



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE

وزارة التعليم العالي و البحث العلمي
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Université Frères Mentouri Constantine 1
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

جامعة الإخوة منتوري قسنطينة 1
كلية علوم الطبيعة و الحياة

Département : Biologie et Ecologie Végétale

قسم : البيولوجيا و علم البيئة النباتية

Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme de Master

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Biotechnologies

Spécialité : *Biotechnologie et Génomique Végétale*

Intitulé :

**Effet des mycorhizes à arbuscules sur l'expression de gènes
impliqués dans la tolérance aux stress abiotiques : cas du blé**

Présenté et soutenu par : BOUZNADA Rahma Ghada

Le : 08/10/2020

Jury d'évaluation :

Président : Mr. DJEKOUN Abdelhamid (Pr. - UFM Constantine 1).
Encadrant : Mr. KELLOU Kamel (MAA. - UFM Constantine 1).
Examineur : Mr. BENBELKACEM Abdelkader (DR. - INRAA Constantine).

*Année universitaire
2019 - 2020*

Remerciements

Je tiens à remercier particulièrement mon encadreur Mr Kellou Kamel, Maître-assistant à l'Université de Constantine 1 d'avoir accepté d'encadrer ce thème, ainsi que pour sa patience, ses conseils et ses encouragements, je lui suis très reconnaissante.

Mes vifs remerciements s'adressent à Mr le professeur Djekoun Abdelhamid, pour son accueil, son aide et ses précieux conseils, et d'avoir accepté de présider mon jury.

Mes remerciements s'adressent particulièrement au Dr Benbelkacem Abdelkader, directeur de recherche à l'INRAA Constantine qui me fait l'honneur d'examiner mon travail.

Je tiens à remercier également Dr. Bousba Ratiba, Dr. Nadji Wassila, Mr. Temagout Mahmoud, Dr. Mouellef Adra, Mr. Belbekri Mohamed Nadir pour leurs aides et orientations, et particulièrement Mlle Zahraoui Chafika pour sa gentillesse et sa disponibilité.

Je remercie tous mes enseignants des parcours Licence et Master Biotechnologie et Génomique Végétale.

Dédicaces

*A mes chers parents, pour tous leurs sacrifices, leur amour, leur tendresse, leur soutien et leurs prières
tout au long de mes études,*

A mes chères sœurs Maya et Mira pour leurs encouragements permanents, et leur soutien moral,

A mes amies, pour leur appui et leurs encouragements,

A toute ma famille pour leur soutien tout au long de mon parcours universitaire,

Que ce travail soit l'accomplissement de vos vœux tant allégués, et le fruit de votre soutien infallible,

Merci d'être toujours là pour moi.

Rahma Ghada

Résumé

La production céréalière et particulièrement celle du blé est considérée comme la production agricole la plus importante, car elle constitue l'alimentation de base dans la majorité des pays du monde y compris l'Algérie. Cette production reste confrontée à de nombreuses contraintes abiotiques qui sont à l'origine de la nature du climat et la conséquence des changements climatiques, qui affectent ainsi sa productivité et son rendement. Néanmoins, l'utilisation des champignons mycorhiziens à arbuscules est l'une des méthodes adoptée pour atténuer les effets des contraintes abiotiques, tout en respectant l'environnement et la santé humaine. Ces microorganismes du sol sont capables d'améliorer la tolérance de leurs plantes hôtes aux stress, en allant de l'amélioration de l'environnement de leurs racines et de la structure du sol, à la modulation des systèmes de défense, et l'amélioration des apports nutritionnels qui contribuent fortement au maintien des processus métaboliques, donc à la tolérance. Le développement des technologies « omiques » et la bioinformatique, a permis d'élucider les mécanismes d'action de ces champignons, dont principalement la modulation du transcriptome, du protéome et du métabolome du blé dans des conditions de stress pour améliorer la tolérance de ce dernier. L'exploitation des CMA en tant que biofertilisants en agriculture est une solution envisageable mais qui nécessite la maîtrise de la production à grande échelle de ces derniers, l'adaptation des systèmes de cultures et les pratiques agricoles qui favorisent l'établissement de cette symbiose, et leur intégration dans les programmes de sélection variétale, pour la création de variétés plus compatibles et plus dépendantes de la mycorhization.

Mots clés : champignons mycorhiziens à arbuscules, blé, stress abiotiques, tolérance et expression de gènes.

Abstract

Cereal production and particularly that of wheat is considered the most important agricultural production, as it constitutes the staple food in most countries of the world including Algeria. This production is confronted to many abiotic constraints that are at the origin of the nature of the climate and the consequence of climate change, thus affecting its productivity and yield. The use of arbuscular mycorrhizal fungi is one of the methods adopted to mitigate the effects of abiotic constraints, while respecting the environment and human health. These soil microorganisms are capable of improving the tolerance of their host plants to stresses, ranging from improving the environment of their roots and soil structure, to modulating defense systems, and improving nutritional intake, which strongly contribute to the maintenance of metabolic processes, and thus to tolerance. The development of "omics" technologies and bioinformatics has made it possible to elucidate the mechanisms of action of these fungi, mainly the modulation of the transcriptome, proteome and metabolome of wheat under stress conditions to improve tolerance. The use of AMF as biofertilizers in agriculture is a possible solution, but one that requires the control of their large-scale production, the adaptation of cropping systems and agricultural practices that promote the establishment of this symbiosis, and their integration into varietal selection programs, for the creation of varieties that are more compatible and more dependent on mycorrhization.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi, wheat, abiotic stress, tolerance and gene expression

ملخص

يعتبر إنتاج الحبوب، وخاصة القمح، أهم إنتاج زراعي، حيث أنه يشكل الغذاء الأساسي في معظم دول العالم، بما في ذلك الجزائر. لا يزال هذا الإنتاج يواجه العديد من القيود اللاحيائية التي هي من أصل طبيعة المناخ ونتيجة لتغير المناخ، مما يؤثر على إنتاجه ومردوبيته. يعد استخدام CMA إحدى الطرق المعتمدة للتخفيف من آثار الاجهادات اللاحيائية، مع احترام البيئة وصحة الإنسان. هذه الكائنات الحية الدقيقة في التربة قادرة على تحسين تحمل النباتات المضيقة للإجهاد، بدءاً من تحسين البيئة الجذرية وبنية التربة، إلى تعديل أنظمة الدفاع، وتحسين المساهمات الغذائية التي تساهم بقوة في الحفاظ على عمليات التمثيل الغذائي، وبالتالي في التحمل. لقد أتاح تطوير تقنيات "omics" والمعلوماتية الحيوية إمكانية توضيح آليات عمل هذه الفطريات، بما في ذلك بشكل أساسي تعديل الترنسكريبينوم و البروتينوم ومستقلبات القمح تحت ظروف الإجهاد لتحسين تحمل هذا الأخير. يعتبر استغلال (CMA) كأسمدة حيوية في الزراعة حلاً ممكناً ولكنه يتطلب إتقان الإنتاج على نطاق واسع لهذا الأخير، وتكييف أنظمة المحاصيل والممارسات الزراعية التي تفضل إنشاء هذا التعايش، وإدماجها في برامج اختيار الأصناف، لإنشاء أصناف أكثر توافقاً وأكثر اعتماداً على الفطريات.

الكلمات المفتاحية: (CMA) ، القمح ، الضغوط اللاحيائية ، التحمل ، التعبير الجيني

Liste des tableaux

Titre	Page
Tableau 1 : Classification botanique du blé	3
Tableau 2 : Les principales maladies cryptogamiques du blé tendre et du blé dur	9
Tableau 3 : Résumé des réponses hormonales suite à l'exposition à divers stress abiotiques	20
Tableau 4 : Réponses observées chez quelques céréales inoculées par les CMA exposées à divers traitements de stress abiotique	37
Tableau 5 : Gènes modulés par les CMA chez le blé	40
Tableau 6 : Gènes modulés par les CMA chez différentes espèces végétales	42
Tableau 7 : Micro ARN modulés par les CMA chez le blé en condition de stress hydrique	43
Tableau 8 : Protéines modulées par les CMA chez le blé tendre et le blé dur en condition de stress hydrique	44
Tableau 9 : QTLs et marqueurs associés à la mycorhization chez le blé tendre	58

Liste des figures

Titre	Page
Figure 1 : Le cycle de développement du blé	5
Figure 2 : Production mondiale de céréales (blé, maïs, riz) durant la période 2009 – 2019 (FAO, 2020)	7
Figure 3 : Quantité produite et importée du blé dur et du blé tendre en Algérie (ITGC, 2019)	8
Figure 4 : Schéma des différentes formes de ROS	15
Figure 5 : Schéma récapitulatif des effets des stress abiotiques sur le blé	17
Figure 6 : Principales espèces réactives de l'oxygène (ROS) et antioxydants signalés dans les organites des cellules végétales	24
Figure 7 : Les principaux types de morphologie mycorhizienne, représentés sur une coupe transversale de racine.	27
Figure 8 : Classification des CAM selon Ohel et <i>al.</i> , 2011	29
Figure 9 : Les différentes structures des champignons mycorhiziens à arbuscules.	30
Figure 10 : Schématisation de l'établissement de la symbiose mycorhizienne et du cycle de vie des CMA.	32
Figure 11 : Schéma récapitulatif des mécanismes d'actions moléculaires des CMA	46
Figure 12 : Un appareil pour la production hydroponique d'inoculum CMA	49
Figure 13 : Chambre de production d'inoculum CMA en aéroponie	49
Figure 14 : Multiplication des CMA in vitro sur des racines transformées de carotte	50

Liste des abréviations et acronymes

ABA : Acide abscissique

ADN : Acide désoxyribonucléique

APX : Ascorbate peroxydase

AQP : Aquaporines

CAT : Catalase

CMA : Champignon mycorhiziens à arbuscules

DHN : Déhydrines

FAO: Food and Agriculture Organization

GRSP: glomalin-related soil proteins

GST: Gluthation S- transférase

HSP: Proteines de choc thermique

IAA : acide indole-3-acétique (Auxine)

ITGC : Institut technique des grandes cultures

ITIS: Integrated Taxonomic Information System

K: Potassium

KDa: kilodalton

LEA: Late-Embryogenesis-Abundant

N: Azote

Na: Sodium

P: Phosphore

PCD : Mort cellulaire programmée

PSI : Photosystème I

PSII : Photosystème II

ROS : Espèces réactives de l'oxygène

RuBisCO : ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase

SOD : Superoxyde dismutase

Sommaire

Introduction générale	01
 Chapitre I : Le blé face aux contraintes abiotiques	
1. Le blé	03
1.1. Présentation du blé	03
1.2. Exigences climatiques	06
1.3. Production et importance économique du blé	06
1.4. Contraintes de la production du blé en Algérie	08
1.5. Défis de la production du blé en Algérie	10
2. Contraintes abiotiques liées à la culture du blé en Algérie	11
2.1. Stress lié à la sécheresse	11
2.2. Stress lié à la salinité	12
2.3. Stress lié aux températures élevées	13
2.4. Effets des stressés abiotiques su le blé	13
2.5. Mécanismes d'adaptation des plantes pour tolérer les stressés abiotiques	18
 Chapitre II : Contribution des CAM à la tolérance aux stress abiotiques chez le blé	
1. Symbiose mycorrhizienne	26
1.1. Types de mycorhizes.....	26
1.2. Champignons mycorrhiziens à arbuscules.....	27
1.2.1. Classification des champignons mycorrhiziens à arbuscules.....	28
1.2.2. Structure des champignons mycorhizes à arbuscules.....	29
1.2.3. Etablissement de la symbiose et cycle de développement	31
2. La contribution des CMA dans la tolérance du blé aux stressés abiotiques.....	32
2.1. Effet des CMA sur la qualité du sol et synthèse de glomaline	33
2.2. Effet des CMA sur la photosynthèse	34
2.3. Effet des CMA sur la morphologie des racines	34

2.4.	Effet des CMA sur l'acquisition des nutriments.....	34
2.5.	Effet des CMA sur le système de défense antioxydant.....	35
2.6.	Effet des CMA sur l'ajustement osmotique et l'accumulation des osmolytes.....	36
3.	Mécanismes d'action moléculaires des CMA.....	38
3.1.	Expression des gènes.....	38
3.2.	Expression des MicroARNs.....	42
3.3.	Expression des protéines	43
3.4.	Expression des métabolites	44

Chapitre III : Applications des CMA dans l'agriculture

1.	Multiplication et production des inoculums mycorhiziens.....	47
1.1.	Types de propagules	47
1.2.	Méthodes de production d'inoculums.....	47
1.3.	Production industrielle.....	51
1.4.	Formulation et technologies d'inoculation	51
1.5.	Principales méthodes de contrôle	52
2.	Application en agriculture.....	53
2.1.	Agriculture durable.....	53
2.2.	Evolution des systèmes de culture.....	54
2.3.	Gestion des CMA au champ	55
2.4.	Conditions d'utilisation des inoculums mycorhiziens	55
2.5.	Contraintes d'utilisation des biofertilisants	56
2.6.	Intérêt des CMA dans les programmes de sélection et création variétale	57
	Conclusion générale et perspectives.....	59

Références bibliographiques

Introduction générale

Introduction générale

L'agriculture est aujourd'hui confrontée à plusieurs défis, particulièrement la production céréalière laquelle constitue l'alimentation de base dans la majorité des pays du monde y compris l'Algérie. Le premier défi consiste à produire des aliments sains et en quantité suffisante pour une population mondiale en pleine expansion (plus de neuf milliards de personnes d'ici 2050), tout en cherchant à tirer le meilleur parti des ressources naturelles disponibles. Le second défi consiste à faire face au changement climatique qui accentue les contraintes abiotiques qui affectent fortement la productivité agricole, et provoque la perte de biodiversité et la réduction des économies.

Au cours des dernières décennies, on a orienté l'agriculture conventionnelle vers l'amélioration de la production agricole mondiale, qui a été réalisée par une pression économique et environnementale intense. Parmi les éléments clés de l'agriculture à forte intensité d'intrants figurent une consommation élevée d'énergie fossile, une utilisation libérale des produits agrochimiques (les engrais, les pesticides,...) et des variétés commerciales ou des hybrides qui sont, de par leur conception, sélectionnés pour correspondre à ces conditions.

À l'inverse, il existe une demande mondiale croissante d'aliments plus sains, en réponse aux préoccupations du public concernant les conséquences écologiques négatives de l'agriculture moderne et la flambée des prix mondiaux des engrais inorganiques. Parallèlement à cela, il existe un intérêt croissant pour le développement de systèmes agricoles alternatifs qui capitalisent les processus biologiques comme l'agriculture biologique pour accroître la durabilité de cette dernière et préserver les agroécosystèmes.

Les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA), microorganismes du sol qui existent depuis plus de 400 millions d'années et forment une association symbiotique avec les racines de 92 % des familles de plantes, et environ 80 % des espèces de plantes terrestres, constituent une bonne alternative pour l'agriculture. La symbiose mycorhizienne est souvent essentielle à la survie, à la croissance et au développement des symbiotes fongiques et végétaux, car les plantes dépendent de ces champignons pour leur nutrition et leur protection, tandis que les champignons dépendent des plantes pour leurs hydrates de carbone.

De plus, les CMA sont cruciales pour le fonctionnement écologique, la physiologie et la productivité des plantes terrestres. Bien que leurs spores puissent germer sans les mécanismes de régulation des plantes hôtes, les CMA sont des symbiotes obligatoires et dépendent donc des photosynthates de la plante hôte pour compléter leur cycle de vie.

Souvent appelés ingénieurs des agroécosystèmes, ils représentent un groupe fonctionnel clé du microbiome du sol et jouent un rôle fondamental polyvalent, car ils interviennent sur la fertilité du sol, la productivité des cultures, la qualité des rendements et la résilience des écosystèmes ; cela principalement grâce au réseau d'hyphes externes qui crée une structure squelettique qui entoure les particules du sol. Ils produisent également la glomaline (GRSP) qui lie les particules du sol entre elles, tout en améliorant l'état nutritionnel de leurs hôtes par l'absorption du phosphore et de l'azote, ainsi que l'absorption d'autres ions immobiles, tels que le zinc et le cuivre, tout en les protégeant contre plusieurs agents pathogènes transmis par le sol et contre les stress environnementaux tel que la sécheresse, la salinité et les températures élevées.

Notre travail s'est appuyé sur trois éléments développés comme suit :

- 1) La production du blé et les défis que celle-ci doit relever face aux contraintes abiotiques et leurs effets néfastes sur le rendement, la productivité, le fonctionnement et le développement de ce dernier
- 2) Le rôle des CMA dans l'amélioration de la tolérance des plantes aux contraintes abiotiques, ainsi que les stratégies et les mécanismes d'action impliqués et les niveaux d'organisation où ils peuvent intervenir.
- 3) Les modes de multiplication et de production de CMA en vue d'une exploitation en agriculture afin de répondre aux exigences du développement durable pour une agriculture (sans intrants chimiques) qui ne perturbe pas les écosystèmes et reproduit les milieux naturels des plantes tout en améliorant le rendement et la qualité.

Chapitre I : Le blé face aux contraintes abiotiques

1. Le blé

1.1. Présentation du blé

Originnaire des régions du croissant fertile du proche orient, la culture du blé s'est développée par la suite dans le bassin méditerranéen notamment en Egypte et en Grèce (Lev-Yadun *et al.*, 2000). Le blé est une plante herbacée, monocotylédone, une céréale à paille annuelle ; cultivée principalement pour ses grains, et qui appartient à (Tableau 1) :

Tableau 1 : Classification botanique du blé genre *Triticum* (ITIS)

Règne	Plantae
Sous-règne	Viridiplantae
Infra-règne	Streptophyta
Super-division	Embryophyta
Division	Tracheophyta
Sous-division	Spermatophytina
Classe	Magnoliopsida
Superordre	Lilianaes
Ordre	Poales
Famille	Poaceae
Genre	<i>Triticum</i>
Espèces	<i>Triticum durum</i> Desf. (blé dur) <i>Triticum aestivum</i> L. (blé tendre)

1.1.1. Description morphologique

Le blé est une graminée annuelle de hauteur moyenne dont la structure morphologique générale est constituée de :

- a. **Système racinaire** : Le système racinaire est de type fasciculé. En cours de développement, deux systèmes se forment (Belaid, 1996) le système racinaire séminal (primaire) ; fonctionne de la germination au tallage, et le système racinaire coronaire (secondaire) ; apparait au stade tallage.
- b. **Système aérien** : comporte :
 - **La tige** : est généralement cylindrique, dressée, creuse et cloisonnée par des nœuds pleins et renflés : ce genre de tige a reçu le nom de chaume (Auriau *et al.*, 1992), et selon

Belaid, (1996), la tige principale est appelée « le maître brin » et les tiges secondaires qui naissent à la base de la plante des « talles » .

- **L'épi** : est composé de petits épillets. Chaque épillet est enveloppé de deux bractées protectrices appelées glumes. Il est composé de trois, quatre ou cinq fleurs avec une fleur terminale stérile (Bozzini., 1988). Chaque fleur est elle-même entourée de deux petites bractées protectrices ou glumelles.
- **La fleur** : est verdâtre et dépourvue de corolle : il n'y a pas de pétales colorés. Le calice est formé de deux minuscules écailles ou glumellules jouant le rôle de sépales (Bozzini., 1988).
- **Le grain de blé** : est un fruit sec et indéhiscant, appelé caryopse. Sur le plan morphologique, le grain a une forme ovoïde de coloration blanchâtre à brunâtre avec un sillon sur la face ventrale, il est de taille de 6.5 à 8.5 mm de long et son diamètre de 3 à 4mm. Histologiquement, le grain de blé dur est formé de trois types de tissus : le germe (3% du poids du grain), les enveloppes (17%) et l'albumen (80%) (Fredot., 2005).

Le grain est principalement composé d'amidon (70%), de protéines (10-15%) selon les variétés et les conditions de culture, et de pentosanes (8 à 10 %). Les autres constituants, pondéralement mineurs sont les lipides, la cellulose, les sucres libres, les minéraux et les vitamines. Ces constituants se répartissent de manière inégale au sein des différentes fractions histologiques du grain. (Feillet,2000).

1.1.2. Origines génétiques

En fonction du degré de ploïdie, on peut différencier les blés diploïdes (génome AA), les blés tétraploïdes (génome AA et BB) et les blés hexaploïdes (génome AA, BB, et DD) (Feillet., 2000).

Le croisement naturel entre *Triticum monococcum* et *Aegilops* (porteur du génome B) a conduit à l'apparition du blé dur sauvage de type AABB (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*) qui a progressivement évolué vers *Triticum turgidum* ssp. *dicoccum* puis vers *Triticum durum* (blé dur cultivé), riche en gluten est surtout cultivé dans les régions sèches et chaudes, il est employé pour les semoules et pâtes alimentaires (Clerget., 2011).

Le blé tendre, le plus cultivé, et produit dans les zones plus tempérées pour la confection de la farine panifiable, serait issu d'un croisement entre *Triticum turgidum* ssp. *dicoccum*

(génome AABB) et le diploïde *Triticum tauschii* (aussi appelé *Aegilops tauschii* ou *Aegilops squarosa*, génome DD).

1.1.3. Cycle de développement du blé

Le cycle de développement du blé comprend 3 grandes périodes :

- a- **Une période végétative**, de la germination aux premières manifestations de l'allongement de la tige principale (début de la montaison) durant laquelle la plante installe ses capteurs foliaires et racinaires pour intercepter le rayonnement, absorber l'eau et les éléments minéraux.
- b- **Une période reproductrice**, du tallage herbacé à la fécondation durant laquelle la plante met en place ses organes reproducteurs. À l'issue de cette dernière, le nombre potentiel de grains est fixé.
- c- **Une période de maturation du grain** (appelée aussi **remplissage du grain**), de la fécondation à la maturité complète du grain (Guo et *al.*, 2015), qui requiert de la chaleur et un climat sec, durant laquelle, le grain profite des assimilats provenant de la remobilisation des nutriments des dernières feuilles photosynthétiquement actives, puis se déshydrate partiellement (figure 1).



Figure 1 : le cycle de développement du blé (Anonyme, 1)

1.2. Exigences climatiques du blé

Pour un rendement optimal, la production des céréales nécessite une connaissance accrue du développement de la culture. Les facteurs climatiques ont une action prédominante sur la culture durant les différentes périodes de la vie du blé (Djermoun., 2009). Parmi ces facteurs on cite principalement :

- **L'eau** : est un facteur limitant de la croissance du blé. Ce dernier exige une humidité continue durant tout le cycle de développement. Pendant les différentes phases de son cycle, le blé a besoin de 600 à 1.500 mm d'eau par an et surtout bien répartie.
- **La lumière** : est le facteur qui agit directement sur le bon fonctionnement de la photosynthèse et le comportement du blé. Un bon tallage est garanti, si le blé est placé dans des conditions optimales d'éclairement.
- **La température** : est l'un des facteurs importants pour la croissance et l'activité végétative. Les températures permettant une croissance optimale et un rendement maximum sont comprises entre 15 et 20°C (DuPont et Altenbach., 2003). En conditions méditerranéenne, les fortes températures au-dessus de 30°C sont stressantes. Les exigences en température varient selon les variétés.

1.3. Production et importance économique du blé

Le blé constitue une grande valeur nutritionnelle, suite à sa richesse en protéines, acides aminées, lipides, glucides, et quelques sels minéraux et vitamines (Pena et Pfeiffer, 2005), d'où son importance et sa forte production à l'échelle mondiale et nationale.

1.3.1. Echelle mondiale

Il existe trois groupes de céréales majeures qui correspondent à 75 % de la consommation céréalière mondiale. Le blé est la 3ème production céréalière après le maïs et le riz (figure 2), où elle a atteint les 762 millions de tonnes en 2020 (FAOSTAT). En termes de production commerciale et d'alimentation humaine, elle est considérée comme étant la première source de glucides et de calories. Quant à ses protéines, elles constituent, elles aussi la majeure partie des protéines consommées dans de nombreuses régions du monde (Jeantet et *al.*, 2007).

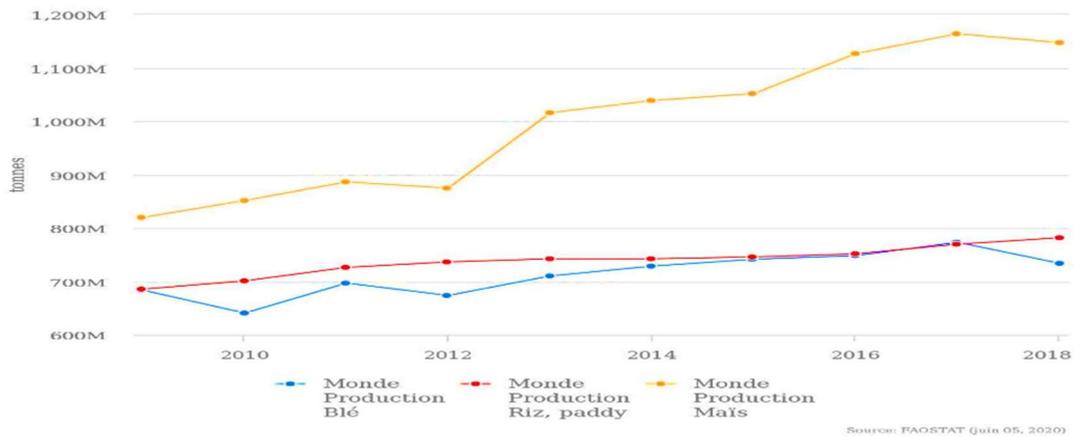


Figure 2 : Production mondiale de céréales (blé, maïs, riz) durant la période 2009 – 2019 (FAOSTAT, 2020)

1.3.2. Echelle nationale

Les produits céréaliers et leurs dérivés constituent l'épine dorsale du système alimentaire nationale du fait d'occuper plus de 90% des terres cultivées. Ils fournissent plus de 60% de l'apport calorifique et 75 à 80% de l'apport protéique de la ration alimentaire (Djermoun, 2009) d'où leur importance économique en Algérie. Environ 3445947 d'hectares sont consacrés aux cultures céréalières, dont environ 1599294 d'hectares sont plantés en du blé dur et 480725 d'hectares sont plantés en du blé tendre (ITGC, 2019).

Les principales variétés de blé cultivées en Algérie sont issues de la sélection généalogique effectuée à partir d'individus prélevés dans les populations locales, d'introduction ou créés par hybridation. La diversité des variétés de céréales est très grande et leur description fait appel à de nombreux caractères (Ali *et al.*, 2014).

Cependant, la production céréalière en Algérie est fortement dépendante des conditions climatiques. Cela se traduit d'une année à l'autre par des variations importantes de la surface agricole utile, de la production et du rendement. Ainsi, le manque de précipitations, mais aussi la mauvaise répartition des pluies pendant l'année expliquent en grande partie la forte variation de cette production, qui demeure largement déficitaire et loin de satisfaire la demande croissante, d'où le recours au marché international pour s'approvisionner et combler l'écart entre la consommation et la production nationale (figure 3).

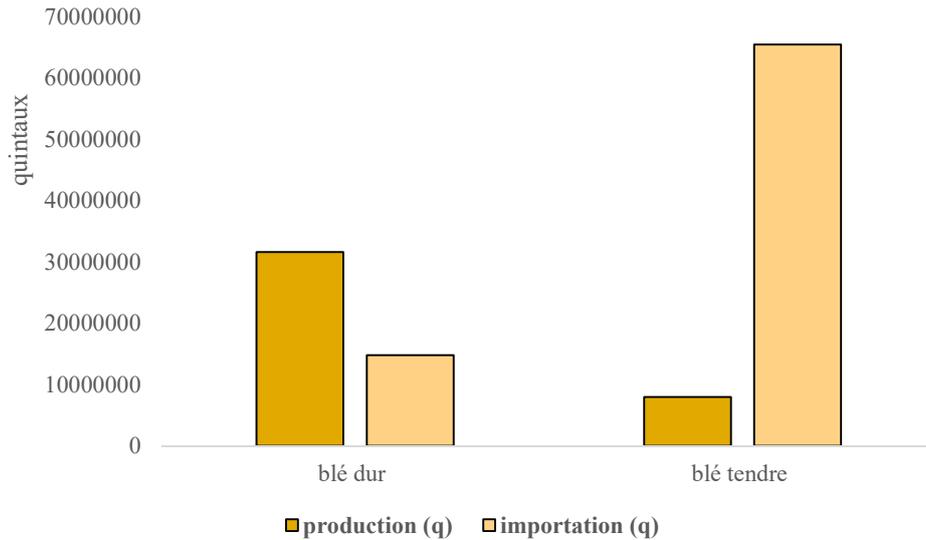


Figure 3 : Quantité produite et importée du blé dur et du blé tendre en Algérie (ITGC, 2019)

1.4. Contraintes de la production du blé en Algérie

1.4.1. Contraintes biotiques

L'insuffisance de la production céréalière algérienne comparativement aux potentialités productives et des besoins du pays, est due en partie aux conditions difficiles du milieu de production et à la faiblesse du potentiel génétique du matériel végétal utilisé (Benbelkacem, 1996). Mais aussi et surtout à la prévalence de plusieurs stress biotiques tels que les maladies cryptogamiques (tableau 2) qui contribuent elles aussi à la perte de rendement variant en fonction de l'ampleur des incidences et sévérités d'attaque de ces différents pathogènes.

Le blé peut être attaqué par de nombreuses maladies à différents stades de son développement. Ces attaques peuvent occasionner des pertes importantes lorsque les variétés sont sensibles et les conditions de l'environnement sont favorables à l'expansion des maladies (Ezzahiri, 2001). Les dégâts causés par les maladies et les ravageurs sont multiples et affectent la quantité et la qualité de la récolte (Dubois et Flodrops, 1987). Environ 80% des maladies de plantes cultivées, en particulier les céréales, sont dues à des champignons microscopiques ; ces derniers détruisent, chaque année, près du quart des récoltes mondiales (tableau 2) (Laffont, 1985).

Tableau 2 : les principales maladies cryptogamiques du blé tendre et du blé dur
(Aouali et Douici-Khalfi, 2009 ; Azoui, 2015)

Maladie	Agent pathogène	Organe touché	Facteurs favorables	Dégâts
Fusariose	<i>Fusarium 'Roseum'</i> : <i>F.graminearum</i> , <i>F.culmorum</i> et <i>F.avenaceum</i> <i>Microdochium nivale</i>	épis	Des périodes de 48 à 72 heures de forte humidité et des températures de 24 à 30 °C.	Des pertes de rendements pouvant aller de 30 à 70 % et altération de la qualité des grains.
Septoriose	<i>septoria nodorum</i> <i>Septoria tritici</i>	Feuilles et épis	Pluies fréquentes et températures modérées (15-20°C).	Peut occasionner des pertes de rendement de plus de 40 %.
Rouille jaune	<i>Puccinia striiformis</i>	Feuilles	Température optimale entre 10 à 15°C.	Des pertes en rendement de 10 à 70%, réduit la qualité des grains.
Rouille brune	<i>Puccinia recondita</i>	Feuilles	Températures entre 15 et 22 °C.	-
Rouille noire	<i>Puccinia graminis</i>	Feuilles, tiges et épis	Température favorable entre 15 et 30°C.	-
Oïdium	<i>Erysiphe graminis</i>	Feuilles, tiges et épis	Températures entre 15°C et 22°C.	Des pertes de rendements peuvent aller jusqu'à 20%.
Tache auréolée	<i>Pyrenophora tritici-repentis</i>	Feuilles	Températures entre 18 et 28°C. et une durée de 24h à 48h d'humectation du feuillage.	Des pertes de rendement pouvant atteindre 49%.
Charbon nu	<i>Ustilago tritici</i>	Epis	Temps humide et températures entre 16 et 22°C .	Les pertes sont estimées à 2%, mais peuvent atteindre, dans certains cas, 20 à 50%.
Caries	<i>Tilletia foetida</i> <i>Tilletia caries</i>	Epis	Températures entre 5 et 15°C.	-

1.4.2. Contraintes abiotiques

Les contraintes environnementales imposent des effets sévères sur la croissance et le développement des plantes partout dans le monde et en particulier dans les régions arides et semi-arides (Barnawal et *al.*, 2014), qui se sont aggravées avec le changement climatique. Elles regroupent toutes les contraintes liées aux précipitations, aux fluctuations de la température, à la qualité et à la santé du sol.

1.4.3. Contraintes liées aux agriculteurs : on cite ;

a- Techniques culturales : rassemblent le niveau de technicité des agriculteurs, l'application adéquate de la dose de semi, des engrais, le choix du moment et la profondeur de labour ainsi que le suivi de l'itinéraire technique donné par l'ITGC ; ces techniques sont un facteur déterminant des rendements et elles sont souvent non respectés par les agriculteurs (Djekoun, 2017).

b- Choix de variétés : le choix des variétés est un facteur important dans la détermination des rendements, des variétés adaptées à chaque type de sol et chaque climat influent considérablement sur le rendement final. Une orientation des agriculteurs pour le choix adéquat des variétés est nécessaire par les organisations de l'état.

1.4.4. Contraintes socio-économiques

Le coût élevé de la main d'œuvre qualifiée, du matériel agricole, des produits de fertilisation chimique et de désherbage, de l'irrigation et des pesticides font que la culture céréalière soit beaucoup moins rentable. Les agriculteurs ayant de petites superficies et n'ayant pas de gros moyens financiers, considèrent la production agricole comme une source secondaire de gain et se dirigent vers des emplois plus stable et avec un revenu fixe pour répondre à leurs besoins. La cause des coûts élevés de production et le besoin des agriculteurs à des revenus stables affectent fortement la qualité et le rendement de la production céréalière.

L'accompagnement financier de ces agriculteurs, des journées de formations et de vulgarisation, la disponibilité du matériel agricole à des prix raisonnables sont nécessaires pour améliorer la qualité de la production et les rendements par la suite (Djekoun, 2017).

1.5. Défis de la production du blé en Algérie

L'agriculture subit les effets du changement climatique en même temps qu'elle y contribue. La production agricole et alimentaire subira les effets négatifs du changement

climatique, en particulier dans les pays déjà exposés aux aléas climatiques et caractérisés par de faibles revenus et une forte incidence de la faim et de la pauvreté (FAO, 2009)

L'adaptation au changement climatique sera un processus coûteux mais nécessaire pour : la sécurité alimentaire, la réduction de la pauvreté et le maintien des services fournis par les écosystèmes. Les principaux défis que doit relever l'agriculture d'aujourd'hui et de demain sont : l'atténuation des effets des changements climatiques par la création d'une agriculture adaptée, la sécurité alimentaire et la disponibilité des aliments de bonne qualité et en quantité suffisante pour toute la population.

Le dernier défi consiste à pouvoir nourrir une population croissante, où les rendements agricoles doivent évoluer avec cette croissance démographique tout en respectant les deux premiers défis.

2. Contraintes abiotiques liées à la culture du blé en Algérie

Le blé tendre est considéré comme la céréale de base la plus importante à l'échelle mondiale et la majeure partie de la population mondiale en dépend comme une alimentation vitale (Li et *al.*, 2016). Dans les systèmes agricoles, les plantes de blé sont confrontées à un grand défi. Elles sont exposées à de nombreux facteurs de stress, notamment la salinité, la sécheresse, la chaleur, le froid, ce qui limite leur croissance et leur productivité. Les stress abiotiques diminuent la productivité de 50 % dans la plupart des plantes, y compris le blé (Vandenbroucke et Metzlauff., 2013).

Le stress peut être défini comme un facteur environnemental capable d'induire une contrainte potentiellement nuisible dans les organismes vivants. Les plantes sont fréquemment exposées à des stress biotiques et abiotiques lors de leur croissance dans la nature. Le stress abiotique est un impact négatif de facteurs non vivants sur les plantes dans un environnement spécifique, tels que la lumière, la température, la disponibilité en eau et en nutriments et la structure du sol.

2.1. Stress lié à la sécheresse

La sécheresse est un terme météorologique et est généralement définie comme une période sans précipitations importantes. En général, le stress de sécheresse se produit lorsque l'eau disponible dans le sol est réduite et que les conditions atmosphériques provoquent une perte continue d'eau par transpiration ou évaporation. La tolérance au stress de la sécheresse

est observée chez presque toutes les plantes, mais son ampleur varie d'une espèce à l'autre et même au sein d'une même espèce (Yadav *et al.*, 2016)

Le stress hydrique est considéré comme une perte modérée d'eau, qui entraîne la fermeture des stomates et la limitation des échanges gazeux. La dessiccation est une perte d'eau de grande ampleur, qui peut potentiellement conduire à une perturbation importante du métabolisme et de la structure cellulaire et finalement à l'arrêt des réactions catalysées par les enzymes (Farooq *et al.*, 2009), et il est considéré comme l'un des premiers facteurs entraînant une diminution des rendements et par conséquent une diminution de la production en Algérie (Benbelkacem et Kellou, 2001).

2.2. Stress lié à la salinité

Le stress salin est l'accumulation d'une teneur excessive en sel dans le sol qui finit par inhiber la croissance des cultures et entraîne leur mort. À l'échelle mondiale, aucune autre substance toxique n'est aussi dangereuse pour la croissance des cultures que le sel. Le stress salin est considéré comme un état alarmant car il diminue la productivité agricole des sols et entraîne une réduction du rendement des cultures. Il est estimé que 20 % de toutes les terres cultivées et près de la moitié de toutes les terres irriguées sont touchées par le stress salin, ce qui fait baisser la production en dessous de leur potentiel génétique (Ahmad *et al.*, 2014).

Le stress salin affecte les plantes de multiples façons, telles que la toxicité ionique, les troubles nutritionnels, l'altération des processus métaboliques, le stress oxydatif, la génotoxicité, la désorganisation des membranes, la réduction de la division et de l'expansion cellulaires ainsi que le stress hydrique.

Le stress salin est le résultat d'une toxicité ionique dans laquelle le rapport K^+/Na^+ change, entraînant le remplacement de K^+ par Na^+ dans les réactions biochimiques. De ce fait, un certain nombre d'activités enzymatiques, la liaison de l'ARN de transfert (ARNt) aux ribosomes ainsi que la synthèse des protéines, dans lesquelles K^+ est une condition nécessaire sont inhibées (Almeida *et al.*, 2017). De plus, des niveaux élevés de Na^+ et de Cl^- induisent des changements conformationnels dans les protéines. Des rapports récents ont également montré que la salinité affecte négativement la croissance et le développement des plantes en entravant l'activité enzymatique (Rani *et al.*, 2019), l'ADN, l'ARN, la synthèse des protéines et la mitose (Atieno *et al.*, 2017).

2.3. Stress lié aux températures élevées

Le stress thermique, également appelé stress de chaleur, est une augmentation de la température qui dépasse la limite de tolérance des plantes cultivées et qui exerce des dommages irréversibles sur le rendement, la fertilisation, la germination et la qualité des grains. Le stress thermique est principalement dangereux lorsqu'il survient aux stades de la reproduction et de la maturation, car un stress thermique accru, même pendant quelques heures, entraîne une stérilité complète des plantes à fleurs. D'autre part, des températures élevées pendant la maturation peuvent entraîner une réduction de la qualité du remplissage des grains, ce qui se traduit finalement par un faible rendement (Zinn et *al.*, 2010).

La productivité agricole mondiale moyenne est gravement affectée par le stress thermique, car ce dernier augmente l'impact délétère d'autres stress tels que la sécheresse et la salinité (Machado et Paulsen, 2001). L'orge sauvage (*Hordeum spontaneum*) qui a été soumis à un stress combiné de température et de sécheresse a montré une baisse significative de l'accumulation de biomasse et du rendement en grains en inhibant la fonction PSII, indiquant une altération de l'intégrité fonctionnelle du complexe d'évolution de l'oxygène et de la connectivité des unités PSII (Jedmowski et *al.*, 2015). En bref, l'exposition des plantes à des régimes de haute température retarde la germination, réduit les transitions de croissance et l'accumulation de biomasse, et favorise l'arrêt de la photosynthèse, ainsi que les dommages engendrés par une plus grande accumulation de ROS toxiques (Jedmowski et *al.*, 2015).

2.4. Effets des stress abiotiques sur le blé

2.4.1. Effets sur le développement et la productivité de la plante

Le blé est confronté à un certain nombre de variations climatiques et saisonnières à un stade différent de son cycle de vie, le moment de l'exposition aux stress est critique car certains stades de développement semblent être plus sensibles aux dommages osmotiques que d'autres (Mickky et Aldesuquy, 2017).

La germination est un stade extrêmement sensible. Des variations graves dans l'environnement d'une graine en germination peuvent retarder ou inhiber les processus de celle-ci, affectant la densité et la maturation uniforme des cultures et, entraînant une perte potentielle de rendement. Les sols à forte concentration en sel ou manquant d'eau peuvent

entraver la capacité des graines à absorber l'humidité nécessaire à une germination correcte (Abhinandan, et *al.*, 2018).

Quant au stade de reproduction et du remplissage des grains le stress peut entraîner une perte de rendement importante en altérant une série de processus de développement, environ 50 % des pertes de rendement des cultures sont dues à des facteurs abiotiques tels que les températures élevées (20 %), les basses températures (7 %), la salinité (10 %), la sécheresse (9 %) et d'autres formes de stress (4%) (Kajla et *al.*, 2015). Il a été démontré que le stress de la sécheresse avant ou pendant ce stade a un impact négatif sur le nombre de grains par plante. Cette réduction du nombre de grains peut être causée par une multitude de raisons, notamment la perturbation du développement des méristèmes, l'avortement floral et la stérilité du pollen (Dong et *al.*, 2017).

La stérilité du pollen est influencée par les niveaux endogènes d'ABA dans le tissu d'anthères qu'accumule la plante durant le stress osmotique en raison de la fermeture des stomates (Ji et *al.*, 2010). Les cultivars qui sont moins sensibles au stress hydrique présentent des niveaux plus faibles d'ABA au niveau des anthères ce qui ensuite améliore le nombre de grains (Dong et *al.*, 2017).

2.4.2. Induction du stress osmotique

Plusieurs stress abiotiques comme la salinité, la sécheresse, la chaleur et le froid créent une condition de stress secondaire chez les plantes appelée stress osmotique. Le stress osmotique fait référence à un changement soudain de la concentration en solutés dans les cellules, accompagné d'un mouvement d'eau, qui entraîne principalement une perte de la turgescence nécessaire à la croissance des cellules (Hussain et *al.*, 2008).

2.4.3. Induction du stress oxydatif et génération des ROS

Les stress abiotiques entraînent chez les plantes la surproduction d'espèces réactives de l'oxygène (ROS), qui sont hautement réactives et toxiques et causent des dommages aux protéines, lipides, glucides et à l'ADN ce qui induit un stress dit «Oxydatif» ou stress «Oxydant» (Bali et Sidhu , 2019).

Le stress oxydatif se définit comme étant le résultat d'un déséquilibre entre la balance des ROS et le système de défense (antioxydants), avec comme conséquence, l'apparition de dégâts souvent irréversibles pour la cellule. En général le stress oxydatif est le résultat cellulaire d'un stress environnemental non oxydatif (Figure 4).

Les principaux ROS sont les radicaux superoxyde ($O_2^{\cdot-}$), le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2), les radicaux hydroxyle (OH^{\cdot}) et l'oxygène singulet (1O_2) ; ils sont essentiellement générés au niveau de chaque organite cellulaire, bien que les principaux compartiments de production soient les chloroplastes, les mitochondries et les peroxysomes (Corpas *et al.*, 2015). L'accumulation de ces ROS au niveau des organisations cellulaires conduit à l'altération et l'inhibition de certains processus vitaux pour la plante et peut même lui provoquer la sénescence.

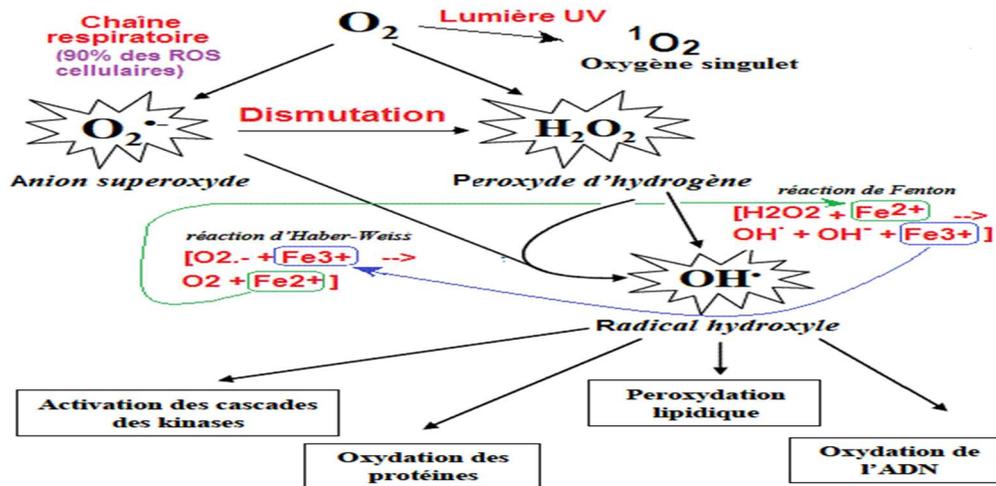


Figure 4 : Schéma des différentes formes de ROS (Anonyme, 2)

2.4.4. Inhibition de la capacité photosynthétique

Les photosystèmes I et II, les voies de réduction du CO_2 , les pigments photosynthétiques et les systèmes de transport des électrons sont des composants importants de la machinerie photosynthétique et toute déficience de ces derniers entraîne une inhibition de la photosynthèse globale. L'appareil photosynthétique possède des capteurs de stress environnemental qui peuvent répondre au déséquilibre de l'énergie cellulaire causé par la modification du statut redox (Sharma *et al.*, 2019)

La performance photosynthétique est l'un des processus cruciaux qui régule la croissance et le rendement global des plantes. Tous ces stress abiotiques ont un mode de toxicité commun chez les plantes, à savoir la production de ROS, qui provoque des dommages oxydatifs et une instabilité des membranes. De plus, l'inhibition de l'activité de l'enzyme ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (RuBisCO), la biosynthèse et l'accumulation des pigments diminuent encore l'efficacité photosynthétique des plantes en raison de la dégradation enzymatique (Sharma *et al.*, 2019).

2.4.5. Perturbation de la synthèse des protéines

La synthèse des protéines est l'un des processus les plus sérieusement influencés par les stress environnementaux, car elle retarde l'absorption des nitrates et réduit l'activité de la nitrate réductase (NR) (Talaat et Shawky, 2014). Les environnements stressés augmentent également la production de ROS, ce qui peut causer de graves dommages à l'ADN, aux protéines, aux lipides et aux membranes cellulaires, entraînant une perturbation des processus métaboliques et aboutissant à la mort des cellules.

La salinité est considérée comme la plus nuisible des conditions environnementales limitantes qui entravent la synthèse des protéines dans les plantes de blé, car elle réduit l'absorption de nitrates en raison de sa concurrence avec le chlorure au niveau de la membrane. Les plants de blé affectés par le sel présentaient une teneur totale en protéines inférieure à celle de leurs plantes témoins respectives (Singh et *al.*, 2017).

La carence en eau a également un impact négatif sur la synthèse des protéines. Garmendia et *al.*, (2017) ont indiqué que la concentration d'azote était significativement réduite dans les feuilles étendard des plantes de blé soumises à un stress hydrique.

2.4.6. Sénescence foliaire

La sénescence chez les plantes est une dégradation programmée et dépendante de l'âge des cellules ou d'un organisme entier (Lim et *al.*, 2007). Elle se produit soit au niveau de l'organe (feuille), soit au niveau de l'organisme (plante). Au niveau de l'organe, certains changements drastiques se produisent dans le métabolisme et l'intégrité cellulaire, qui sont principalement observés dans le chloroplaste, entraînant des changements de couleur dus à la dégradation de la chlorophylle. Les autres principaux symptômes de la sénescence des plantes comprennent une augmentation de la peroxydation des lipides et une réduction de l'activité des enzymes antioxydantes en raison de l'augmentation spectaculaire de la génération d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) (Leshem, 1988).

La plupart des stress abiotiques déclenchent une surproduction de ROS, qui endommage les macromolécules vitales comme les protéines, les acides nucléiques, les lipides et les glucides, entraînant finalement la mort cellulaire (Rasool, et *al.*, 2019).

La sénescence des feuilles entraîne la dégradation des chloroplastes qui agissent comme des sites majeurs de dégradation des protéines pendant la sénescence induite par le stress abiotique. La ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (*RuBisCO*) est l'une des

protéines les plus abondantes sur terre et agit comme une enzyme clé dans la fixation du CO₂, subit une dégradation sélective dans une large mesure pendant la sénescence et le stress. Les protéases et certaines endoprotéases acides accélèrent la dégradation nette de la RuBisCO à la sénescence des feuilles, et sous un stress abiotique sévère, la dégradation cette dernière devient visible par ses fragments de près de 52 kDa.

Les ROS initient la dégradation de la RuBisCO et de certaines protéines stromales, ce qui révèle que le stress abiotique induit une surproduction de ROS et augmente nettement la dégradation des protéines à la sénescence des feuilles (Rasool, *et al.*, 2019). (**Figure 5**)

2.4.7. Acquisition des nutriments

Il est bien admis que la croissance optimale dans des conditions normales et stressantes est le plus souvent régulée par une supplémentation optimale en éléments minéraux. L'application de différents nutriments protège le métabolisme des plantes en renforçant l'activité enzymatique, la photosynthèse et le métabolisme antioxydant en réduisant l'accumulation de sels et de métaux toxiques (Hashem *et al.*, 2018).

La carence en nutriments minéraux peut influencer la croissance de la plante en altérant son schéma de croissance normal, son activité enzymatique, son efficacité photosynthétique et son système de défense antioxydant, ce qui entraîne une augmentation nette de la sensibilité au stress (Hashem *et al.*, 2018).. L'altération de l'acquisition des nutriments est souvent liée aux faibles taux de transpiration ce qui empêche le transport des nutriments via le sol et la compétition des nutriments avec les ions toxiques en conditions de stress salin. (**Figure 5**)

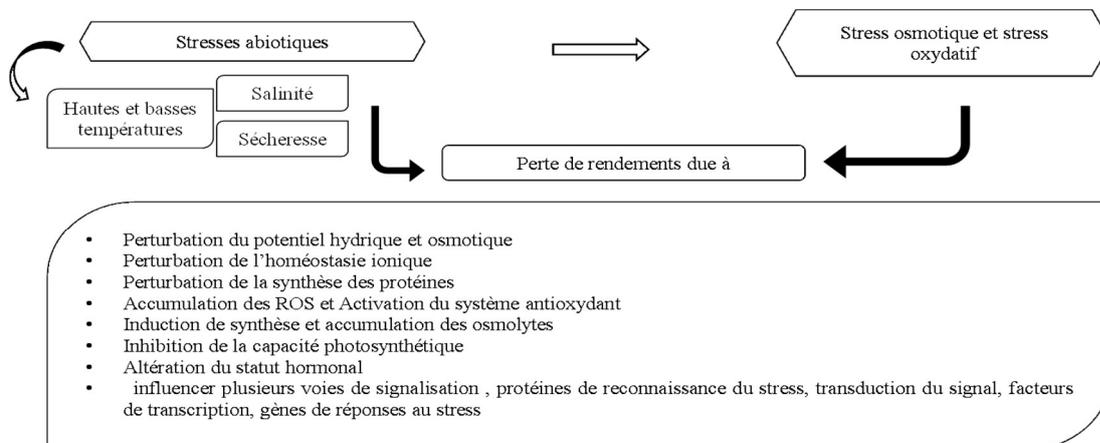


Figure 5 : Schéma récapitulatif des effets des stress abiotiques sur le blé (Talaat, 2019).

2.5. Mécanismes d'adaptation des plantes pour tolérer les stress abiotiques

Pour lutter contre le stress, au stade initial de l'exposition au stress, les plantes essaient d'éviter le stress en minimisant les impacts négatifs potentiels des stress ; par exemple, les adaptations morphologiques comprennent l'enroulement des feuilles, le développement d'une forte pubescence sur les feuilles, la chute des feuilles et la modification des structures végétales ((Hashem et *al.*, 2018)

Les plantes, étant immobiles, doivent développer et faire évoluer des mécanismes pour s'acclimater à leurs conditions environnementales changeantes. Les adaptations et les stratégies de gestion permettent aux plantes non seulement de survivre dans des conditions de stress abiotique, mais aussi de coloniser divers habitats sur terre. Les plantes réagissent au stress abiotique en modifiant leurs mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires (Zhu, 2016).

Les réponses des plantes à ces facteurs de stress sont dynamiques et complexes telles que la formation et l'accumulation de solutés organiques, de phytohormones qui agissent comme messagers primaires dans la transduction des signaux pour réguler le métabolisme à l'intérieur de la cellule végétale ; l'activation des voies antioxydantes pour faire face au stress oxydatif. De plus, ils apportent des modifications dans l'initiation des réseaux moléculaires associés au discernement du stress, à la transduction du signal, et à l'expression de gènes spécifiques liés à la tolérance au stress.

2.5.1. Stratégies d'adaptations des plantes aux stress abiotiques

En condition de stress, les plantes ont tendance à utiliser différentes stratégies pour répondre au stress dont :

- a- **L'esquive** qui est une adaptation à l'environnement qui permet aux plantes d'éviter les périodes critiques pour leur bon développement. Les agriculteurs utilisent cette stratégie des plantes pour placer le cycle cultural pendant des périodes où les conditions sont favorables. Il s'agit, par exemple, d'éviter les cultures d'été ou de développer des variétés à cycle de développement plus court dans le but d'éviter les périodes de l'année les plus stressantes pour les plantes.

- b- L'évitement à la déshydratation** qui permet aux plantes de limiter les effets du stress, grâce à des adaptations comme le flétrissement, ou encore l'enroulement des feuilles. Cette stratégie permet la survie au dépend de la productivité.
- c- La tolérance**, permet de maintenir les processus métaboliques et les activités enzymatiques en utilisant plusieurs mécanismes comme l'ajustement osmotique, l'induction du système de défense, la synthèse des protéines liées aux stress et la régulation de l'activité hormonale.

2.5.2. Régulation hormonale

On sait que les réponses des plantes au déficit en eau sont généralement déterminées par les phytohormones endogènes (Ali, 2019). Le déficit en eau entraîne une modification de l'équilibre des phytohormones endogènes par une augmentation des hormones inhibitrices de la croissance avec une diminution de la production de stimulateurs de croissance (tableau 3).

Les phytohormones sont les principaux régulateurs de la croissance et du développement des plantes ainsi que les médiateurs des réponses aux stress environnementaux. Parmi les différentes phytohormones, l'acide abscissique (ABA), qui est le régulateur central de la résistance au stress abiotique des plantes et qui coordonne un ensemble de fonctions permettant aux plantes de faire face à différents stress. Les stress environnementaux comme la sécheresse, la salinité et les basses températures entraînent une diminution de la disponibilité en eau également appelés stress osmotique, favorisant la synthèse de l'ABA qui stimule la fermeture des stomates, considérée comme la première réponse au stress osmotique ainsi que le changement de l'expression des gènes et les réponses physiologiques adaptatives.

Tableau 3 : Résumé des réponses hormonales suite à l'exposition à divers stress abiotiques
(Abhinandan, et *al.*, 2018)

Réponse hormonale	Sècheresse	salinité	Froid	Température élevée
Acide abscissique	↑	↑	↑	↑
<ul style="list-style-type: none"> - Accumulations des métabolites liées au stress - Fermeture des stomates par l'ABA - L'accumulation de l'ABA dans les anthères impacte négativement la fertilité du pollen 				
Auxines	↓	↓	↓	↓
<ul style="list-style-type: none"> - Régulateur positif de l'élongation et la division cellulaire - Important pour la viabilité du pollen/ Entraîne la stérilité du pollen - Réduit la croissance/ allocation des ressources pour la reproduction et le remplissage des grains 				
Cytokinines	↓	↓	↓	↓
<ul style="list-style-type: none"> - Promotion de division cellulaire et prolifération - Le développement de l'endosperme qui est essentiel pour le rendement du blé - Régule le méristème apical caulinaire - Préservation de la photosynthèse - La détoxification des ROS 				
Acide gibbérellique	↓	↓	↓	↓
<ul style="list-style-type: none"> - L'extension de la paroi cellulaire chez le blé - Régule la germination et l'élongation de la tige - Floraison et développement 				
Ethylène	↑	↑	↓ ->	↑ ↑
<ul style="list-style-type: none"> - Régulateur négatif de la croissance - Rôle dans la senescence, abscission des feuilles, maturation des fruits et des graines - Difficile à mesurer a cause de sa nature gazeuse, et se mesure en se référant à l'activité de l'enzyme ACC de sa biosynthèse 				
Acide salicylique	↑	↑	↑	↑
<ul style="list-style-type: none"> - Active les enzymes antioxydantes pour réduire le stress lié aux ROS - Protection des membranes des thylakoïdes - Module la nucléation de la glace lors d'un stress lié au gel - Accumulation des molécules osmoprotectantes ex : la proline 				
Strigolactones	↓	↓	/	/
<ul style="list-style-type: none"> - Etablissement des interactions biotiques dans la rhizosphère - Modulation de l'architecture racinaire et caulinaire - Réponse aux stress abiotiques 				
Brassinostéroïdes	↓	↓	↓	↓
<ul style="list-style-type: none"> - Application exogène : - Augmente l'accumulation des photosynthates - Augmente la fixation du dioxyde de carbone - Augmente/ réduit les niveaux d'ABA et de IAA - Augmente la résistance des plantes aux métaux lourds - La surexpression du BRI1 chez le blé mène à la thermo tolérance 				
Acide jasmonique	↑	↑	↑	↓ -> ↑
<ul style="list-style-type: none"> - Active les enzymes antioxydantes pour réduire le stress lié aux ROS - Peut jouer un rôle dans la régulation de la fermeture des stomates avec l'ABA - Module le cross-talk entre les hormones en conditions de stress abiotiques 				

2.5.3. Ajustement osmotique

L'ajustement osmotique est un mécanisme effectif de résistance au stress osmotique (lié à la sécheresse ou à la salinité) dans une stratégie de bas potentiel hydrique de la plante. Il assure le maintien de la turgescence par accumulation de solutés compatibles. Il s'agit de molécules hautement solubles, de faible poids moléculaire et non toxique, ils sont sans charge et tendent à être neutres au pH physiologique (Farooq *et al.*, 2009).

Ces solutés compatibles s'accumulent majoritairement dans le cytoplasme et n'interfèrent en aucune mesure avec le métabolisme normal de la plante, leur principal rôle étant, de préserver la turgescence des cellules, en maintenant une osmolarité intracellulaire égale à l'osmolarité extracellulaire, évitant ainsi un efflux (allant du dedans vers le dehors) d'eau de la cellule. Etant donné que l'augmentation du potentiel osmotique peut s'accompagner d'une accumulation d'ions, les osmolytes vont alors assurer la stabilisation des protéines, la prévention de l'intégrité membranaire ainsi que l'élimination des radicaux libres, tout en évitant la déshydratation cellulaire (Mahajan et Tuteja, 2005).

a- Proline

Lorsqu'elles sont exposées à des conditions stressantes, les plantes accumulent toute une série de métabolites, en particulier des acides aminés. Les acides aminés ont traditionnellement été considérés comme des précurseurs et des constituants des protéines, et jouent un rôle important dans le métabolisme et le développement des plantes. Un grand nombre de données suggère une corrélation positive entre l'accumulation de proline et le stress des plantes (Hayat *et al.*, 2012).

La proline (un acide aminé) joue un rôle très bénéfique dans les plantes exposées à diverses conditions de stress. En plus d'agir comme un excellent osmolyte, la proline joue trois rôles majeurs lors d'un stress, c'est-à-dire comme un chélateur de métaux, une molécule de défense antioxydante et une molécule de signalisation. Un environnement stressant entraîne une surproduction de proline dans les plantes, cette dernière confère une tolérance au stress en maintenant la turgescence des cellules ou l'équilibre osmotique ; en stabilisant les membranes, empêchant ainsi les fuites d'électrolytes ; et en ramenant les concentrations d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) à leurs concentrations normales, empêchant ainsi l'éclatement oxydatif dans les plantes (Hayat *et al.*, 2012).

b- Sucres solubles

Pour atténuer l'effet du stress abiotique, les plantes produisent divers composés, parmi lesquels les sucres sont apparus comme une biomolécule potentielle. Traditionnellement, les sucres sont connus pour leur rôle de stockage et de translocation du carbone et leur rôle structurel dans les plantes. Au cours de la dernière décennie, les sucres sont maintenant connus pour leur participation à la tolérance au stress abiotique.

Les sucres peuvent agir comme des osmo-protecteurs lors de la déshydratation cellulaire. Ils agissent soit en capturant directement les espèces réactives de l'oxygène, soit en induisant les activités d'autres composants du système antioxydant d'une plante. De plus leur rôle dans la voie de signalisation, qui module l'expression de gènes importants qui assurent la tolérance de la plante au stress abiotique (Gangola et Ramadoss, 2018).

L'accumulation des sucres tels que le saccharose, le tréhalose, les hexoses et les oligosaccharides de la famille des raffinoses et des polyols, est obtenue le plus souvent, par une hydrolyse accrue de l'amidon, permettant ainsi aux plantes une préservation de l'intégrité membranaire et, en enveloppant les protéines, ils protègent ces dernières de la perte de leur conformation.

2.5.4. Protéines liées à la tolérance aux stresses

a- Déhydrines

Les déhydrines (DHN) font partie des protéines LEA (Late- Embryogenesis-Abundant) et elles sont inductibles par la déshydratation (Campbell et Close, 1997). Elles agissent comme chaperons dans la protection des protéines et des structures membranaires (Bravo et *al.*, 2003). Les déhydrines se caractérisent par une séquence conservée de 15 acides aminés, situés au voisinage du groupe carboxylique terminal et une succession de résidus de lysine. Les déhydrines basiques s'expriment durant la déshydratation, alors que les déhydrines acides sont impliquées dans l'acclimatation au froid.

b- Aquaporines

Les aquaporines (AQP) sont des protéines membranaires appartenant à la superfamille des protéines intrinsèques majeures (MIP) qui jouent un rôle important dans les relations hydriques chez les plantes. Le rôle principal des aquaporines dans les plantes est le transport de l'eau et d'autres petites molécules neutres à travers les membranes biologiques cellulaires.

Les AQP ont des caractéristiques remarquables pour fournir un flux d'eau efficace et souvent spécifique qui leur permet de transporter l'eau dans et hors des cellules le long du gradient de potentiel hydrique (Kapilan, *et al.*, 2018).

Les AQPs des plantes sont classées en cinq sous-familles principales comprenant les protéines intrinsèques de la membrane plasmique (PIPs), les protéines intrinsèques des tonoplastes (TIPs), les protéines intrinsèques de la noduline 26 (NIPs), les petites protéines intrinsèques de base (SIPs) et les protéines intrinsèques X (XIPs). La régulation de l'activité des AQP et de l'expression génétique est également considérée comme faisant partie des mécanismes d'adaptation aux conditions de stress et repose sur des processus et des voies de signalisation complexes ainsi que sur des facteurs transcriptionnels, traductionnels et post-transcriptionnels complexes ; elle joue un rôle clé dans la réponse des plantes aux stress environnementaux en maintenant l'absorption et le mouvement de l'eau dans la plante (Kapilan, *et al.*, 2018).

c- Protéines de choc thermique (HSP)

Les plantes produisent une famille de protéines appelées protéines de choc thermique (HSP) en réponse soit à un choc thermique rapide, soit à une augmentation progressive de la température et elles sont considérées comme des protéines qui s'expriment généralement en réponse à des conditions de stress. En fonction de leur poids moléculaire, les principales Hsp synthétisées par les plantes appartiennent à cinq classes : Hsp100, Hsp90, Hsp70, Hsp60 (kDa), et les petites Hsps (Bhattacharya, 2019).

Pour qu'une cellule survive au stress, il est très important de maintenir les protéines dans leur conformation fonctionnelle, par ailleurs l'agrégation de protéines dénaturées doit être empêchée. Le rôle général des protéines de choc thermique est d'agir comme des chaperons moléculaires, et aident au maintien de la conformation fonctionnelle des protéines végétales et la prévention de l'agrégation des protéines dénaturées, qui entraînent une perturbation du métabolisme, jouant alors un rôle essentiel dans la tolérance aux stress biotiques et abiotiques. Les HSP améliorent la stabilité des membranes et détoxifient les espèces réactives de l'oxygène (ROS) en régulant positivement le système d'enzymes antioxydantes (Bhattacharya, 2019).

2.5.5. Induction du système de détoxification

Les plantes traitent principalement le stress oxydatif par un mécanisme de défense endogène constitué d'enzymes différentes et d'antioxydants non enzymatiques. Dans les cellules végétales, le système de défense antioxydant et l'accumulation de ROS maintiennent un équilibre stable.

Le maintien d'un niveau optimal de ROS dans la cellule permet des réactions biologiques redox appropriées et la régulation de nombreux processus essentiels pour les plantes tels que la croissance et le développement. Ce niveau intermédiaire est maintenu par l'équilibre entre la production de ROS et le piégeage de ces derniers. Cependant, en conditions de stress, la surgénération des ROS démolit l'équilibre et provoque des dommages cellulaires, entraînant la mort cellulaire programmée (PCD) ainsi qu'une diminution de la productivité des plantes (Hasanuzzaman, et *al.*, 2020) (figure 6).

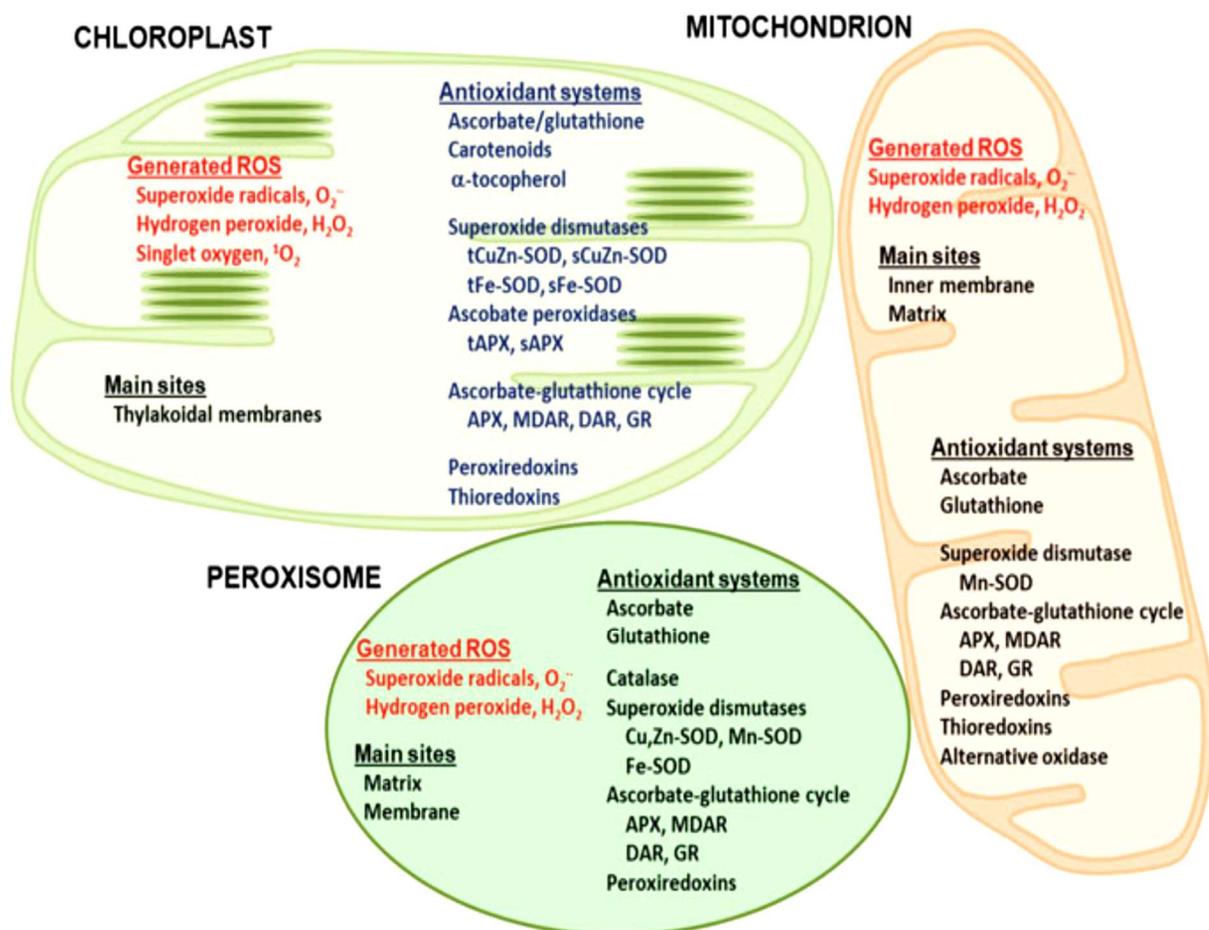


Figure 6 : Principales espèces réactives de l'oxygène (ROS) et antioxydants signalés dans les organites des cellules végétales (Gupta, et *al.*, 2018)

a- Détoxification enzymatique

Dans les plantes supérieures, les protéines clés de piégeage/modulation des ROS comprennent un ensemble d'enzymes, notamment la superoxyde dismutase (SOD), la catalase (CAT), l'ascorbate peroxydase (APX), la glutathion peroxydase (GPX), les peroxiredoxines (Prx) et les thioredoxines (Trx). En plus des enzymes antioxydantes de piégeage mentionnées ci-dessus, un certain nombre d'autres enzymes présentes dans plusieurs compartiments cellulaires sont impliquées dans la préservation de l'homéostasie redox, soit en piégeant directement les ROS et les sous-produits ROS spécifiques, soit en remplaçant les antioxydants (à certains égards, ces enzymes pourraient également être décrites comme des antioxydants). Ces enzymes comprennent la déhydroascorbate réductase (DHAR), la monodéhydroascorbate réductase (MDHAR), les peroxydases (POD) ou les glutathion S-transférases (GST), la glutathion réductase (GR) et les oxydases alternatives (AOX) (Hasanuzzaman, et *al.*, 2020). En outre, les APX, MDHAR, DHAR et GR sont capables de fonctionner en synergie grâce au cycle ascorbate-glutathion, qui est largement situé dans plusieurs organites cellulaires des plantes.

b- Détoxification non-enzymatique

Les plantes contiennent également des antioxydants non enzymatiques, tels que l'acide ascorbique (vitamine C, ASC), le glutathion (GSH), les tocophérols (vitamine E) et les carotènes (provitamine A), qui agissent de concert avec des enzymes antioxydantes pour tolérer la génération intracellulaire de ROS, ce qui peut contribuer à favoriser la croissance et le développement des plantes, le cycle cellulaire, la signalisation hormonale, et parfois aussi dans le renforcement des réponses aux facteurs de stress environnementaux abiotiques/biotiques (Hasanuzzaman, et *al.*, 2020).

Chapitre II : Contribution des CMA à la tolérance aux stress abiotiques chez le blé

1. Symbiose mycorrhizienne

Dans les sols, les plantes sont colonisées par un certain nombre d'organismes vivants. Certains microorganismes, en particulier les bactéries et les champignons bénéfiques, peuvent améliorer les performances des plantes en développant une association symbiotique avec les racines de celles-ci, le cas de la symbiose mycorrhizienne.

La signification littérale du terme mycorhize - "myco" signifie "champignon" et "rhiza" signifie "racine" - reflète le sens commun, c'est-à-dire un champignon infectant ou habitant les racines (Hameed et *al.*, 2014). La mycorhize est une association symbiotique non pathogène entre les racines et les champignons. Dans cette association, le champignon reçoit les produits photosynthétiques synthétisés par la plante et, à son tour, facilite la vie de la plante en augmentant la disponibilité des principaux éléments nutritifs, en particulier le phosphore et l'azote, en améliorant leur photosynthèse et les protégeant contre les maladies et les toxicités des métaux lourds (Liu et *al.*, 2015).

1.1. Types de mycorhizes

En fonction des associations entre les plantes et les champignons, les mycorhizes sont classées en trois groupes : les ectomycorhizes, les endomycorhizes et les ectoendomycorhizes (avec un comportement mixte entre les ectomycorhizes et les endomycorhizes), mais l'attention des chercheurs s'est surtout portée sur le second groupe.

a. Les ectomycorhizes

Les ectomycorhizes sont formées par des champignons Basidiomycètes et Ascomycètes dont les racines proviennent de plantes des régions tempérées froides, notamment les sapins, les pins et les mélèzes dans les forêts boréales et subalpines, et les chênes et les peupliers dans les forêts de feuillus (Smith et Read, 2010). Le champignon, qui est un symbiote obligatoire, forme un manteau d'hyphes autour de la racine et enveloppe complètement l'extrémité de la racine mais ne pénètre jamais à l'intérieur des cellules (figure7) (Allen., 1992)

b. Les endomycorhizes

L'endomycorhize est différente du type de structure précédent : les hyphes du champignon non seulement se développent à l'intérieur de la racine de la plante, mais pénètrent les parois cellulaires de la racine et s'enferment dans la membrane de la cellule (Bonfante et Genre, 2010) Cela permet d'établir une relation symbiotique plus invasive entre le champignon et la plante. Les endomycorhizes ont en outre été classées en cinq grands sous-groupes : les endomycorhizes circulaires, les endomycorhizes éricoïdes, arbutoides, monotropoïdes et mycorhizes des orchidées (Peterson et *al.*, 2004), mais les mycorhizes à arbuscules (MA) sont les plus

omniprésents dans la nature et affectent de nombreuses plantes (tant cultivées que vivant dans des écosystèmes naturels), et les plus étudiées dans le domaine de la recherche agricole (Brundrett et Tedersoo, 2018)

c. Les ectendomycorhizes

Ces associations allient à la fois des caractères d'ectomycorhizes (manteau fongique, réseau de Hartig) et des caractères d'endomycorhizes (pelotons intracellulaires). Deux grandes catégories d'ectendomycorhizes peuvent être citées : les ectendomycorhizes monotropoïdes et les ectendomycorhizes arbutoïdes

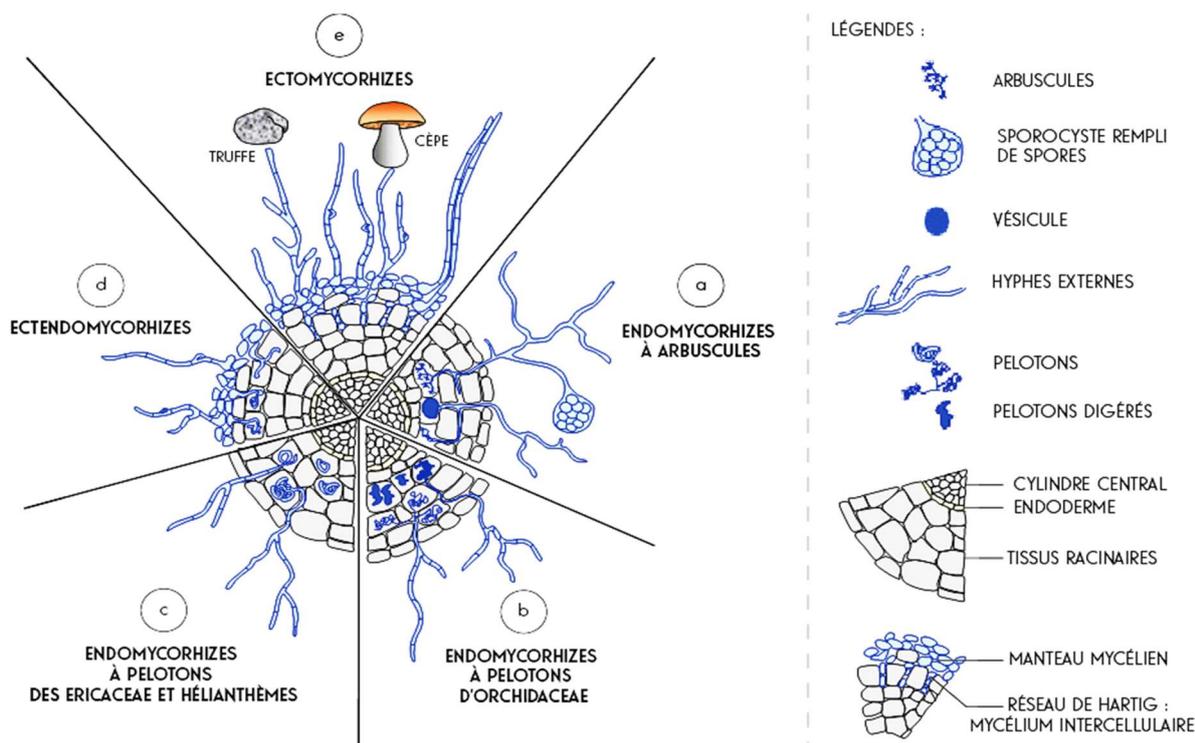


Figure 7 : Les principaux types de morphologie mycorhizienne, représentés sur une coupe transversale de racine (Le Tacon, 1985).

(a) endomycorhizes à arbuscules ; (b) endomycorhizes à pelotons d'Orchidaceae ; (c) endomycorhizes à pelotons des Ericaceae et Hélianthèmes ; (d) ectendomycorhizes ; (e) ectomycorhizes

1.2. Champignon mycorrhizien à arbuscules (CMA)

Les champignons qui se développent en MA appartiennent au phylum Glomeromycota et entretiennent des relations mutualistes avec plus de 80 % des plantes vasculaires (Simon et *al.*, 1993); une fois en contact avec la racine de l'hôte, ils pénètrent à travers l'épiderme et établissent leurs hyphes dans le parenchyme cortical (figure 7) . La pénétration du champignon à l'intérieur de la surface de la racine peut se faire selon trois modalités différentes : il peut

former un appressorium, d'où proviennent les hyphes intracellulaires ; pénétrer à travers un cheveu racinaire ; ou pénétrer à travers les cellules des couches externes qui sont souvent mortes et s'écaillent. À ce stade, les hyphes, s'approfondissent dans la racine, colonisent abondamment les cellules et subissent une ramification intense, formant des arbuscules avec un cycle de vie de 7 à 12 jours, ces derniers servent de site d'échange entre les champignons et la plante hôte ainsi que l'accumulation de nutriments de réserve (Ganugi, *et al.*, 2019).

Ces champignons sont des symbiotes obligatoires et forment une association symbiotique mutualiste avec la plante par un échange de substances entre eux : le champignon reçoit du carbone pour compléter son cycle de vie et, en même temps, il apporte des avantages nutritionnels à la plante (Wipf *et al.*, 2019). Parmi les hydrates de carbone produits par la plante par photosynthèse, 10 à 40 % peuvent être absorbés par le champignon mycorhizien. De plus, Les réseaux mycéliens extraracinaires semblent pouvoir conserver leur capacité à établir des symbioses mycorhiziennes avec les plantes et peuvent survivre jusqu'à cinq mois après l'enlèvement de la partie aérienne, en absorbant les nutriments libérés par les racines mortes (Pepe *et al.*, 2018).

1.2.1. Classification des CMA

Oehl *et al.* (2011) ont proposé une classification basée sur des caractères génétiques et morphologiques combinés. Les caractères génétiques comprennent des séquences partielles de β -tubuline, de la petite et large sous-unité de l'ARNr et des caractères morphologiques associés à la couleur, la forme et l'épaisseur, la fermeture des pores des hyphes subtendus etc. Dans leur classification, ils ont divisé le Phylum Glomeromycota en trois classes, à savoir les Gloméromycètes, les Archéosporomycètes et les Paragloméromycètes. La classe des Gloméromycètes comprend trois ordres : Glomerales, Diversisporales et Gigasporales. Les deux premiers ordres forment des vésicules et des arbuscules, tandis que le dernier forme des arbuscules et des cellules auxiliaires extra racinaires (figure 8).

Des études moléculaires menées par Schubler (2001) ont confirmé, grâce au séquençage de l'ARN ribosomique, que toutes les espèces des CMA appartiennent au même clade monophylétique et qu'elles sont clairement séparées des autres champignons. Les progrès des techniques moléculaires ont permis l'identification directe des isolats de CMA des racines ou rhizosphères infectantes, et la diversité génétique des différentes espèces a également été confirmée.

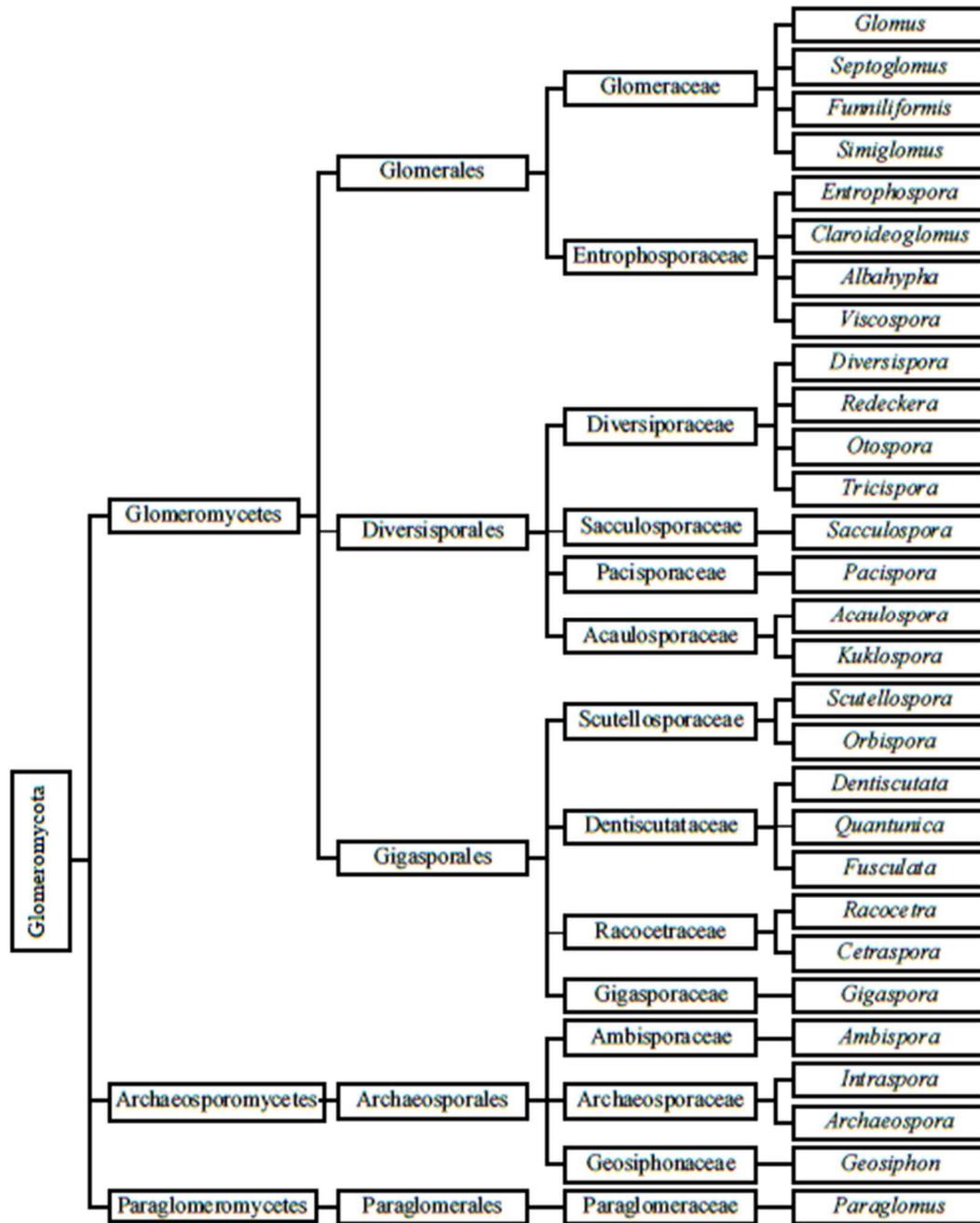


Figure 8 : classification des CMA selon Ohel et al. (2011)

1.2.2. Structure des champignons mycorhizes à arbuscules

Au cours de leur cycle de vie, les CMA forment donc des structures différentes (figure 9) (des arbuscules, des vésicules, des cellules auxiliaires, mycélium interne / externe) et des spores (Morton, 1990). Ces structures possèdent chacune une fonction plus ou moins propre.

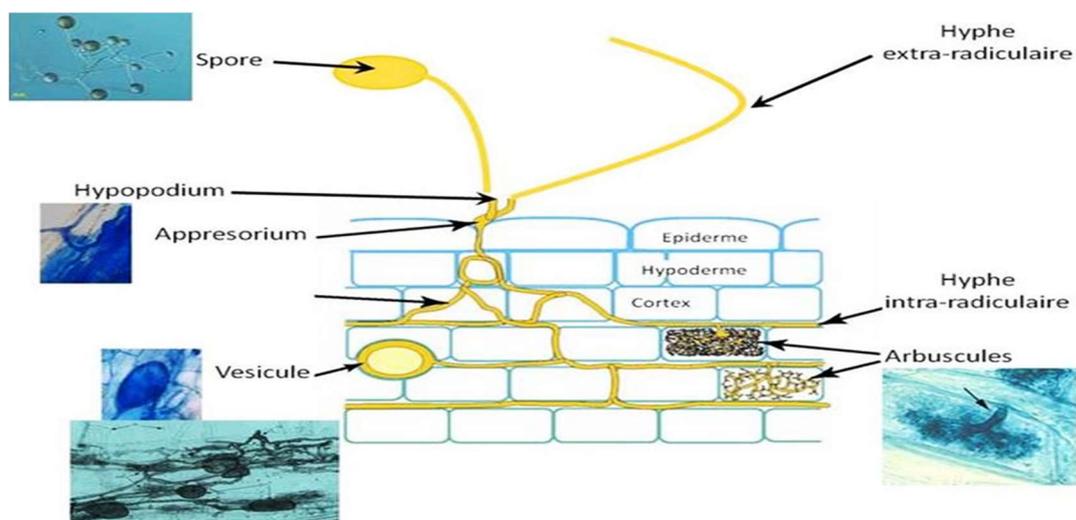


Figure 9 : les différentes structures des champignons mycorhiziens à arbuscules (Berutti et *al.*, 2014).

a. spores

La spore sert d'organe de stockage et de propagation des CMA. Elle germe et donne naissance à des filaments mycéliens. Lorsque les hyphes entrent en contact avec une jeune racine, ils forment un appressorium, qui rentre, se propage et se différencie à l'intérieur des racines en arbuscules et dans certains cas en vésicules.

Les spores se trouvent en dimensions différentes de 40 à plus de 500 μ m, et elles possèdent des parois ou enveloppes extrêmement épaisse qui les protègent contre les stress environnementaux. (Garbaye, 2013).

b. Arbuscules

L'arbuscule est l'unité au niveau de laquelle se produisent les échanges entre la plante hôte et le champignon. C'est une ramification latérale des hyphes fongiques dans les cellules du cortex racinaire où le champignon pénètre et croît à l'intérieur. La membrane de la cellule hôte s'invagine et enveloppe le champignon, ce nouveau compartiment fournit un contact direct entre le champignon et la plante.

c. Vésicules

La vésicule est une structure de stockage à paroi fine, a contenu lipidique et apparaît généralement dans les espaces intercellulaires. Les vésicules ont une forme ovoïde, globulaire ou ellipsoïde et contiennent une à deux parois minces.

d. Hyphes

D'un point de vue morphologique, les hyphes des CMA sont coenocytiques (hyphes dépourvus de septa) (Reinhardt, 2007). la plupart des noyaux bougent ainsi librement dans les hyphes bien que certains situés en position latérale semblent immobiles (Bago et *al.*,

1999). Les hyphes intra-radicaux sont reliés aux arbuscules et se prolongent de façon extraradiculaire dans le sol. Elles se propagent dans le sol créant ainsi un réseau mycélien qui peut atteindre des longueurs importantes allant jusqu'à plusieurs dizaines de mètres par gramme de sol (Leake et *al.*, 2004). La capacité des différents CMA à former ces réseaux mycéliens peut différer.

En fonction de leur activité principale, on peut distinguer plusieurs types d'hyphes extraracinaires :

- Les hyphes d'absorption, très ramifiées et minces, elles prélèvent les molécules du sol.
- Les hyphes conducteurs ayant un diamètre plus important et un cytoplasme peu abondant.
- Les hyphes d'infection qui peuvent coloniser de nouvelles racines.
- Les hyphes sporogènes qui donneront naissance aux spores.

1.2.3. Etablissement de la symbiose et cycle de développement du CMA

Le développement d'une symbiose mycorhizienne fonctionnelle nécessite une coordination fine entre les deux partenaires (c'est-à-dire les champignons MA et la plante hôte) impliquant une série d'événements de reconnaissance menant à l'intégration morphologique et physiologique de ces symbiotes (Bucher et *al.*, 2014) (figure 10). Principalement dans des conditions de carence en nutriments, cette communication conduit à l'établissement d'une association qui commence dans la rhizosphère avec la production et l'exsudation de molécules de signalisation - les strigolactones (SL) par les plantes hôtes - qui sont reconnues par les champignons MA, stimulant ainsi la croissance de leur hyphes et donnant lieu au stade dit **pré-symbiotique**.

En réaction, les plantes perçoivent des signaux fongiques diffusibles appelés "facteurs Myc" au niveau de la membrane plasmique de la plante, par les récepteurs (LysM) qui préparent activement l'environnement intracellulaire et induisent des réponses spécifiques à la symbiose dans la racine de l'hôte, (Genre et Bonfante 2010) conduisant finalement à la formation d'une structure fongique caractéristique très ramifiée, gonflée et aplatie appelée appressorium sur les cellules épidermiques de la racine. Cet événement marque le début de **la phase symbiotique** de l'interaction. Par conséquent, les hyphes fongiques pénètrent dans les racines de l'hôte, à l'aide d'une production localisée d'enzymes hydrolytiques dégradant la paroi, et par l'exercice d'une pression hydrostatique par la pointe de l'hyphes.

La colonisation progresse ensuite pour produire une structure caractéristique en forme d'arbre - "arbuscule" - qui se développe dans les cellules corticales de la racine où se produit l'échange de carbone de l'hôte et de nutriments du champignon (Ganugi, et *al.*, 2019). En outre, des vésicules sont également formées par certaines espèces de champignons qui servent de structure de stockage. Après la colonisation des racines, les champignons MA forment des réseaux mycéliens étendus à l'extérieur de la racine, qui aident à l'acquisition des nutriments minéraux à partir du sol, en particulier ceux dont les formes ioniques ont une faible mobilité ou sont présents en faible concentration dans la solution du sol, comme le phosphate et l'ammoniac.

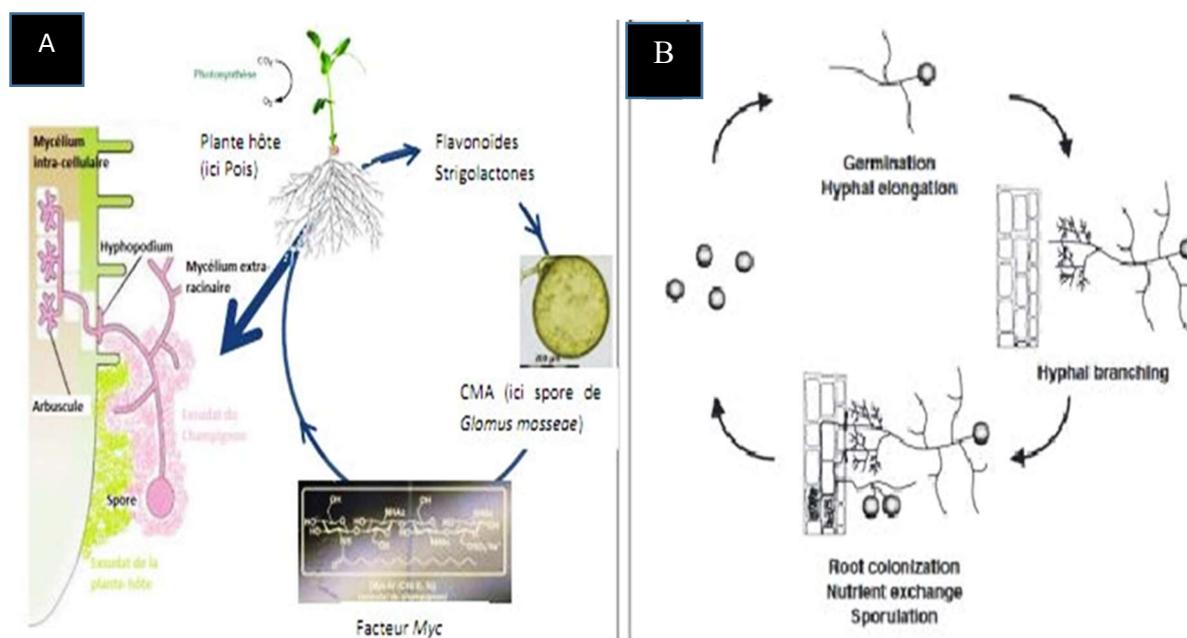


Figure 10 : Schématisation de l'établissement de la symbiose mycorhizienne (A) et du cycle de vie des CMA (B), (Akiyama, 2007).

2. La contribution des CMA à la tolérance du blé aux stress abiotiques

Il est essentiel pour la productivité agricole et aussi pour la durabilité de l'environnement d'améliorer la tolérance des plantes au stress, car les cultures qui résistent mal au stress consomment beaucoup trop d'eau et d'engrais et pèsent donc lourdement sur l'environnement (Zhu, 2016). Les modulations de la physiologie et de la biochimie des espèces végétales qui sont transmises par ces facteurs environnementaux entraînent une altération de la croissance et, par conséquent, du rendement, ce qui constitue une menace majeure pour la sécurité alimentaire mondiale (Talaat, 2019).

De nombreux chercheurs ont clairement attribué la croissance accrue et l'atténuation du stress induites par les CMA à l'amélioration de l'absorption et du transfert des nutriments et de l'eau, ce qui conduit à une meilleure osmorégulation et à une utilisation plus efficace de l'eau, en plus de la réduction de la production des ROS. En fait, la contribution des CMA à l'amélioration de la tolérance aux stress abiotiques se fait à deux niveaux :

- l'amélioration de l'environnement de la plante, la rhizosphère particulièrement.
- L'amélioration au niveau de la plante en régulant ses processus métaboliques.

2.1. Effet des CMA sur la qualité du sol et synthèse de glomaline

Les CMA forment des vésicules, des arbuscules et des hyphes dans les racines, ainsi que des spores et des hyphes dans la rhizosphère. La formation d'un réseau d'hyphes par ces derniers avec les racines des plantes améliore considérablement l'accès des racines à une grande surface de sol, et l'augmentation de l'absorption d'eau et de nutriments ce qui entraîne une amélioration de la croissance des plantes (Ganugi, et *al.*, 2019), ainsi leur contribution pour accélérer le processus de décomposition de la matière organique du sol (Paterson et *al.*, 2016).

- Synthèse de Glomaline

La glomaline est une sorte de glycoprotéine produite par des champignons mycorrhiziens à arbuscules du phylum Glomeromycota, qui présente certaines caractéristiques des hydrophobines (Les hydrophobines sont un groupe de petites protéines riches en cystéine qui ne sont exprimées que par des champignons filamenteux lichénisés ou non. Ils sont connus pour leur capacité à former un revêtement hydrophobe à la surface d'un objet) avec une insolubilité et une difficulté d'extraction. Cette protéine est hautement homologue de la protéine de choc thermique 60 (HSP60) (Gao, et *al.*, 2019).

Dans les sols, la glomaline est mesurée en tant que protéine du sol (GRSP) sa présence est fortement corrélée positivement avec la stabilité des agrégats du sol, car il s'agit d'un nouveau composant de la matière organique de ce dernier. Elle représente un fonctionnement potentiel dans les écosystèmes du sol, et comprend la promotion du stockage du carbone organique de ce dernier (environ 30 à 40 % de C et ses composés apparentés) (Gao, et *al.*, 2019).

La glomaline (GRSP) a aussi un rôle dans le maintien de la teneur en eau des sols exposés à différents stress abiotiques, ce qui plus tard régule les fréquences de l'eau entre le sol et les plantes, déclenchant automatiquement le développement des plantes, en renforçant leur

résistance et réduisant la toxicité des métaux lourds. La GRSP est donc l'un des sujets multidisciplinaires les plus importants entre la physiologie fongique et la biochimie du sol. Malgré les nombreux travaux réalisés sur la glomaline à partir de 1996, il reste des lacunes à combler, notamment en ce qui concerne la purification, les caractéristiques structurales et les réponses environnementales (Gao *et al.*, 2019)

2.2. Effet des CMA sur la photosynthèse

L'inoculation des plantes de « blé » par les champignons mycorhiziens arbusculaires s'est avérée positive sur l'activité photosynthétique et les processus qui lui sont associés, en conditions normales comme en conditions de stress. Tels que la conductance stomatique et les échanges gazeux, la transpiration et la teneur relative en eau ; l'amélioration de ces paramètres peut être due à l'augmentation de l'absorption de l'eau chez les plantes inoculées grâce à la présence d'hyphes extra-racinaires, ou grâce à une régulation stomatique via des signaux hormonaux. Une augmentation significative des pigments photosynthétiques et de la chlorophylle totale est en partie liée à l'augmentation du taux de photosynthèse dû à la demande exercée par la symbiose, ou à l'amélioration de l'absorption du magnésium et de l'azote, composants essentiels de la chlorophylle (Mathur *et al.*, 2019).

2.3. Effet des CMA sur la morphologie des racines

Une modification de la morphologie des racines est associée à une amélioration de la conductance des racines. L'activité des méristèmes des apex des racines est diminuée par les CMA, ce qui entraîne une augmentation de la formation de racines adventives. Ces modifications de la morphologie des racines facilitées par les CMA peuvent contribuer à maintenir l'absorption des nutriments et la stabilité de l'eau dans la plante hôte sous l'effet du stress osmotique (Bahadur *et al.*, 2019).

2.4. Effet des CMA sur l'acquisition des nutriments

Cette relation symbiotique joue un rôle important dans le transfert de nutriments, et peut améliorer de manière significative la concentration de divers macro-nutriments et micro-nutriments, ce qui entraîne une augmentation de l'efficacité de photosynthèse et donc une augmentation de l'accumulation de biomasse (Ganugi, *et al.*, 2019).

a. Phosphore et Azote

Le phosphore est considéré comme l'élément le plus important qui est absorbé à un taux plus élevé par la plante hôte via l'activité du CMA qui produit différentes enzymes dont les phosphatases (Miransari, 2016), ce qui améliore la disponibilité du P sous contrainte abiotique.

En plus du phosphore, les CMA ont la capacité d'absorber et de transférer l'azote aux plantes voisines ou aux plantes hôtes. Plusieurs études ont montré qu'environ 20 à 75 % de l'absorption totale de N des plantes mycorhizées peuvent être transférés par les CMA à leurs hôtes (Hashem et *al.*, 2018). L'augmentation de l'azote entraîne une augmentation de la teneur en chlorophylle, et donc une meilleure activité photosynthétique.

Dans une étude conduite sur l'effet des CMA sur le métabolisme du P et du N chez le blé en condition de stress hydrique, les activités des enzymes nitrate réductase, nitrites réductase, glutamine synthétase et la phosphatase ont été augmentées chez les plantes inoculées, suggérant que l'augmentation de la concentration des nutriments permet aux plantes de mieux tolérer le stress (Berwal et Kumar., 2017)

b. Autres nutriments

Un effet positif sur l'acquisition des nutriments peu mobiles a aussi été rapporté, tels que le potassium (K), le calcium (Ca), le magnésium (Mg), le fer (Fe), le zinc (Zn) et le cuivre (Cu) chez les plantes soumises à des stress environnementaux défavorables (Talaat et Shawky, 2013). L'absorption de ces éléments s'accompagne d'une réduction de l'absorption d'ions toxiques tels que le Na⁺ dans les plantes inoculées.

L'inoculation par les CMA réduit le rapport Na/K grâce à une amélioration significative de l'absorption des ions K⁺, ce qui conduit au maintien de l'activité enzymatique et d'autres voies métaboliques importantes (Hashem et *al.*, 2018). Les plantes ont tendance à absorber plus d'ions Na⁺ lorsque la concentration de NaCl est élevée dans le sol et que le pouvoir d'absorption des ions K⁺ est diminué, assurer des rapports K⁺/Na⁺, Ca²⁺/Na⁺ et NO₃⁻/Cl⁻ plus élevés dans les tissus, par les CMA permet d'orienter le fonctionnement des processus métaboliques chez la plante.

2.5. Effet des CMA sur le système de défense antioxydant

Il est admis que l'effet commun des stress abiotiques sur les plantes consiste en la production des espèces réactives d'oxygène (ROS) tels que les radicaux anioniques superoxydes, l'oxygène singulet, le peroxyde d'hydrogène et les radicaux hydroxyles, qui

entravent la fonction cellulaire et, dans des conditions extrêmes, peut entraîner la mort (Rasool, et *al.*, 2019). Cependant, il convient de noter qu'un système antioxydant efficace permet d'éviter le stress oxydatif déclenché par les ROS et de maintenir l'équilibre redox cellulaire à des niveaux adéquats (Gupta, et *al.*, 2018). Des recherches menées sur l'effet des CMA sur le stress oxydatif chez les plantes montrent que l'inoculation par ces derniers régule le système antioxydant, ce qui entraîne une élimination rapide des ROS et donc le maintien des niveaux redox cellulaires (Taalat et shawky, 2014b).

Les CMA protègent les membranes en maintenant une plus grande teneur en composants d'acides gras polyinsaturés, et ce mécanisme a été attribué à la régulation positive du système de défense antioxydant et à la réduction de la production de ROS tels que H₂O₂ et OH (Talaat et Shawky 2014b). Un tel impact des CMA sur les acides gras membranaires dans des conditions de salinité entraîne une amélioration de l'intégrité de la membrane plasmique, diminuant ainsi la fuite des composants cellulaires.

L'inoculation par les CMA améliore l'activité des composants antioxydants clés, développant ainsi un mécanisme de protection fort contre les effets nocifs des ROS. Par la régulation à la hausse des activités des enzymes SOD, CAT, et GR (Talaat et Shawky, 2014b).

2.6. Effet des CMA sur l'ajustement osmotique et l'accumulation des osmolytes

Il a été signalé que l'inoculation par les CMA modulait la biosynthèse d'osmoprotectants importants tels que la proline, la glycine bêtaïne et les sucres solubles, protégeant ainsi la photosynthèse en améliorant l'intégrité des membranes chloroplastiques et le maintien de la turgescence et le potentiel osmotique (Ruiz-Lozano et *al.*, 2012).

Il existe aussi une corrélation positive entre la présence de mycorhization et la teneur en sucre qui est probablement due à l'effet de puits du champignon qui obtient des sucres à partir des tissus photosynthétiques (Ruiz-Lozano et *al.*, 2012). L'accumulation de sucres solubles a également été considérée comme une autre stratégie de défense employée par les plantes mycorhizées sous contrainte de salinité (Talaat et Shawky, 2014a).

Tableau 4 : Réponses observées chez quelques céréales inoculées par les CMA exposées à divers traitements de stress abiotique (Begum, et *al.*, 2019)

Stress	Espèces hôtes	Les espèces de champignons	Réponses observées
Sécheresse	<i>Triticum aestivum</i> L.	<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus fasciculatum</i> , <i>Gigaspora decipiens</i>	Augmentation des paramètres de croissance des plantes, et des pigments de chlorophylle totale
	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Glomus mosseae</i>	Potentiel osmotique accru, teneur en chlorophylle et fluorescence, activités des enzymes antioxydantes, acide ascorbique, les enzymes du métabolisme de N et P, et les teneurs en N, P et K
	<i>Triticum durum</i>	<i>Rhizophage intraradices</i>	Une biomasse céréalière plus importante et des teneurs plus élevées en cuivre, fer, manganèse, zinc et gliadines dans les grains
	<i>Zea mays</i>	<i>Rhizophagus intraradices</i> , <i>souche BGCBJ09</i>	Augmentation du poids sec des plantes, de l'absorption de P, N, K et Mg dans les feuilles et de l'efficacité de l'utilisation de l'eau
	Hordeum vulgare	<i>Glomus intraradices</i>	Augmentation du volume des racines, de la teneur en P et de l'activité de l'enzyme phosphatase
Température élevée	<i>Triticum aestivum</i> L.	<i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Funneliformis geosporum</i> , <i>Claroideoglomus claroideum</i>	Augmentation du nombre de grains, de la répartition des nutriments et de la composition des nutriments dans les racines
	<i>Zea mays</i>	<i>Rhizophagus intraradices</i> , <i>Funneliformis mosseae</i> , <i>F. geosporum</i>	Augmentation de la longueur des feuilles, de la hauteur des plantes, du nombre de feuilles, de la chlorophylle a, du taux de photosynthèse, de la conductance stomatique et du taux de transpiration
Salinité	<i>Oryza sativa</i> L.	<i>Claroideoglomus etunicatum</i>	Amélioration du rendement quantique de la photochimie du PSII, taux net de photosynthèse, conductance stomatique

3. Mécanismes d'action moléculaires des CMA

Les CMA améliorent la croissance en renforçant la nutrition minérale, en particulier le métabolisme du phosphore, et en affectant de manière significative l'état de santé du sol.

Le rôle bénéfique des CMA dans l'atténuation du stress via la modulation des principaux mécanismes de défense est évident. Cependant, la compréhension du mécanisme exact de l'amélioration causée par ces derniers n'en est qu'à ses débuts. La combinaison d'approches physiologiques, biochimiques et moléculaires s'avérera utile pour étudier les voies de régulation induites par les CMA et maintenir l'intégrité structurelle et fonctionnelle de la cellule dans des conditions normales et de stress (Hashem, *et al.*, 2018).

Grace au développement des technologies lié aux approches omiques et à la bioinformatique, l'image des mécanismes d'action moléculaires des CMA est devenue plus claire. L'idée de base associée aux approches « omiques » consiste à appréhender la complexité du vivant dans son ensemble, au moyen de méthodologies les moins restrictives possibles sur le plan descriptif (Bonvallot et David, 2019). Ces approches peuvent en particulier être utiles pour générer de nouvelles connaissances sur le plan mécanistique (modes d'action).

Caractérisées comme des techniques à haut débit permettant une analyse simultanée d'un grand nombre de variables, elles comprennent principalement la génomique (SNPs par exemple), la transcriptomique (expression des gènes et leur régulation), la protéomique (analyse des protéines) et la métabolomique (étude des métabolites produits). Ces approches permettent d'obtenir de très nombreuses informations sur la réponse cellulaire et/ou tissulaire à une exposition *in vitro* ou *in vivo* (Bonvallot et David, 2019).

3.1.Expression des gènes

L'effet positif de l'inoculation mycorrhizienne sur l'amélioration des paramètres physiologiques et biochimiques de leurs plantes hôtes dans des conditions de stress a été démontré dans plusieurs études, et leur effet sur la modulation de l'expression génique n'en est qu'à ses débuts, et les résultats obtenus sont prometteurs (tableau 5, 6).

Les CMA sont donc capables d'influencer l'expression des gènes de leur plante hôte dans des conditions environnementales stressantes pour que cette dernière puisse s'en sortir avec le moins de dégâts possibles.

Les gènes étudiés chez le blé peuvent être classés en plusieurs catégories selon leurs implications dans les processus métaboliques, parmi ces catégories nous comptons :

a. Les gènes impliqués dans le transport de nutriments et le transport de l'eau :

C'est la classe qui regroupe le plus de gènes car pendant longtemps on a considéré que l'effet des CMA n'est lié qu'à l'amélioration de l'acquisition de ces éléments.

Les gènes de transports de phosphate, nitrates, ammonium, potassium et sulfates ont tous été régulés positivement (tableau 5), ce qui confirme la contribution des CMA à l'amélioration de l'apport nutritionnel, pour ce qui est des gènes d'aquaporines responsables du transport de l'eau nous avons une régulation négative probablement afin de maintenir un meilleur potentiel hydrique et limiter les pertes d'eau en conditions de stress.

b. Les gènes impliqués dans le système de défense antioxydant :

Le système de défense antioxydant est l'un des principaux mécanismes de tolérance des plantes aux stress abiotiques. Les variétés possédant un système de défense performant sont considérées comme des variétés tolérantes.

L'effet des CMA sur le système antioxydant a été confirmé (Taalat et Shwky,2014b) par les études biochimiques qui indiquent une augmentation de l'activité des enzymes antioxydantes et une réduction de la teneur en espèces réactives d'oxygène et en MDA chez les plantes inoculées par rapport aux plantes témoins. Des études moléculaires approuvent ce résultat, l'expression des gènes de la catalase, ascorbate peroxidase et glutathion S-transférase a été régulée positivement (Shahabivand et *al.*, 2016).

c. Gènes liés à la paroi cellulaire

La paroi cellulaire d'une plante est l'interface entre la plante et l'environnement. C'est donc le premier organite qui, sent, perçoit et réagit au stress. Il est donc crucial que l'intégrité de la paroi cellulaire soit préservée afin de permettre aux plantes de percevoir et de répondre rapidement au stress.

Le rôle des CMA dans la modulation des gènes liés à la paroi cellulaire et au réarrangement du cytosquelette a été démontré par (Tarnabi, et *al.*,2020), on trouve les gènes liés à la synthèse de cellulose et qui sont impliqués dans l'expansion cellulaire COBL7 et CESA11, la synthèse de cellulose est considérée comme un caractère de tolérance ; les espèces mutantes qui ne sont pas capables d'assurer une synthèse accrue de cellulose sont plus sensibles aux stress abiotiques.

Les gènes impliqués dans le métabolisme des lipides (XM_020337300.1) et PLP2, les lipides sont des composants essentiels de la membrane plasmique, l'induction de la synthèse des lipides par les CMA indique leur contribution dans le maintien de l'intégrité membranaire.

Les gènes impliqués dans le métabolisme des carbohydrates BGLU12 et GUX1, la synthèse des carbohydrates est fortement liée à la symbiose mycorhizienne car c'est ce que la plante hôte apporte au CMA, en plus leur implication dans l'ajustement osmotique (Tarnabi, et al.,2020) .

Tableau 5 : Gènes modulés par les CMA chez le blé (R : régulation, Ref : références)

Implications	Gène	ID	Description	R	Ref
Transporteurs de nutriments et d'eau	PT2-1	543106	Transporteurs de phosphate	+	Saia, et al., 2015
	Pht1	606396		+	
	NRT1.1	543406	Transporteurs de nitrates	+	
	NRT2	542864		+	
	NAR2.2	543176		+	
	AMT2.1	543453	Transporteur d'ammonium	+	
	AMT1.2	100037530		+	
	AMT3.1	XM_020310974.1		+	Tarnabi, et al., 2020
	Sultr1 ;1	JX896648.1	Transporteurs de sulfate	+	Luo.,et al 2019
	Sultr1 ;3	JX896649.1		+	
	AQP1	DQ867075.1	Aquaporines, transport d'eau	-	Fileccia, et al., 2017
	AQP4	DQ867078.1		-	
PIP1	AF366564.1	-			
HKT1	KF443078.1	Transporteurs de potassium à haute affinité	+	Tarnabi, et al.,2020	
Antioxydants	CAT	543190	Catalase	+	Shahabi vand et al., 2016
	APX	JQ230566.1	Ascorbate peroxydase	+	
	GST	AF387085.1	Gluthation S- transférane	+	
Facteurs de transcription	NAC8	HM027573.1	x	-	Fileccia, et al., 2017
	DREB5	AY781358.1	Dehydration responsive element-binding	-	
	DREB6	AY781361.1		-	
Protéine de stress	DHN15.3	AM180931.1	Déhydrines	-	
Paroi cellulaire	COBL7	XM_020312442.1	COBRA-like protein 7	+	Tarnabi, et al., 2020
	CESA11	XM_020331230.1	Putative cellulose synthase A catalytic subunit 11	+	
	x	XM_020337300.1	Omega-3 fatty acid desaturase, endoplasmic reticulum-like	+	
	PLP2	XM_020293126.1	Patatin-like protein 2	+	
	BGLU12	XM_020329909.1	Beta-glucosidase 12-like	+	
	GUX1	XM_020310973.1	UDP-glucuronate:xylan alphanoglucuronosyltransferase-like	+	

Il existe d'autres gènes modulés par les CMA chez d'autres espèces (Tableau 6) et qui n'ont pas été étudiés et confirmés chez le blé ; on trouve

- **Les gènes impliqués dans la photosynthèse** (cycle de Calvin) régulés positivement et les gènes responsables de la dégradation de la chlorophylle régulés négativement, ce qui confirme la contribution des CMA à l'amélioration de l'activité photosynthétique, au maintien de teneur élevées de chlorophylle (Mathur, et *al.*, 2019).

- **Les gènes de transport** tels que :

- Les transporteurs de type HKT, qui permet le transport de Na⁺ et K⁺ et qui intervient dans le transport de Na⁺ de la racine à la pousse, ainsi que dans le maintien du rapport K⁺:Na⁺ dans la racine.
- Les transporteurs de type NHX, qui est un antiporteur Na⁺/H⁺ localisé dans la vacuole. Il s'exprime dans les racines et les feuilles et séquestre Na⁺ dans la vacuole.
- Les transporteurs de type SOS1, qui est un antiporteur Na⁺/H⁺ impliqué dans l'expulsion du Na⁺ de la cellule. Il peut également participer à l'extrusion du Na⁺ de la racine vers le milieu externe.

Ces transporteurs contribuent au maintien du ratio Na, H et K en condition de stress salin. Bien qu'il soit évident dans la littérature que dans des conditions salines, les plantes inoculées avec les CMA maintiennent un rapport K⁺/Na⁺ plus favorable que les plantes non inoculées.

Les études moléculaires menées sur ces transporteurs montrent leur régulation positive par les CMA en condition de stress salin chez le riz (Porcel, et *al.*, 2016).

- **Gènes liés à la biosynthèse et signalisation de l'ABA** comme l'AO (aldéhyde oxydase), une enzyme clé dans la biosynthèse de l'ABA, régulée négativement maintenant ainsi une concentration plus faible d'ABA dans les racines de plantes inoculées. Par ailleurs Les gènes impliqués dans la régulation de la transcription de l'ABA, le 14-3GF et IPS (D-myo-inositol-3-phosphate synthase) (Li, et *al.*, 2016) ont été régulés positivement. Les CMA sont donc capables de réguler la biosynthèse de l'ABA en modulant les gènes de sa biosynthèse et les gènes responsables de réguler sa transcription, ces résultats sont complémentaires aux résultats physiologiques et expliquent pourquoi les plantes inoculées par les CMA possèdent une meilleure activité photosynthétique et une meilleure conductance stomatique.

Tableau 6 : Gènes modulés par les CMA chez différentes espèces végétales (R : régulation, Ref : références)

Implications	Gène	Espèce	R	Ref
Cycle de Calvin (photosynthèse)	RCA , FBPase, FBPA, SBPase, Rbc L, Rbc S	Concombre (<i>Cucumis sativus</i>)	+	Chen, et <i>al.</i> , 2017
Degradation de la chlorophylle	PaO, PPH	Pastèque (<i>Citrullus lanatus</i>)	-	Mo, et <i>al.</i> , 2016
Proline	P5CS	Lactua sativa	-	
Transporteurs	NHX3, SOS1, HKT2.1, HKT1.5	Riz (<i>Oryza sativa</i>)	+	Porcel, et <i>al.</i> ,2016
Aquaporines	PIP1.1, PIP1.3, PIP1.4, PIP1.6, PIP2.2, PIP2.4, TIP1.1, TIP2.3	Mais (<i>Zea mays</i>)	-	Quiroga, et <i>al.</i> ,2017
Biosynthèse et signalisation ABA	AO (aldehyde oxidase)		-	Li, et <i>al.</i> , 2016
	14-3GF, IPS		+	

3.2.Expression des Micro ARN

En plus de leur implication dans la régulation de transcription et de l'expression des gènes, les CMA se sont avérés capables d'intervenir dans la régulation post-transcriptionnelle par la modulation de l'expression des micro ARN (Fileccia, et *al.*, 2019).

Les microARN (miARN) sont de petits gènes régulateurs largement distribués, ils ciblent à la fois la dégradation de l'ARN messager (ARNm) et la suppression de la traduction des protéines en fonction de la complémentarité des séquences entre le miARN et son ARNm cible (Ying, et *al.*,2008). Ces petits ARN ont été liés à plusieurs réponses au stress chez les plantes, mais leur rôle dans la tolérance au stress est encore loin d'être entièrement compris.

Il a été démontré que de nombreux miARN sont impliqués dans les réponses au stress de la sécheresse dans les tissus des feuilles et des racines de plantes telles que l'orge, en régulant à la baisse les gènes cibles respectifs codant les protéines régulatrices et fonctionnelles (Fileccia, et *al.*, 2019).

Le rôle des CMA dans l'amélioration de la tolérance des plantes de blé au stress osmotique par la modulation de divers processus métaboliques et moléculaires a été largement étudié, et leur implication dans la modulation des micro ARN dans le but d'orienter la réponse

des plantes au stress a été rapportée par Fileccia, et *al.* (2019) chez le blé dur en condition de stress hydrique (tableau 7).

Tableau 7 : micro ARN modulés par les CMA chez le blé en condition de stress hydrique (Fileccia, et *al.*, 2019).

miARN	organe	Régulation	Implications
MiR5384-3p	Feuilles	+	Augmente la nucleodoxinI impliqué dans la protection des enzymes antioxydantes des ROS
MiR156e-3p	Feuilles	+	Conductance stomatique Biosynthèse de l'ABA Osmoprotectants
MiR167c-5p	Feuilles	-	Modification de la morphologie des feuilles
MiR167d-5p	Feuilles	-	Induction de la fermeture des stomates Forte teneur relative en eau
MiR166h-3p	Feuilles	-	Réduit la conductance stomatique Réduit le taux de transpiration
MiR394	Racines	-	Augmente la sensibilité à l'ABA
MiR9666b	Racines	-	Augmente la transcription de miARN et snARN
MiR167e-3p	Racines	-	Inactivation d'auxines et modulation de l'ARF6 et ARF8 ce qui entraîne une modulation du développement des racines

3.3. Expression des protéines

Dans une étude protéomique menée par Bernardo, et *al.* (2017) sur le blé dur et le blé tendre inoculés par les CMA et soumis à une contrainte hydrique (tableau 8), les résultats ont été classés en catégories et on cite les plus fréquentes :

Les protéines liées aux sucres et au métabolisme de la paroi cellulaire, les protéines impliquées dans le réarrangement du cytosquelette et les protéines liées aux réponses aux stress abiotiques et biotiques.

La réponse des deux espèces est différente, le blé dur présente une accumulation plus importante des protéines de stress, des protéines liées aux sucres et au métabolisme de la paroi cellulaire et celle du réarrangement du cytosquelette, tandis que le blé tendre présente de faibles concentrations. A la suite de quoi, l'hypothèse émise par Bernardo, et *al.* (2017) est que le blé

dur est en phase de réponse au stress et la régulation positive de ces protéines contribue à la tolérance ; tandis que le blé tendre n'a pas encore perçu le stress c'est pourquoi la régulation des protéines liées à la tolérance est négative.

Tableau 8 : protéines modulées par les CMA chez le blé tendre et le blé dur en condition de stress hydrique (Bernardo, et *al.*, 2017)

Implication	Protéine	ID	Régulation	
			Blé dur	Blé tendre
Sucres et métabolisme de la paroi cellulaire	UDP-glucose-6-dehydrogenase (UGDH)	W5FQ55	+	+
	sucrose:fructan 6-ructosyltransferase (6-SFT),	B6ECP0	-	-
	beta-hexosaminidase (HEXO;)	W5A7S5	-	-
	GT75-3 protein	W5C539	+	-
	Sucrose synthase (SuSy)	O82073	+	+
	annexin	W5GX39	-	x
Réarrangement du cytosquelette	phosphatidate cytidyltransferase (CDS)	W5DD32	+	+
	Tubulin proteins (TUB)	A4K4Y4, A4K4Y8	+	-
	actin-depolymerization factor 3 (ADF3)	A0A0A7N VN8	-	-
Réponse au stress biotique et abiotique	Peroxidase (PEX)	W5BCG4	+	-
	Superoxide dismutase (SOD) (Fe-Mn)	G1FUU8	+	-
	SOD (Cu-Zn)	H9NAV6	+	+
	Glutamine synthase (GS)	Q45NB5	+	x

3.4.Expression des métabolites

Une étude métabolomique menée par Bernardo, et *al.* (2019) sur le blé dur et le blé tendre inoculés par les CMA et soumis à une contrainte hydrique, révèle que :

Les principaux métabolites modulés négativement en présence des CMA sont des composés lipidiques, impliquées dans la voie de biosynthèse du cholestérol et de la membrane plasmique.

En second lieu viennent les carbohydrates, les acides aminés, et phytohormones dont des composés liés à la voie de l'ABA, brassionostéroïdes (les plus identifiées), gibbérellines, auxine et acide jasmonique.

Cette étude confirme l'implication des CMA dans la modulation des différents processus métaboliques, et des études plus poussées sont nécessaires pour dévoiler les mécanismes exactes de la contribution des CMA à la régulation des différents niveaux : transcription, post-transcription, expression des protéines et métabolites.

- **Synthèse**

L'interaction CMA, blé et stressés abiotiques est très complexe sur le plan moléculaire où plusieurs facteurs peuvent intervenir et font que les résultats obtenus soient contradictoires et dans certains cas complètement opposés, ce qui rend l'établissement d'une voie de régulation par les CMA en condition normale ou de stress très limité et compliqué car les maillons de la chaîne ne sont pas complets.

Parmi les facteurs qui influencent cette étude, on cite en premier lieu le manque d'informations expérimentales et bioinformatiques sur la modulation des mécanismes moléculaires du blé par les CMA en conditions de stressés abiotiques, et ce n'est que récemment que la recherche a découvert l'implication de ces microorganismes dans la régulation moléculaire des processus métaboliques chez la plante hôte, et projette les expériences menées sur d'autres espèces, sur le blé.

Le blé est une céréale dont le génome n'a été entièrement séquencé qu'en 2018, et la majorité de ses gènes ne sont que prédits et nécessitent d'être confirmés par des études expérimentales, en vue d'établir des études transcriptomiques dont plusieurs conditions doivent être combinées, comme le cas de l'interaction : symbiose mycorhizienne x blé x stressés abiotiques. L'établissement de ce genre d'études et la génération de bases de données spécialisées facilitera le développement des études bioinformatiques dans cet axe.

On compte aussi parmi les facteurs qui ont une influence sur cette étude, l'obtention de résultats très variables et peu reproductibles du fait que la compatibilité entre les génotypes fongique et végétal soit variable et donc la réponse en condition de stress soit difficile à prédire. la cas d'une étude menée par Quiroga et *al.* (2017) sur l'expression des gènes des aquaporines chez deux variétés de maïs, une sensible et l'autre tolérante, inoculées par des CMA et soumises à un stress hydrique, les résultats obtenus étaient très différents, les gènes ZmPIP1.1, ZmPIP1.3, ZmPIP1.4, ZmPIP1.6, ZmPIP2.2, ZmPIP2.4, ZmTIP1.1, et ZmTIP2.3 ont été régulés négativement par les CMA chez la variété sensible à la sécheresse et seul le gène ZmTIP4.1 a été régulé positivement . En revanche, chez la variété tolérante à la sécheresse,

seuls trois des gènes aquaporines étudiés (ZmPIP1.6, ZmPIP2.2, et ZmTIP4.1) ont été régulés par les CMA.

Les résultats de cette étude confirment que la régulation contrôlée par les CMA dépend en grande partie du génotype de l'hôte, ce qui la rend variable.

De manière globale, la contribution des CMA à la tolérance aux stress abiotiques chez le blé peut se faire selon deux manières différentes.

La première est la régulation négative des gènes, protéines de stress telles que les aquaporines, les déhydrines, DREB, NAC, ABA, et l'hypothèse émise est que les CMA empêchent les plantes à percevoir le stress en raison de leur contribution à l'acquisition des nutriments et l'absorption de l'eau via leur hyphes extra racinaires. Dans ce cas la plante ne répond pas au stress car elle ne le ressent pas encore.

La deuxième est la régulation positive des gènes liés à la tolérance, le cas des enzymes antioxydants et les gènes liés à la paroi cellulaire et aux métabolismes des sucres et des lipides.

La manière de régulation dépend en fait du moment où l'extraction a été faite pour les études moléculaires et donc de la durée durant laquelle les plantes ont été exposées au stress, car les CMA prolongent la durée avant la perception du stress par la plante en raison de leur contribution dans l'apport de l'eau et nutriments, et une fois la plante perçoit le stress les CMA boostent son système de défense et donc améliorent sa tolérance.

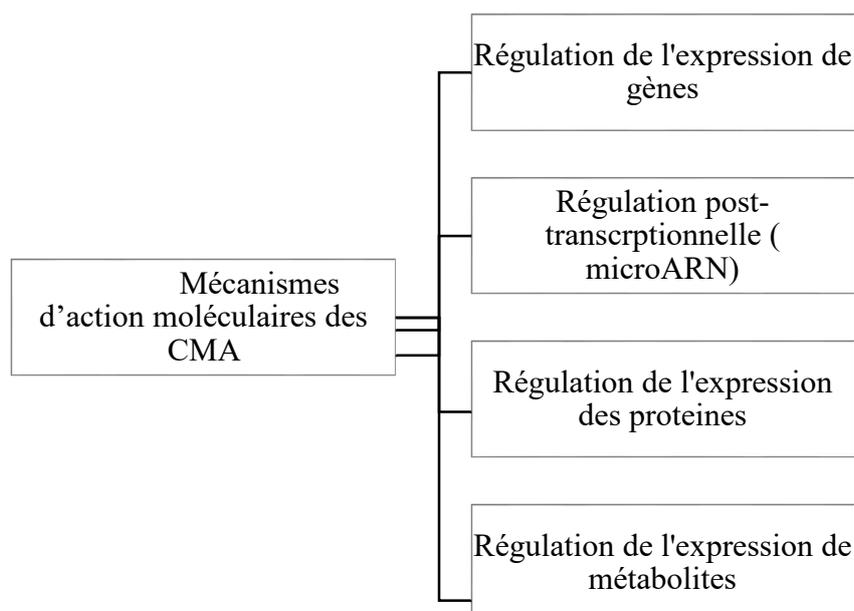


Figure 11 : schéma récapitulatif des mécanismes d'actions moléculaires des CMA

Chapitre III : Applications des CMA en agriculture

Le développement des services agricoles novateurs et respectueux de l'environnement est une question clé, à l'heure où la population et le changement climatique sont exigeants. Les stress abiotiques qui prévalent dans l'environnement sont un facteur qui affecte la productivité agricole et donc la sécurité alimentaire des pays d'une part. D'autre part, l'utilisation de produits agrochimiques sur lesquels la nutrition des cultures repose principalement affecte considérablement l'environnement.

Les populations de champignons mycorhiziens à arbuscules jouent un rôle essentiel dans la croissance des plantes et la régulation de leurs processus métaboliques dans des conditions normales et de stress. Elles influencent grandement la fertilité du sol, aident à l'acquisition des nutriments et à surmonter les conditions de stress, d'où l'intérêt de leur exploitation en agriculture durable.

1. Multiplication et production d'inoculum mycorhiziens

1.1. Types de propagules

L'inoculum sous forme solide ou en suspension liquide pourra se composer de différents types de propagules : spores, mycélium fongique, fragments de racines mycorhizées. Un ou plusieurs types de propagules peuvent être formulés dans un même inoculum endomycorhizien. De plus, les inoculums de champignons endomycorhiziens peuvent contenir une ou plusieurs espèces fongiques mélangées. Les produits multi-espèces sont plus proches des conditions naturelles car dans les écosystèmes il est rare de ne rencontrer qu'une seule espèce de champignon mycorhizien. La présence de plusieurs espèces fongiques permet à l'inoculum de répondre à une plus grande diversité de conditions de culture (fortin, et *al.*, 2015).

1.2. Méthodes de production d'inoculum

Le mode de production d'inoculum diffère selon la famille des champignons (Haimet, 2013). Les champignons mycorhiziens arbusculaires sont des symbiotes obligatoires strictes c'est à dire dépendants de la présence d'une plante hôte pour se développer et se multiplier.

Le producteur d'inoculum est alors tenu de cultiver le complexe « champignon-plante hôte ». Sans l'utilisation de plantes hôtes il serait impossible de mener à terme le cycle de vie du mycorhize jusqu'à la production de nouvelles propagules / spores (Haimet, 2013).

Bien que la culture des propagules des CMA ne soit pas facile, différentes techniques de culture existent et les deux technologies de production les plus utilisées sont :

- a. La méthode dite conventionnelle** consiste à multiplier les champignons endomycorhiziens sur les racines d'une plante-hôte entière, cultivée en conditions contrôlées en serre ou en chambre de culture.
- b. la méthode « *in vitro* »** consiste à multiplier le champignon endomycorhizien sur des racines cultivées sur milieu synthétique en conditions stériles.

1.2.1. Méthodes conventionnelle

Les méthodes conventionnelles regroupent les méthodes qui nécessitent de cultiver le complexe « champignon-plante hôte »

a. Production en pots ou en bacs

La culture en pot est le mode traditionnel de culture des champignons mycorhiziens arbusculaires. On la pratique quand on veut isoler une nouvelle espèce ou souche de champignons mycorhiziens (Fortin et al., 2015). On peut utiliser la méthode des tamisages pour sélectionner le matériel de départ. Qu'on désinfecte et qu'on dépose ensuite à une profondeur de 5cm dans un substrat stérile. Puis on place une plantule (poireau en général) dessus, et on fait une irrigation avec une solution appropriée. Douze (12) à quinze (15) semaines après il devrait y avoir colonisation de la racine. Pour initier une culture en pot, on peut également utiliser un fragment de racine mycorhizée.

Dans l'objectif d'obtenir suffisamment d'inoculum pour une utilisation au champ, on utilise de préférence des bacs de dimension variables. Toutefois, cette technique n'arrive pas à contourner le problème des organismes pathogènes. Néanmoins, elle est utilisée avec beaucoup de succès dans l'agriculture surtout à Cuba.

b. Production en hydroponie

Consiste à faire baigner les racines de la plante dans une solution nutritive circulante ou aérée par bullage qu'on filtre après pour la récupération des spores formés (figure 12)

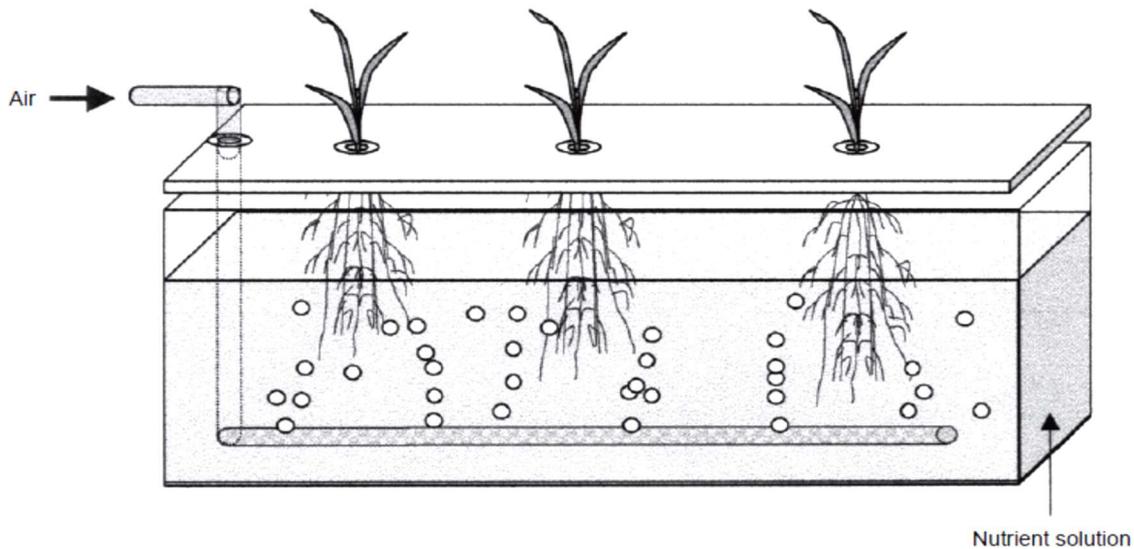


Figure 12 : Un appareil pour la production hydroponique d'inoculum CMA (Habte et Osorio, 2001).

c. Production en aéroponie

La culture aéroponique consiste à alimenter les racines de plantes suspendues au-dessus d'un caisson obscur par la pulvérisation d'eau et d'éléments nutritifs compatibles avec la formation des mycorhizes et leur sporulation, comme la solution nutritive est continuellement recirculée, on peut récolter les spores de ce mélange (figure 13). Une fois soumises à une désinfection superficielle, ces spores peuvent facilement servir d'inoculum. Cette méthode et ses variantes destinées à la production industrielle donnent un produit de plus grande qualité que la culture en pots ou en bacs (Fortin, et *al.*, 2015)

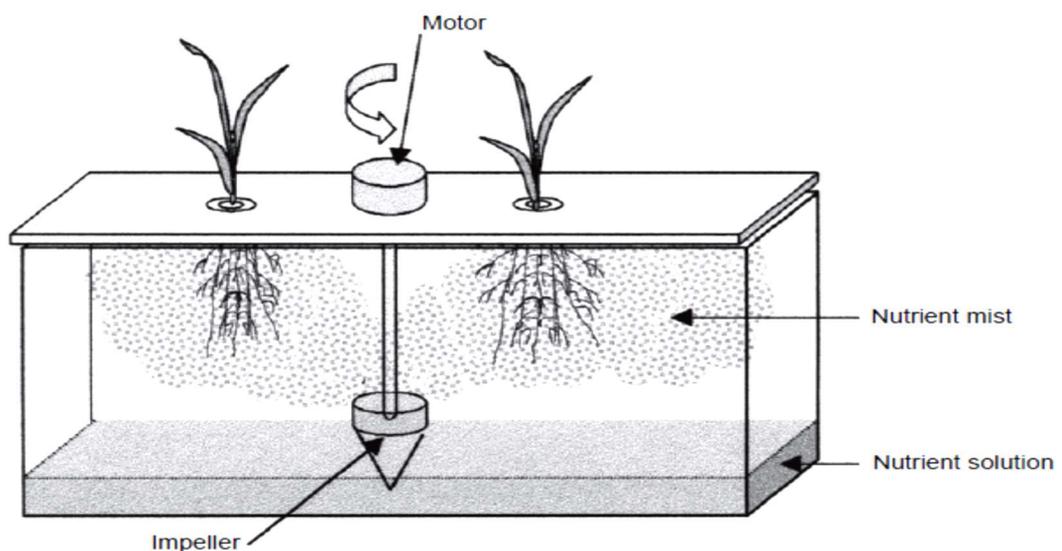


Figure 13 : chambre de production d'inoculum CMA en aéroponie (Habte et Osorio, 2001)

1.2.2. Méthode « *in vitro* »

Consiste en la production aseptique de propagules de CMA, c'est-à-dire sans aucun microorganisme étranger, de façon à garantir la pureté et l'innocuité du produit final.

La difficulté évidente à cultiver des plantes entières dans des conditions complètement aseptiques, avec tous les problèmes de maintien de la stérilité parfaite des flux d'air et d'eau entrant dans le système, a été contournée par une équipe de chercheurs canadiens (brevet US 1996 n°5554530) en utilisant des racines seules, cultivées aseptiquement *in vitro* dans un milieu nutritif complexe (Garbay, 2013).

Pour accélérer la croissance des racines et augmenter la productivité du système, ils ont utilisé des racines génétiquement transformées par la bactérie pathogène *Agrobacterium rhizogenes*, responsable des symptômes de la maladie des racines chevelues. La maîtrise de cette bactérie au laboratoire de façon à ce qu'elle transfère naturellement aux racines certains de ses gènes (en particulier ceux responsables de la surproduction d'hormones végétales exacerbant la croissance et la ramification des racines), puis éliminer la bactérie avec des antibiotiques pour ne garder que les racines génétiquement transformées. Celle-ci prolifère de façon continue sur un milieu de culture approprié, et il est facile de les repiquer et de les multiplier aseptiquement à très grande échelle dans des boîtes ou dans des bocal.

Les racines transformées (de carotte le plus souvent), si elles sont initialement inoculées avec une souche sélectionnée de CMA, produisent des quantités énorme de spores, de mycélium, d'arbuscules qu'il ne reste qu'à séparer et conditionner sous la forme d'un inoculant stable (Garbay, 2013)



Figure 14 : Multiplication des CMA *in vitro* sur des racines transformées de carotte (fortin, et *al.*, 2015) a : racines de carottes, b : développement des CMA

1.3. Production industrielle

Toutes les techniques de production de propagules de champignons mycorhiziens décrites antérieurement ont des limites liées soit à la quantité que l'on peut produire, soit à la possibilité de contamination de l'inoculum avec des agents pathogènes. La production industrielle d'inoculants mycorhiziens est une adaptation des techniques de production au laboratoire. Ainsi, des quantités importantes de propagules sont produites chaque année dans le monde. L'entreprise Premier Tech Biotechnologies au Canada, spécialisée dans la production et la commercialisation des inoculants mycorhiziens au niveau mondial. Aussi, d'autres entreprises (notamment à Cuba et en Inde) œuvrent dans ce domaine pour une agriculture rentable et durable (Fortin, et *al.*, 2015).

1.4. Formulations et technologies d'inoculation

En fonction du mode d'application envisagé, l'utilisateur aura à choisir la forme d'inoculum la plus appropriée à ses besoins (Haimet, 2013). Actuellement, il est possible de trouver des inoculums mycorhiziens sous forme de granulés, poudre, tablettes, pralins ou suspensions liquides (Haimet, 2013) :

- Les micro granulés, entre 1 et 4 mm, sont facilement mélangés aux supports de culture pour la production de plants mycorhizés ou apportés dans le trou de plantation au plus près des racines.
- Les poudres très fines (particules < 250 µm) permettent de préparer une suspension pulvérisable sur les supports de culture ou injectable dans le sol au pied de végétaux déjà installés. Ce type d'inoculum pourra également s'utiliser en enrobage de semences.
- Les tablettes permettent un dosage aisé de l'inoculum à apporter dans le trou au moment de la plantation des végétaux. L'inoculum apporté est localisé à un seul endroit et non réparti uniformément sur le chevelu racinaire.
- Associé à un pralin, l'inoculum est particulièrement adapté pour les végétaux à racines nues. En une seule opération, la plante est inoculée et ses racines protégées.
- Les suspensions liquides conviennent pour l'enrobage des semences. Ces inoculums sont également pulvérisables sur les supports de culture ou apportés par injection dans le sol au pied de végétaux déjà en place.
- Un inoculum mycorhizien doit être positionné près des racines. Pour les plants déjà en place, il faut éviter les produits préconisés en épandage à la surface du sol et privilégier

Le mode d'apport par injection ou par enfouissement. Enfin, il est également possible de trouver sur le marché (mondial) des produits « 2 en 1 » :

- Les supports de culture déjà inoculés, prêts à l'emploi et particulièrement adaptés pour la culture hors sol,
- Les plants mycorhizés (vigne, châtaignier ...) prêts pour la plantation et dont la mycorhization aura été contrôlée avant la commercialisation,
- Les semences enrobées avec des propagules d'endomycorhizes (principalement des spores) qui permettent de semer et d'inoculer une parcelle en un seul passage,
- Des engrais et amendements organiques contenant des propagules d'endomycorhizes.

1.5. Principales méthodes de contrôle

Plusieurs méthodes analytiques sont utilisées afin de détecter, quantifier et identifier la flore mycorhizienne (Haimet, 2013). Parmi ces méthodes on peut citer :

1.5.1. L'évaluation du niveau de colonisation des racines

Cette analyse porte sur l'observation d'un échantillon représentatif de racines qui sera préalablement lavé (Garbaye, 2013), éclairci, coloré puis observé sous loupe binoculaire ou microscope (Phillips et Haymann, 1970).

1.5.2. Le taux de mycorhization

Estime le pourcentage de longueurs de racines endomycorhizées. La colonisation des racines par le champignon peut être évaluée par la méthode des intersections de lignes. Ce diagnostic s'applique à des échantillons de racines issues des cultures de pleins champs ou des cultures hors sol sur substrat inoculé avec des champignons mycorhiziens. Cette analyse met en évidence la présence de propagules infectieuses de champignons mycorhiziens dans le support de culture. Elle permet aussi d'évaluer si les conditions de culture (composition du support, pratiques culturales...) sont favorables au bon développement de la symbiose (Haimet, 2013).

1.5.3. Dénombrement de spores

Pour les champignons mycorhiziens arbusculaires, un dénombrement de spores peut être réalisé sur des échantillons de sols, de supports de culture inoculés, d'inoculum microbiens ou tous autres produits enrichis en spores (engrais, amendement) (Haimet, 2013).

Une extraction par voie humide suivie d'un tamisage est réalisée. Les refus de tamis entre 40 et 250 microns sont observés sous loupe binoculaire et les spores comptabilisées. Une identification des genres fongiques, basée sur des critères morphologiques, peut compléter le dénombrement (Haimet, 2013).

1.5.4. Test MPN (Most Probable Number ou Nombre le plus probable)

Ce test est couramment utilisé pour quantifier les populations microbiennes (bactéries, champignons saprophytiques) et le nombre de propagules infectieuses dans un échantillon (Gianinazzi-Pearson et *al.*, 1985). Il s'appuie sur des dilutions successives de l'échantillon à dénombrer puis sur la culture, en conditions contrôlées, de plantes hôtes inoculées avec chaque dilution réalisée. Ce test peut être réalisé sur un échantillon de sol, un support de culture inoculé ou un inoculum mycorhizien (Gianinazzi-Pearson et *al.*, 1985).

Le test MPN et le taux ou la fréquence de mycorhization sont des analyses complémentaires permettant d'orienter l'agriculteur sur les pratiques culturales à adopter pour favoriser l'augmentation du potentiel mycorhizien de sa parcelle et le développement d'une symbiose mycorhizienne bien établie (Haimet, 2013).

2. Applications en agriculture

2.1. Agriculture durable

L'agriculture durable est une approche respectueuse de l'environnement dans les pratiques agricoles où les impacts ou activités négatifs sur l'environnement sont limités. Il ne fait aucun doute que les pratiques agricoles telles que le travail excessif du sol, la déforestation, le brûlage des broussailles et l'utilisation aveugle de produits agrochimiques contribuent toutes à la dégradation de l'environnement. En résumé, l'agriculture durable vise à employer des pratiques et des techniques agricoles qui sont moins nocives pour le sol et qui font un usage minimal de ressources non renouvelables (Odoh, et *al.*, 2020).

Pour répondre au besoin et à la demande mondiale de suffisance alimentaire, une agriculture adaptée nécessiterait l'utilisation systématique et efficace d'inoculants biologiques (bactéries ou champignons) pour accroître la mobilisation des nutriments clés, la lutte contre les ravageurs et les maladies, et l'amélioration de la productivité générale des plantes. Ces inoculums biologiques sont composés de microorganismes vivants bénéfiques nécessaires au développement des plantes, contrairement à leurs équivalents chimiques (Odoh, et *al.*, 2020).

2.2. Evolution des systèmes de culture

Toute activité agricole appauvrit les sols, et cet appauvrissement s'intensifie d'une année à l'autre à cause des monocultures et l'application excessive des intrants chimiques qui inhibent, voire font disparaître les communautés microbiennes du sol. Renouveler la fertilité des sols est donc indispensable pour assurer la sécurité alimentaire sur le long terme. Aujourd'hui, notre système alimentaire se caractérise par une gestion linéaire des nutriments. Ceux-ci sont majoritairement apportés aux cultures sous formes d'engrais minéraux, sont éventuellement transférés entre différentes productions par l'intermédiaire des engrais organiques, puis à la fin de la chaîne, ils sont traités en tant que polluants à éliminer. Cette organisation dépend par ailleurs de ressources énergétiques et minérales limitées et a des impacts écologiques conséquents (émissions de gaz à effet de serre, dégradation des écosystèmes et de la qualité des eaux). Une voie de résilience évidente consiste donc à essayer de reboucler les cycles des nutriments, comme dans la plupart des écosystèmes pour que nos déchets redeviennent ressources (Odoh, et *al.*, 2020).

Adapter les systèmes de cultures aux exigences de l'agriculture durable qui favorisent l'établissement de la symbiose mycorhizienne nécessite certaines pratiques agricoles et en élimine d'autres, on peut citer :

- a. **La jachère** : Les pratiques culturales traditionnelles ont montré des résultats encourageants comme la mise en jachère des sols cultivés permettant d'améliorer la fertilité des sols. Et un meilleur établissement des CMA qui sont aussi impliqués dans l'amélioration de la structure du sol et favorisent à l'agrégation de ses particules (Adjanohoun, et *al.*, 2017).
- b. **Rotations de cultures** : La culture de certaines plantes au cours de la saison précédente, dans le cas du pois chiche par exemple (Fabacées), peut favoriser la colonisation des racines du blé par les CMA, augmentant ainsi le rendement des céréales, car la colonisation des racines de blé par les CMA est corrélée à l'augmentation du rendement du grain de blé dans les conditions au champ. (Bakhshandeh, et *al.*, 2017)
- c. **Travail du sol** : le non labour des sols, préserve les communautés microbiennes et fongiques habitant ce dernier, y compris les CMA dont le labour interrompt les réseaux d'hyphes étendus dans la rhizosphère ce qui affectera leur fonction par la suite. De plus, il a été démontré que le labour de la terre lui cause un dessèchement, dans les zones arides et semi arides le non labour permet une meilleure rétention d'eau dans le sol qui peut durer jusqu'à 25 jours (Adjanohoun, et *al.*, 2017).

2.3. Gestion des CMA au champ

On distingue deux approches pour la gestion des champignons mycorhiziens dans les champs cultivés : l'approche biotechnologique et l'approche agroécologique. Dans les deux cas, les champignons sont soumis aux effets des pratiques culturales (Fortin et *al.*, 2015).

a. L'approche biotechnologique : vise à introduire des souches sélectionnées. L'introduction d'un microorganisme étranger dans un nouveau milieu n'est pas un acte sans conséquence. Le microorganisme doit trouver sa niche écologique, c'est-à-dire s'adapter, se développer et entrer en compétition pour les éléments minéraux. On considère que l'introduction d'un auxiliaire dans les cultures est écologiquement réussie lorsque cet auxiliaire survit. L'introduction est considérée comme une réussite sur le plan agronomique lorsque l'auxiliaire se développe suffisamment pour produire les effets escomptés.

b. L'approche agroécologique : vise à gérer les populations indigènes de champignons existantes. Les souches indigènes de champignons d'un agroécosystème peuvent souvent se révéler aussi efficaces que celles sélectionnées, mais dans le cas où elles ne le seraient pas autant, il est au moins certain qu'elles sont adaptées au milieu où elles se développent spontanément.

Les problèmes liés à l'introduction d'une souche étrangère ne se posent donc pas et leur gestion apparaît souvent supérieure, en tout cas moins onéreuse, que l'inoculation massive. La gestion se fait en augmentant, puis en stabilisant le potentiel mycorhizogène naturel du sol au travers de pratiques culturales appropriées. Ceci implique un contrôle strict de la fertilisation phosphatée et des applications de pesticides, des rotations excluant ou minimisant les plantes non mycotrophes, une réduction du travail du sol et l'utilisation de plantes de couverture ou cultures intercalaires.

2.4. Conditions d'utilisation des inoculums mycorhiziens

Pour cerner les conditions d'utilisation des mycorhizes, on en revient à la trilogie sol-plante-champignon. Tout d'abord, il est nécessaire de préciser que rien ne peut se faire que par le biais des itinéraires techniques.

a. Réceptivité du sol

C'est le critère essentiel. Dans les sols sur fertilisés des régions où l'on pratique des élevages hors sols (volaille, lapins, porcs) ou l'élevage laitier, des niveaux de phosphore, apportés par

les effluents d'élevage, dépassant 1000 ppm ont été atteints, ce qui rend l'installation des mycorhizes rédhibitoire. En effet, même en imaginant de supprimer les apports, il faudrait plus de 100 ans de culture pour revenir à une teneur en phosphore de la solution du sol compatible avec la mycorhization. Dans les régions de grande culture céréalière, les niveaux atteints ne sont pas aussi élevés, mais la règle générale est de maintenir la fertilité acquise, ce qui n'est pas favorable. Etant donné que la teneur en phosphore des roches est faible, la plupart des sols sont carencés en phosphore (Adjanooun, et *al.*, 2017).

b. La plante

Si les conditions de fertilité sont réunies, le deuxième facteur conditionnant le développement et l'expression de la symbiose mycorhizienne est la plante. La monoculture est plutôt défavorable, car souvent il s'agit de céréales peu abondantes et la monoculture n'est viable qu'avec l'utilisation massive de pesticides. Il faut tout de même se rappeler qu'une plante peu dépendante, en présence de 100 ppm de phosphore biodisponible (par exemple le blé), devient dépendante si la teneur en phosphore du sol descend sous la barre de 50 ppm. Les sols tropicaux, par exemple, n'atteignent que très rarement ces valeurs. D'autre part, la rotation des cultures est favorable car la culture des plantes à forte dépendance mycorhizienne, comme les légumineuses, compense la diminution du potentiel mycorhizien, du sol engendré par la culture d'une crucifère ou d'une chénopodiacée (Adjanooun, et *al.*, 2017).

c. Le CMA

L'itinéraire technique dans sa globalité doit protéger les champignons mycorhiziens, ce qui n'est pas évident. En effet, une seule composante peut perturber cet itinéraire, lorsque l'on pense immédiatement à l'application d'un fongicide. Ce qui peut annihiler les efforts de reconstitution d'un stock naturel ou annuler les bénéfices d'une inoculation. Aussi des expériences visant à démontrer l'efficacité des souches naturelles sont nécessaires (Adjanooun, et *al.*, 2017).

2.5. Contraintes d'utilisation des biofertilisants

Chen (2006) a identifié certaines contraintes pour une inoculation de biofertilisant efficace dont :

- a. L'indisponibilité de souches appropriées :** C'est l'une des contraintes majeures dans la production de biofertilisants car seules les souches appropriées ont la capacité de survivre à la fois dans le bouillon et dans le support d'inoculants.

- b. Indisponibilité du vecteur approprié :** En l'absence d'un support approprié, il devient difficile de maintenir la durée de conservation du biofertilisant. En ce qui concerne l'adéquation du support, l'ordre est le suivant : tourbe, lignite, charbon de bois, fumier de ferme, terre et son de riz.
- c. Manque de sensibilisation des agriculteurs :** La plupart des agriculteurs ne connaissent pas les biofertilisants et leur utilité pour augmenter le rendement des cultures. Ils ne sont pas conscients des dommages causés à l'écosystème par l'application continue d'engrais inorganiques et la bioaccumulation croissante de matières toxiques dans les plantes.
- d. Compétences et savoir-faire technique :** Il s'agit d'un autre problème. En effet, le personnel non qualifié et inadéquat des agriculteurs ne reçoit pas d'instructions adéquates concernant l'application. Cela affecte cependant de manière générale le succès des biofertilisants.
- e. Contraintes environnementales :** Les caractéristiques du sol, telles que la salinité, l'acidité, la sécheresse, l'enregistrement de l'eau et un certain nombre de conditions climatiques, ont une incidence sur l'utilisation des biofertilisants.

2.6. Intérêt des CMA dans les programmes de sélection et création variétale

Le blé tendre (*Triticum aestivum*) est un aliment de base majeur et donc de première importance pour nourrir la population croissante mondiale. Les CMA sont connus pour améliorer la croissance des plantes, mais bien que des connaissances approfondies concernant l'interaction entre les champignons mycorhiziens et les plantes soient disponibles, les différences génotypiques concernant la capacité du blé à former une symbiose mycorhizienne et les loci de caractères quantitatifs (QTL) impliqués dans la mycorhization sont largement inconnues.

Une étude menée sur 94 génotypes de blé tendre pour évaluer la colonisation des racines par des champignons mycorhiziens à arbuscules et identifier les régions génomiques impliquées dans la mycorhization. 30 marqueurs (tableau 15) significatifs associés à la colonisation des racines, représentant six régions QTL, ont été détectés sur les chromosomes 3A, 4A et 7A (Lehnert, et *al.*, 2017). Consultables sur la base de données GrainGenes (<https://wheat.pw.usda.gov/GG3/>)

Tableau 15 : QTLs et marqueurs associés à la mycorhization chez le blé tendre (Lehnert, et al., 2017).

QTL	Marqueur	SNP	Chr.
<i>myco_3A</i>	wsnp_JD_rep_c64325_41024646	[C/T]	3A
<i>myco_3A</i>	BS00022016_51	[T/G]	3A
<i>myco_3A</i>	wsnp_CAP11_c2438_1258747	[A/C]	3A
<i>myco_3A</i>	BS00066475_51	[A/G]	3A
<i>myco_4A</i>	RAC875_c37840_704	[T/C]	4A
<i>myco_5A</i>	Ex_c5445_981	[T/C]	5A
<i>myco_7A1</i>	BS00079237_51	[T/C]	7A
<i>myco_7A1</i>	<i>T. durum</i> _contig52015_1149	[T/C]	7A
<i>myco_7A1</i>	<i>T. durum</i> _contig52015_426	[C/T]	7A
<i>myco_7A1</i>	BS00086801_51	[C/T]	7A
<i>myco_7A1</i>	RAC875_c26706_504	[G/T]	7A
<i>myco_7A1</i>	Kukri_c42622_369	[C/T]	7A
<i>myco_7A1</i>	Kukri_c42622_417	[C/T]	7A
<i>myco_7A1</i>	Kukri_c42622_555	[C/T]	7A
<i>myco_7A1</i>	IAAV4112	[G/A]	7A
<i>myco_7A1</i>	BobWhite_c16792_586	[G/A]	7A
<i>myco_7A1</i>	<i>T. durum</i> _contig75811_1629	[T/C]	7A
<i>myco_7A1</i>	BobWhite_rep_c51336_730	[C/T]	7A
<i>myco_7A1</i>	wsnp_Ex_c21087_30214456	[A/C]	7A
<i>myco_7A1</i>	BS00022724_51	[A/G]	7A
<i>myco_7A2</i>	BS00084380_51	[C/T]	7A
<i>myco_7A2</i>	Ku_c792_3564	[T/C]	7A
<i>myco_7A2</i>	Ku_c33128_457	[A/G]	7A
<i>myco_7A2</i>	Kukri_c6011_3475	[A/G]	7A
<i>myco_7A2</i>	Kukri_c6118_821	[G/A]	7A
<i>myco_7A2</i>	RAC875_rep_c73038_1148	[A/G]	7A
<i>myco_7A2</i>	RAC875_rep_c73038_974	[G/A]	7A
<i>myco_7A2</i>	RAC875_c37038_177	[A/G]	7A
<i>myco_7A3</i>	BS00032623_51	[C/T]	7A
<i>myco_7A3</i>	BS00064143_51	[G/A]	7A
<i>myco_7A4</i>	wsnp_Ex_c28707_37811644	[T/G]	7A

Conclusion générale et perspectives |

Conclusion générale

La production céréalière et particulièrement celle du blé est considérée comme la production la plus importante, car elle constitue l'alimentation de base dans la majorité des pays du monde y compris l'Algérie où l'on consomme d'énormes quantités de blé dur et de blé tendre. Cette production est confrontée à de nombreuses contraintes abiotiques dont l'origine est la nature du climat et la conséquence des changements climatiques, affectant ainsi tous les processus métaboliques essentiels de la plante, comme la photosynthèse, la synthèse des protéines, l'assimilation des nutriments, la surproduction des ROS, causant ainsi une perte de productivité et de rendement qui pour l'Algérie mène souvent au recours à l'importation.

L'une des méthodes adoptée pour atténuer les effets des contraintes abiotiques, et qui respecte l'environnement et la santé humaine, consiste en l'utilisation des champignons mycorhiziens à arbuscules. Ces microorganismes sont capables d'améliorer la tolérance de leurs plantes hôtes aux stress, par :

- l'amélioration de l'environnement des racines et de la structure du sol grâce à la synthèse de la glomaline, qui participe à l'agrégation des particules du sol et à la rétention d'eau ; et à l'exploration du sol par leurs hyphes extra racinaires.
- La modulation des systèmes de défense, tout en passant par les apports nutritionnels qui contribuent fortement au maintien des processus métaboliques et donc à la tolérance.

Grace aux approches « omiques » et à la bioinformatique, l'image de la contribution des champignons mycorhiziens à arbuscules à la tolérance de leurs plantes hôtes aux contraintes abiotiques demeure plus claire et plus complexe à la fois. En effet les CMA peuvent intervenir à la modulation du transcriptome, du protéome et du métabolome du blé dans des conditions de stress. La tolérance attribuée par les CMA est donc un ensemble de mécanismes qui travaillent tous simultanément, mais cette régulation reste dépendante de plusieurs facteurs, dont le génotype de la plante, le génotype du CMA où la régulation diffère d'un génotype à un autre, donc la compatibilité existante entre les deux partenaires.

L'établissement d'une voie de régulation induite par les CMA en condition normale ou de stress reste limité et compliqué car les maillons de la chaîne ne sont pas complets. Il faut reconnaître que le génome du blé n'a été entièrement séquencé qu'en 2018, et la majorité de ses gènes ne sont que prédits et nécessitent d'être confirmés par des études expérimentales, en vue d'établir des études transcriptomiques dont plusieurs conditions doivent être combinées,

comme le cas de l'interaction : symbiose mycorhizienne x blé x stressés abiotiques. L'établissement de ce genre d'études et la génération de bases de données spécialisées facilitera le développement des études bioinformatiques dans cet axe.

Concernant l'exploitation des CMA en agriculture durable qui reste une stratégie prometteuse il est nécessaire d'aller vers :

- la maîtrise et l'optimisation des méthodes de multiplication et de contrôle, dont la plus intéressante est la production in vitro sur des racines isolées.
- l'adaptation des systèmes de cultures et les pratiques agricole qui favorisent l'établissement de cette symbiose ;
- l'intégration des CMA dans les programmes de sélection variétale, pour la création de variétés plus compatibles et plus dépendantes de la mycorhization.

Références bibliographiques |

Références bibliographiques

Abhinandan, K., Skori, L., Stanic, M., Hickerson, N., Jamshed, M., & Samuel, M. A. (2018). Abiotic stress signaling in wheat—an inclusive overview of hormonal interactions during abiotic stress responses in wheat. *Frontiers in plant science*, 9, 734.

Adjanohoun A., Baba-Moussa L.S., Dagbénonbakin G., Saïdou A. & F. Toukourou. (2017). Utilisation des microorganismes du sol pour accroître la productivité agricole : Manuel de l'apprenant. CNSMaïs/ INRAB/SNRA. 76 p. Dépôt légal N° 9644 du 27 septembre 2017, Bibliothèque Nationale (BN) du Bénin, 3ème trimestre, ISBN : 978-99919-819-1-8

Ahmad, Parvaiz & Majeti, Prasad & Azooz, Mohamed. (2014). Salt stress in plants: Signalling, omics and adaptations. 10.1007/978-1-4614-6108-1.

Akiyama, K. (2007). Chemical identification and functional analysis of apocarotenoids involved in the development of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*, 0705070393-0705070393.

Ali, O. A. (2019). Wheat Responses and Tolerance to Drought Stress. In *Wheat Production in Changing Environments* (pp. 129-138). Springer, Singapore.

Ali, S., Amar, M., & Kahina, H. C. (2014). Mise en évidence de la caractérisation variétale la distinction inter-variétale et contrôle de l'homogénéité de quatre variétés de blé dans la région de Guelma (Algérie). *Journal of Applied Biosciences*, 80, 6983-6999.

Allen, M. (1992). Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process. Springer Science & Business Media.

Almeida, D. M., Oliveira, M. M., & Saibo, N. J. (2017). Regulation of Na⁺ and K⁺ homeostasis in plants: towards improved salt stress tolerance in crop plants. *Genetics and molecular biology*, 40(1), 326-345.

Anonyme1 : <https://www.vivescia.com/grand-format/le-grain-des-semis-au-temps-des-moissons/le-grain-au-fil-des-saisons/le-temps-du-ble> consulté le 20.09.2020 .

Anonyme2 : <http://www.biotech-ecolo.net/oxygene-metabolisme-ROS.html> consulté le 20.09.2020

Aouali S. et Douici-Khalfi A., (2013): Recueil des principales maladies fongiques des céréales en Algérie : symptômes, développement et moyens de lutte. ITGC. 8-36.

Auriau, P., Doussinault, G., Jahier, J., Lecomte, C., Pierre J., Pluchard P., Rousset, M., Saur, L. et Trottet, M., (1992). Le blé tendre. In : Gallais A. et Bannerot H. (Eds.), *Amélioration des espèces végétales cultivées*. Ed. INRA, Paris, pp. 22- 38.

Atieno, J., Li, Y., Langridge, P., Dowling, K., Brien, C., Berger, B., & Sutton, T. (2017). Exploring genetic variation for salinity tolerance in chickpea using image-based phenotyping. *Scientific Reports*, 7(1), 1-11.

Azoui, H. (2015) : Etude du comportement d'une collection de blés cultivés en Algérie vis-à-vis de quelques stress biotiques. Mémoire de magister Université EL HADJ LAKHDAR Batna.

Bago, B., Pfeffer, P. E., Douds, D. D., Brouillette, J., Bécard, G., & Shachar-Hill, Y. (1999). Carbon metabolism in spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* as revealed by nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Plant Physiology*, 121(1), 263-272.

Bahadur, A., Batool, A., Nasir, F., Jiang, S., Mingsen, Q., Zhang, Q., ... & Feng, H. (2019). Mechanistic insights into arbuscular mycorrhizal fungi-mediated drought stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(17), 4199.

- Bali, A. S., & Sidhu, G. P. S. (2019).** Abiotic stress-induced oxidative stress in wheat. In *Wheat Production in Changing Environments* (pp. 225-239). Springer, Singapore.
- Belaid, D. (1996).** Aspects de la céréaliculture Algérienne. Ed. Office des publications universitaires, Ben-Aknoun (Alger), 206 p.
- Benbelkacem, A. (1996).** Adaptation of cereal cultivars to extreme agroecologic environments of North Africa. *Field crops research*, 45(1-3), 49-55.
- Benbelkacem, A., & Kellou, K. (2001).** Évaluation du progrès génétique chez quelques variétés de blé dur (*Triticum turgidum* L. var. durum) cultivées en Algérie. *Options méditerranéennes*, 6, 105-10.
- Begum, N., Qin, C., Ahanger, M. A., Raza, S., Khan, M. I., Ahmed, N., ... & Zhang, L. (2019).** Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. *Frontiers in plant science*, 10, 1068.
- Bernardo, L., Morcia, C., Carletti, P., Ghizzoni, R., Badeck, F. W., Rizza, F., ... & Terzi, V. (2017).** Proteomic insight into the mitigation of wheat root drought stress by arbuscular mycorrhizae. *Journal of proteomics*, 169, 21-32.
- Bernardo, L., Carletti, P., Badeck, F. W., Rizza, F., Morcia, C., Ghizzoni, R., ... & Lucini, L. (2019).** Metabolomic responses triggered by arbuscular mycorrhiza enhance tolerance to water stress in wheat cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 137, 203-212.
- Berruti, A., Borriello, R., Orgiazzi, A., Barbera, A. C., Lumini, E., & Bianciotto, V. (2014).** Arbuscular mycorrhizal fungi and their value for ecosystem management. *Biodiversity: The Dynamic Balance of the Planet*. InTech, Rijeta, Croacia, 159-191.
- Berwal, M. K., & Kumar, A. (2017).** Effect of mycorrhizal colonization on nitrogen and phosphorous metabolism in wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit stress. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci*, 6(10), 916-929.
- Bhattacharya, A. (2019).** Effect of high temperature on crop productivity and metabolism of macromolecules. Academic Press.
- Bonvallot, N., & David, A. (2019).** Synthèse: Perspective d'utilisation des données omiques en évaluation des risques sanitaires: du concept vers l'opérationnalité. *Environnement, Risques & Santé*, 4(1), 47.
- Bonfante, P., & Genre, A. (2010).** Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications*, 1(1), 1-11.
- Bozzini, A. (1988).** Origin, distribution, and production of durum wheat in the world.
- Bravo, L. A., Gallardo, J., Navarrete, A., Olave, N., Martínez, J., Alberdi, M., ... & Corcuera, L. J. (2003).** Cryoprotective activity of a cold-induced dehydrin purified from barley. *Physiologia Plantarum*, 118(2), 262-269.
- Brundrett, M. C., & Tedersoo, L. (2018).** Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108-1115.
- Bucher, M., Hause, B., Krajinski, F., & Küster, H. (2014).** Through the doors of perception to function in arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 204(4), 833-840.
- Campbell, S. A., & Close, T. J. (1997).** Dehydrins: genes, proteins, and associations with phenotypic traits. *New Phytologist*, 137(1), 61-74.
- Chen, S., Zhao, H., Zou, C., Li, Y., Chen, Y., Wang, Z., ... & Ahammed, G. J. (2017).** Combined inoculation with multiple arbuscular mycorrhizal fungi improves growth, nutrient uptake and photosynthesis in cucumber seedlings. *Frontiers in microbiology*, 8, 2516.

- Clerget, Y. (2011)** Biodiversité des céréales : Origine et évolution. Montbéliard d'accompagnement des Critères d'évaluation du risque environnemental. Agencedans Fabriani G. et C. Lintas. (eds) *DurumChemistry and Technology*. AACC (Minnesota), États- Unis : 1-16.
- Corpas, F. J., Gupta, D. K., & Palma, J. M. (2015)**. Production sites of reactive oxygen species (ROS) in organelles from plant cells. In *Reactive oxygen species and oxidative damage in plants under stress* (pp. 1-22). Springer, Cham.
- Djermoun, A. (2009)**. La production céréalière en Algérie : les principales caractéristiques. *Nature & Technology*, (1), 45.
- Dong, B., Zheng, X., Liu, H., Able, J. A., Yang, H., Zhao, H., ... & Liu, M. (2017)**. Effects of drought stress on pollen sterility, grain yield, abscisic acid and protective enzymes in two winter wheat cultivars. *Frontiers in plant science*, 8, 1008.
- Dubois, G et Flodrops, F. (1987)**. La protection de semence. AGRI-NAHAN, . 96p
- DuPont, F. M., & Altenbach, S. B. (2003)**. Molecular and biochemical impacts of environmental factors on wheat grain development and protein synthesis. *Journal of cereal science*, 38(2), 133-146.
- Evelin, H., Devi, T. S., Gupta, S., & Kapoor, R. (2019)**. Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: current understanding and new challenges. *Frontiers in Plant Science*, 10, 470.
- Ezzahiri, B. (2001)**. Les maladies du blé .Programme national de transfert de technologie en Agriculture (PNTTA) N°77 IAVH II
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. (2009)**. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In *Sustainable agriculture* (pp. 153-188). Springer, Dordrecht.
- Feillet, P .(2000)**. Le grain de blé : composition et utilisation. INRA. Paris.
- Fileccia, V., Ruisi, P., Ingraffia, R., Giambalvo, D., Frenda, A. S., & Martinelli, F. (2017)**. Arbuscular mycorrhizal symbiosis mitigates the negative effects of salinity on durum wheat. *PloS one*, 12(9), e0184158.
- Fileccia, V., Ingraffia, R., Amato, G., Giambalvo, D., & Martinelli, F. (2019)**. Identification of microRNAs differentially regulated by water deficit in relation to mycorrhizal treatment in wheat. *Molecular Biology Reports*, 46(5), 5163-5174.
- Fortin, J. A., Plenchette, C., & Piché, Y. (2015)**. Les mycorhizes: l'essor de la nouvelle révolution verte. Quae.
- Fredot, E. (2005)**. Connaissance des aliments. 1ère édition. Lavoisier. Paris, 397p
- Gangola, M. P., & Ramadoss, B. R. (2018)**. Sugars play a critical role in abiotic stress tolerance in plants. In *Biochemical, physiological and molecular avenues for combating abiotic stress tolerance in plants* (pp. 17-38). Academic Press.
- Ganugi, P., Masoni, A., Pietramellara, G., & Benedettelli, S. (2019)**. A Review of Studies from the Last Twenty Years on Plant–Arbuscular Mycorrhizal Fungi Associations and Their Uses for Wheat Crops. *Agronomy*, 9(12), 840.
- Gao, W. E. I. Q. I. N., Wang, P., & Wu, Q. S. (2019)**. Functions and application of glomalin-related soil proteins: a review. *Sains Malaysiana*, 48(1), 111-119.
- Garbaye, J. (2013)**. La symbiose mycorrhizienne : une association entre les plantes et les champignons. Editions Quae.

- Garmendia, I., Gogorcena, Y., Aranjuelo, I., & Goicoechea, N. (2017).** Responsiveness of durum wheat to mycorrhizal inoculation under different environmental scenarios. *Journal of Plant Growth Regulation*, 36(4), 855-867.
- Genre, A., & Bonfante, P. (2010).** The making of symbiotic cells in arbuscular mycorrhizal roots. In *Arbuscular mycorrhizas: Physiology and function* (pp. 57-71). Springer, Dordrecht.
- Gianinazzi, S., & Vosátka, M. (2004).** Inoculum of arbuscular mycorrhizal fungi for production systems: science meets business. *Canadian Journal of Botany*, 82(8), 1264-1271.
- Guo, Z., Chen, D., & Schnurbusch, T. (2015).** Variance components, heritability and correlation analysis of anther and ovary size during the floral development of bread wheat. *Journal of experimental botany*, 66(11), 3099-3111.
- Gupta, D. K., Palma, J. M., & Corpas, F. J. (Eds.). (2018).** Antioxidants and antioxidant enzymes in higher plants. Springer.
- Habte, M., & Osorio, N. W. (2001).** Arbuscular mycorrhizas: producing and applying arbuscular mycorrhizal inoculum. University of Hawaii.
- Haimet, M.L. (2013).** Mycorrhizes : Diagnostic et inoculation. *Revue de La société nationale d'horticulture de France et de ses sociétés adhérentes*(622): 8–9.
- Hameed, A., Wu, Q. S., Abd-Allah, E. F., Hashem, A., Kumar, A., Lone, H. A., & Ahmad, P. (2014).** Role of AM fungi in alleviating drought stress in plants. In *Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stresses* (pp. 55-75). Springer, New York, NY.
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S. M., Mahmud, J. A., ... & Fotopoulos, V. (2020).** Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense in Plants under Abiotic Stress: Revisiting the Crucial Role of a Universal Defense Regulator. *Antioxidants*, 9(8), 681.
- Hashem, A., Abd-Allah, E. F., Alqarawi, A. A., & Egamberdieva, D. (2018).** Arbuscular mycorrhizal fungi and plant stress tolerance. In *Plant Microbiome: Stress Response* (pp. 81-103). Springer, Singapore.
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M. N., Wani, A. S., Pichtel, J., & Ahmad, A. (2012).** Role of proline under changing environments: a review. *Plant signaling & behavior*, 7(11), 1456-1466.
- Integrated Taxonomic Information System on-line database (ITIS).** <http://www.itis.gov>. consulté le 20.09.2020.
- ITGC. (2019) :** Grandes cultures en Algérie tendances et couts de production (2017-2018).
- Jeantet, R., Croguennec, T., Schuck, P et Brule, G. (2007) :** Du blé au pain et aux pates alimentaires. In : *Sciences des aliments, Biochimie-microbiologie- procédés-produits. V2 : Technologie des produits alimentaires.* Ed : Tec & Doc, Lavoisier, Paris. 137-180
- Jedmowski, C., Ashoub, A., Momtaz, O., & Brüggemann, W. (2015).** Impact of drought, heat, and their combination on chlorophyll fluorescence and yield of wild barley (*Hordeum spontaneum*). *Journal of Botany*.
- Ji, X., Shiran, B., Wan, J., Lewis, D. C., Jenkins, C. L., Condon, A. G., & Dolferus, R. (2010).** Importance of pre-anthesis anther sink strength for maintenance of grain number during reproductive stage water stress in wheat. *Plant, Cell & Environment*, 33(6), 926-942.
- Kajla, M., Yadav, V. K., Khokhar, J., Singh, S., Chhokar, R. S., Meena, R. P., & Sharma, R. K. (2015).** Increase in wheat production through management of abiotic stresses: a review. *Journal of Applied and Natural Science*, 7(2), 1070-1080.
- Kapilan, R., Vaziri, M., & Zwiazek, J. J. (2018).** Regulation of aquaporins in plants under stress. *Biological Research*, 51(1), 1-11.

- Laffont, J. (1985).** les maladies des céréales et du maïs. AGRI-NAHAN. Pp 4-51
- Leake, J., Johnson, D., Donnelly, D., Muckle, G., Boddy, L., & Read, D. (2004).** Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany*, 82(8), 1016-1045.
- Lehnert, H., Serfling, A., Enders, M., Friedt, W., & Ordon, F. (2017).** Genetics of mycorrhizal symbiosis in winter wheat (*Triticum aestivum*). *New Phytologist*, 215(2), 779-791.
- Lev-Yadun, S., Gopher, A., & Abbo, S. (2000).** The cradle of agriculture. *Science*, 288(5471), 1602-1603.
- Leshem, Y.Y. (1988).** Plant senescence processes and free radicals. *Free Radic. Biol. Med.*5: 39–49.
- Le Tacon, F. (1985).** Les mycorrhizes: une coopération entre plantes et champignons. *Recherche (Paris, 1970)*, 16(166), 624-632.
- Li, B., Liu, D., Li, Q., Mao, X., Li, A., Wang, J., ... & Jing, R. (2016).** Overexpression of wheat gene TaMOR improves root system architecture and grain yield in *Oryza sativa*. *Journal of experimental botany*, 67(14), 4155-4167.
- Li, T., Sun, Y., Ruan, Y., Xu, L., Hu, Y., Hao, Z., ... & Chen, B. (2016).** Potential role of D-myo-inositol-3-phosphate synthase and 14-3-3 genes in the crosstalk between *Zea mays* and *Rhizophagus intraradices* under drought stress. *Mycorrhiza*, 26(8), 879-893.
- Lim, P. O., Kim, H. J., & Gil Nam, H. (2007).** Leaf senescence. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 58, 115-136.
- Liu, Y., Mao, L., Li, J., Shi, G., Jiang, S., Ma, X., ... & Feng, H. (2015).** Resource availability differentially drives community assemblages of plants and their root-associated arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 386(1-2), 341-355.
- Luo, W., Li, J., Ma, X., Niu, H., Hou, S., & Wu, F. (2019).** Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on uptake of selenate, selenite, and selenomethionine by roots of winter wheat. *Plant and Soil*, 438(1-2), 71-83.
- Machado, S., & Paulsen, G. M. (2001).** Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. *Plant and Soil*, 233(2), 179-187.
- Mahajan, S., & Tuteja, N. (2005).** Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of biochemistry and biophysics*, 444(2), 139-158.
- Mathur, S., Tomar, R. S., & Jajoo, A. (2019).** Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) protects photosynthetic apparatus of wheat under drought stress. *Photosynthesis research*, 139(1-3), 227-238.
- Mickky, B. M., & Aldesuquy, H. S. (2017).** Impact of osmotic stress on seedling growth observations, membrane characteristics and antioxidant defense system of different wheat genotypes. *Egyptian Journal of Basic and Applied Sciences*, 4(1), 47-54.
- Miransari, M. (2016).** Stress and mycorrhizal plant. In *Recent Advances on Mycorrhizal Fungi* (pp. 63-79). Springer, Cham.
- Mo, Y., Wang, Y., Yang, R., Zheng, J., Liu, C., Li, H., ... & Zhang, X. (2016).** Regulation of plant growth, photosynthesis, antioxidation and osmosis by an arbuscular mycorrhizal fungus in watermelon seedlings under well-watered and drought conditions. *Frontiers in Plant Science*, 7, 644.
- Morton, J. B. (1990).** Evolutionary relationships among arbuscular mycorrhizal fungi in the Endogonaceae. *Mycologia*, 82(2), 192-207.
- Odoh, C. K., Eze, C. N., Obi, C. J., Anyah, F., Egbe, K., Unah, U. V., ... & Adobu, U. S. (2020).** Fungal Biofertilizers for Sustainable Agricultural Productivity. In *Agriculturally Important Fungi for Sustainable Agriculture* (pp. 199-225). Springer, Cham

- Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K., & da Silva, G. A. (2011).** Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA fungus*, 2(2), 191-199.
- Paterson, E., Sim, A., Davidson, J., & Daniell, T. J. (2016).** Arbuscular mycorrhizal hyphae promote priming of native soil organic matter mineralisation. *Plant and Soil*, 408(1-2), 243-254.
- Peña-Bautista, R. J., & Pfeiffer, W. H. (2005).** Breeding methodologies and strategies for durum wheat quality improvement. *Durum wheat breeding: Current approaches and future strategies* (No. CIS-4653. CIMMYT.).
- Pepe, A., Giovannetti, M., & Sbrana, C. (2018).** Lifespan and functionality of mycorrhizal fungal mycelium are uncoupled from host plant lifespan. *Scientific reports*, 8(1), 1-10.
- Peterson, R. L., Massicotte, H. B., & Melville, L. H. (2004).** *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press.
- Phillips, J. M., & Hayman, D. S. (1970).** Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British mycological Society*, 55(1), 158-161.
- Porcel, R., Aroca, R., Azcon, R., & Ruiz-Lozano, J. M. (2016).** Regulation of cation transporter genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice plants subjected to salinity suggests improved salt tolerance due to reduced Na⁺ root-to-shoot distribution. *Mycorrhiza*, 26(7), 673-684.
- Quiroga, G., Erice, G., Aroca, R., Chaumont, F., & Ruiz-Lozano, J. M. (2017).** Enhanced drought stress tolerance by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in a drought-sensitive maize cultivar is related to a broader and differential regulation of host plant aquaporins than in a drought-tolerant cultivar. *Frontiers in plant science*, 8, 1056.
- Rani, S., Sharma, M. K., & Kumar, N. (2019).** Impact of salinity and zinc application on growth, physiological and yield traits in wheat. *Current Science* (00113891), 116(8).
- Rasool, S., Mir, B. A., Rehman, M. U., Amin, I., Mir, M. U. R., & Ahmad, S. B. (2019).** Abiotic stress and plant senescence. In *Senescence Signalling and Control in Plants* (pp. 15-27). Academic Press.
- Reinhardt, D. (2007).** Programming good relations—development of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 10(1), 98-105.
- Ruiz-Lozano, J. M., Porcel, R., Azcón, C., & Aroca, R. (2012).** Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies. *Journal of Experimental Botany*, 63(11), 4033-4044.
- Saia, S., Rappa, V., Ruisi, P., Abenavoli, M. R., Sunseri, F., Giambalvo, D., ... & Martinelli, F. (2015).** Soil inoculation with symbiotic microorganisms promotes plant growth and nutrient transporter genes expression in durum wheat. *Frontiers in plant science*, 6, 815.
- Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Ramakrishnan, M., Sidhu, G. P. S., Bali, A. S., Bakshi, P. (2019).** Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: a review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1-23.
- Schubler, A. (2001).** Analysis of partial Glomales SSU rRNA gene sequences: implications for primer design and phylogeny. *Mycological Research*, 105, 5-15.
- Simon, L., Bousquet, J., Lévesque, R. C., & Lalonde, M. (1993).** Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature*, 363(6424), 67-69.
- Singh, R. P., Runthala, A., Khan, S., & Jha, P. N. (2017).** Quantitative proteomics analysis reveals the tolerance of wheat to salt stress in response to *Enterobacter cloacae* SBP-8. *PloS one*, 12(9), e0183513.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2010).** *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press.

- Talaat, N. B. (2019).** Abiotic stresses-induced physiological alteration in wheat. In *Wheat Production in Changing Environments* (pp. 1-30). Springer, Singapore.
- Talaat, N. B., & Shawky, B. T. (2014a).** Protective effects of arbuscular mycorrhizal fungi on wheat (*Triticum aestivum* L.) plants exposed to salinity. *Environmental and Experimental Botany*, 98, 20-31.
- Talaat, N. B., & Shawky, B. T. (2014b).** Modulation of the ROS-scavenging system in salt-stressed wheat plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of plant nutrition and soil science*, 177(2), 199-207.
- Talaat, N. B., & Shawky, B. T. (2013).** Modulation of nutrient acquisition and polyamine pool in salt-stressed wheat (*Triticum aestivum* L.) plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. *Acta physiologiae plantarum*, 35(8), 2601-2610.
- Tarnabi, Z. M., Iranbakhsh, A., Mehregan, I., & Ahmadvand, R. (2020).** Impact of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on gene expression of some cell wall and membrane elements of wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit using transcriptome analysis. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 26(1), 143-162.
- Vandenbroucke, K., et Metzlauff, M. (2013).** Abiotic stress tolerant crops: genes, pathways and bottlenecks. *Sustainable food production*. Springer, New York, 1-17.
- Wipf, D., Krajinski, F., van Tuinen, D., Recorbet, G., & Courty, P. E. (2019).** Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 223(3), 1127-1142.
- Yadav, S., & Sharma, K. D. (2016).** Molecular and morphophysiological analysis of drought stress in plants. *Plant growth*, 149-173.
- Ying, S. Y., Chang, D. C., & Lin, S. L. (2008).** The microRNA (miRNA): overview of the RNA genes that modulate gene function. *Molecular biotechnology*, 38(3), 257-268.
- Zhu, J. K. (2016).** Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167(2), 313-324.
- Zinn, K. E., Tunc-Ozdemir, M., & Harper, J. F. (2010).** Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. *Journal of experimental botany*, 61(7), 1959-1968.

Effet des mycorhizes à arbuscules sur l'expression de gènes impliqués dans la tolérance aux stress abiotiques : cas du blé

Mémoire de fin de cycle pour l'obtention du diplôme de Master en Biotechnologie et Génomique Végétale

Résumé :

La production céréalière et particulièrement celle du blé est considérée comme la production agricole la plus importante, car elle constitue l'alimentation de base dans la majorité des pays du monde y compris l'Algérie. Cette production reste confrontée à de nombreuses contraintes abiotiques qui sont à l'origine de la nature du climat et la conséquence des changements climatiques, qui affectent ainsi sa productivité et son rendement. Néanmoins, l'utilisation des champignons mycorhiziens à arbuscules est l'une des méthodes adoptée pour atténuer les effets des contraintes abiotiques, tout en respectant l'environnement et la santé humaine. Ces microorganismes du sol sont capables d'améliorer la tolérance de leurs plantes hôtes aux stress, en allant de l'amélioration de l'environnement de leurs racines et de la structure du sol, à la modulation des systèmes de défense, et l'amélioration des apports nutritionnels qui contribuent fortement au maintien des processus métaboliques, donc à la tolérance. Le développement des technologies « omiques » et la bioinformatique, a permis d'élucider les mécanismes d'action de ces champignons, dont principalement la modulation du transcriptome, du protéome et du métabolome du blé dans des conditions de stress pour améliorer la tolérance de ce dernier. L'exploitation des CMA en tant que biofertilisants en agriculture est une solution envisageable mais qui nécessite la maîtrise de la production à grande échelle de ces derniers, l'adaptation des systèmes de cultures et les pratiques agricoles qui favorisent l'établissement de cette symbiose, et leur intégration dans les programmes de sélection variétale, pour la création de variétés plus compatibles et plus dépendantes de la mycorhization.

Mots clés : champignons mycorhiziens à arbuscules, blé, stress abiotiques, tolérance et expression de gènes.

Laboratoire de recherche : Génétique, Biochimie et Biotechnologie Végétale

Jury d'évaluation :

Président :	Mr. DJEKOUN Abdelhamid.	(Pr - UFM Constantin 1)
Encadrant :	Mr. KELLOU Kamel	(MAA - UFM Constantine 1).
Examineur :	Mr. BENBELKACEM Abdelkader	(DR - INRAA Constantine).

Date de soutenance : 08/10/2020