:10928. DOI: 10.1038/s41598-018-29204-0.
- Young, N.D., Mudge, J., and Ellis, T.H. 2003. Legume genomes more than peas in a pod. *Current Opinion...*, *Plant Biology*. 6: 199-204.
- Zahran H.H., 199 9. Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate. *Microbiology Moleculat Biology Review*. 63: 968–989.
- Zitouni, F.E. 2010. Etude des associations mycorrhizienne entre quatre espèces de Terfèzes et divers plantes Cistacées et ligneuses en conditions contrôlées. Thèse de Magister. Université d'Oran (Es-Sania) 264

