

Faculté des bioingénieurs

Effets du champignon mycorhizien à arbuscules *Rhizophagus irregularis* sur la résistance à la sécheresse chez le blé dur

**Comparaisons de génotypes avec différents
niveaux de résistance au stress hydrique**

Auteure

Pauline Bontemps

Promoteur.rice.s

Pr. Stéphane Declerck (UCL/SST/ELI/ELIM)
Dr. Maryline Calonne-Salmon (UCL/SST/ELI/ELIM)

Lecteurs

Pr. Pierre Bertin (UCL/SST/ELI/ELIA)
Dr. Brieuc Hardy (CRA-W)

Année académique 2021-2022

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de
Bioingénieur en sciences agronomiques

Remerciements

J'aimerais particulièrement remercier Maryline pour sa présence au quotidien. Merci pour ta disponibilité, ton entrain, ta positivité qui m'ont beaucoup porté. Merci pour ton aide très précieuse dans les manipulations en serres. Merci pour tes conseils et ta relativité lorsque le moral était plus bas. Merci pour la motivation que tu m'as donnée pour écrire assez tôt dans l'année. Merci pour tes corrections précieuses. Je me suis sentie soutenue et bien entourée pendant cette année et je sais que c'est précieux.

Merci au Pr. Stéphane Declerck pour le temps accordé lorsque j'avais de plus grands questionnements concernant une décision. Merci pour le soutien moral lors des manipulations de nuit. Merci pour la confiance et l'accueil durant cette année dans le laboratoire.

J'aimerais également remercier l'ensemble du personnel du laboratoire de Mycologie de l'UCLouvain qui a consacré du temps à accueillir les mémorants de cette année. Merci à chacun et chacune de m'avoir aidé pour certaines manipulations et d'avoir répondu à mes questions. Merci à François pour son aide concernant la colonisation racinaire du CMA ainsi que pour les photos au microscope et pour les prélèvements. Merci à Françoise pour son aide consécutive aux prélèvements.

Merci au Pr. Pierre Bertin et au Dr. Brieuc Hardy, mes lecteurs, d'avoir accepté de faire partie de mon jury de mémoire.

Merci à mes amis qui m'ont aidé pendant les trois semaines de prélèvement. Merci à ceux qui m'ont permis de réaliser de chouettes projets à côté du mémoire cette année.

Merci à mes parents pour le soutien moral durant cette année. Merci à papa pour sa relecture.

Merci à mes colocataires pour le soutien et les moments partagés qui ont permis de vivre une très chouette dernière année d'étude et de se divertir en dehors du laboratoire.

Enfin, je voulais remercier très particulièrement Hadrien, qui m'a soutenue tout au long de cette année. Merci pour l'aide pendant les manipulations en soirée ou de nuit, merci pour les encouragements, les conseils, l'écoute et le soutien quotidien.

Table des matières

Remerciements	i
Table des matières	ii
Liste des acronymes	v
Liste des figures	vi
Liste des tableaux.....	viii
1. Introduction	1
2. Etat de l'art.....	3
2.1. Le blé	3
2.1.1. Origine et filiation génétique du blé	3
2.1.2. Les stades de développement du blé	4
2.1.3. Le blé dur de printemps	5
2.1.4. Importance économique du blé : production et consommation mondiale	6
2.2. Les défis du XXI ^e siècle pour l'agriculture	7
2.2.1. Changement climatique	7
2.2.2. Défi démographique	7
2.3. Impacts de la sécheresse sur le blé et adaptation du blé face à la sécheresse	8
2.3.1. Impacts de la sécheresse sur le blé.....	8
2.3.2. Solutions agronomiques pour faire face à la sécheresse.....	10
2.4. Les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA)	11
2.4.1. Une symbiose obligatoire	11
2.4.2. Cycle de développement des CMA et établissement de la symbiose	12
2.4.3. Impacts de la sécheresse sur la croissance des CMA et les communautés mycorhiziennes dans les sols	16
2.4.4. Bénéfices de la symbiose mycorhizienne pour les plantes.....	17
2.4.4.1. Amélioration de la nutrition minérale des plantes	18
2.4.4.2. Rôles du CMA dans la résistance des plantes face aux stress biotiques	20
2.4.4.3. Rôles du CMA dans la résistance des plantes aux stress abiotiques	21
2.4.4.3.1. Rôles du CMA dans la protection des plantes contre le stress hydrique	21
3. Objectifs	25
4. Matériels et méthodes.....	26
4.1. Description et préparation du matériel biologique	26
4.1.1. Les quatre variétés de blé dur	26
4.1.2. Désinfection et prégermination des semences de blé	26
4.1.3. Classification du champignon mycorhizien à arbuscules (CMA).....	26

4.1.4.	Production en masse de <i>R. irregularis</i> en serres	27
4.1.5.	Prémycorhization des plantes de blé.....	28
4.2.	Prétest.....	29
4.2.1.	Description du système semi-hydroponique de circulation continue de la solution de Hoagland ^{lowPi}	30
4.2.2.	Résultats intermédiaires obtenus lors du prétest	31
4.3.	Expérience finale.....	32
4.3.1.	Vérification de la colonisation racinaire des plantes de blé par le CMA	34
4.3.2.	Transfert en pot	34
4.3.3.	Dispositif expérimental en serres	35
4.3.4.	Phase d'acclimatation	35
4.3.5.	Implémentation des régimes hydriques	35
4.3.6.	Phase de réhydratation.....	36
4.3.7.	Arrachage.....	36
4.3.8.	Conditions environnementales en serres	36
4.4.	Mesures effectuées.....	37
4.4.1.	Développement des plantes	37
4.4.1.1.	Taille des plantes et émergence des épis	37
4.4.1.2.	Biomasse aérienne et racinaire.....	37
4.4.2.	Paramètres concernant les échanges de gaz foliaires	38
4.4.2.1.	Principe	38
4.4.2.2.	Mesures.....	38
4.4.3.	Potentiel hydrique	39
4.4.3.1.	Principe	39
4.4.3.2.	Mesures.....	40
4.4.3.3.	Interprétation des résultats	40
4.4.4.	Pourcentages de colonisation intraracinaire par le CMA	41
4.4.4.1.	Coloration racinaire	41
4.4.4.2.	Quantification du taux de colonisation.....	41
4.5.	Analyses statistiques.....	43
5.	Résultats.....	44
5.1.	Évaluation de la colonisation par le CMA	44
5.2.	Paramètres morphologiques des plantes	45
5.2.1.	Évaluation de l'effet des facteurs fixes et de leurs interactions sur les paramètres morphologiques des plantes.....	45
5.2.2.	Taille des plantes à la récolte.....	48

5.2.3.	Évolution de la taille des plantes pendant le stress hydrique	49
5.2.4.	Poids sec aérien total	50
5.2.5.	Poids de l'épi par rapport au poids total de la partie aérienne de la plante	51
5.2.6.	Poids sec racinaire.....	53
5.2.7.	Ratio entre le poids sec racinaire et le poids sec aérien.....	54
5.3.	Paramètres physiologiques.....	55
5.3.1.	Photosynthèse	55
5.3.1.1.	Avant le stress hydrique (T0)	55
5.3.1.2.	Après le stress hydrique (T1).....	56
5.3.1.3.	Après récupération (T2)	58
5.3.2.	Potentiel hydrique	60
6.	Discussion et propositions d'amélioration	63
6.1.	Résultats du prétest concernant le prélèvement du Pi	63
6.2.	Effets du régime hydrique sur la colonisation racinaire du CMA <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 sur les racines de blé.....	64
6.3.	Différences morphologiques et physiologiques entre les variétés en conditions normales	66
6.4.	Effets du stress hydrique sur les différentes variétés de blé dur	67
6.5.	Effets du CMA sur la tolérance au stress hydrique des quatre variétés de blé	70
6.6.	Retour sur les objectifs et les résultats apportés par ce mémoire	72
7.	Conclusion.....	74
8.	Bibliographie	75
9.	Annexes.....	93
4.1.	Annexe 1 : Préparation de la solution Hoagland réduite de 90% en Pi (Hoagland ^{lowPi})	93
4.2.	Annexe 2 : Paramètres d'échanges gazeux foliaires après la période de récupération (T2) chez El4x_252 et Furio_camillo	94
4.3.	Annexe 3 : Moyennes $\pm$ écarts-types du potentiel hydrique des plantes avant et après réhydratation	95

Liste des acronymes

A	Flux d'assimilation de CO ₂
ABA	Acide abscissique
AQPs	Aquaporines
C	Carbone
Ca	Calcium
CA	Colonisation arbusculaire
CC	Capacité au champ
CMA	Champignon mycorhizien à arbuscules
CRA-W	Centre wallon de Recherches agronomiques
CT	Colonisation totale
CV	Colonisation vésiculaire
CYMMYT	International Maize and Wheat Improvement Center
E	Flux de transpiration
EUE	Efficience d'utilisation de l'eau
EUE_i	Efficience d'utilisation de l'eau instantanée
FAO	Food and Agriculture Organisation
g_s	Conductance stomatique
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
IRGA	Analyseur gazeux infrarouge
LCQs	Locus de caractères quantitatifs
M	Mycorhizé
N	Azote
NM	Non mycorhizé
OECD	Organisation for Economic Cooperation and Development
P	Phosphore
Pi	Phosphore inorganique
PSA	Poids sec aérien total
PSR	Poids sec racinaire
RFCP	Rhizobactéries favorisant la croissance des plantes
RMC	Réseau mycorhizien commun
RMI	Résistance mycorhizienne induite
RSA	Résistance systémique acquise
RSI	Résistance systémique induite
SoIACE	Solutions for improving Agroecosystem and Crop Efficiency for water and nutrient use
T0	Temps de mesure avant d'imposer le stress hydrique soit 14 jours après transfert en pot
T1	Temps de mesure après le stress hydrique de 28 jours
T2	Temps de mesure après la période de récupération de 72 heures
UE	Union européenne
USDA	United States Department of Agriculture
Δψ	Différence entre le potentiel hydrique avant et après la période de récupération
ψ	Potentiel hydrique

Liste des figures

Figure 1 – Filiation génétique du blé	4
Figure 2 – Principaux stades de développement du blé selon l'échelle de Zadoks <i>et al.</i>	5
Figure 3 – Effets du stress hydrique sur le blé et solutions agronomiques afin d'en réduire les impacts	9
Figure 4 – Cycle de vie d'un CMA.....	12
Figure 5 – Schéma décrivant les différentes étapes de la reconnaissance puis de la colonisation d'une plante-hôte par un CMA	14
Figure 6 – Photo d'un arbuscule et dessin de la structure des arbuscules des CMA dans la cellule racinaire de la plante	14
Figure 7 – Schéma représentant les deux types d'arbuscules	15
Figure 8 – Voies d'assimilation du phosphate dans les plantes colonisées par un CMA.....	19
Figure 9 – Amélioration de la résistance des plantes face à la sécheresse grâce au CMA.....	24
Figure 10 – Classification du champignon mycorhizien à arbuscules et photo représentant <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 colonisant les racines de blé dur lors de cette expérience	27
Figure 11 – Etapes de la production en masse de <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 en serres sur les racines de maïs	28
Figure 12 – Représentation schématique d'un bac M ou NM et photo de la disposition des plantes de maïs et de blé au sein d'un bac	29
Figure 13 – Système semi-hydroponique à circulation continue	31
Figure 14 – Quantité de phosphore (mg/L) prélevée dans la solution nutritive lors de la période de récupération du prétest par les plantes de blé de la variété Balsamo	32
Figure 15 – Schéma récapitulatif de l'expérience, à partir du semis des plantes jusqu'à la récolte....	33
Figure 16 – Transfert en pot de la plantule avec son substrat	34
Figure 17 – Dispositif expérimental des plantes de blé en serres.....	35
Figure 18 – Photos des différentes variétés de blé	37
Figure 19 – Représentation de la mesure du flux d'assimilation de CO ₂ (A), de la transpiration (E) et de la conductance stomatique (g _s) sur des feuilles de maïs, grâce à l'IRGA	38
Figure 20 – Photo représentant la mesure en serres réalisée avec l'IRGA	39
Figure 21 – Mesure du potentiel hydrique (Ψ) des plantes grâce à la chambre à pression	40
Figure 22 – Représentation de l'évaluation de la colonisation racinaire par le CMA, grâce à la méthode de Mc Gonigle <i>et al.</i> et photo prise pendant cette expérience, lors d'un comptage sur la variété Astérix	42
Figure 23 – Taille à la récolte (cm) des quatre variétés de blé en fonction du régime hydrique et de la mycorhization	49
Figure 24 – Poids (g) sec aérien total (épi + feuilles) à la récolte des quatre variétés de blé en fonction du régime hydrique et de la mycorhization	51
Figure 25 – Poids (g) sec racinaire à la récolte des quatre variétés de blé en fonction du régime hydrique et de la mycorhization	53

Figure 26 – Ratio entre le poids sec racinaire et le poids sec aérien (PSR/PSA) à la récolte des quatre variétés de blé en fonction du régime hydrique et de la mycorhization.....	54
Figure 27 – Différences entre le potentiel hydrique avant et après récupération.....	62

Liste des tableaux

Tableau 1 – Classification de <i>Triticum turgidum</i> spp. <i>durum</i> et photo de l'amidonniér blanc	6
Tableau 2 – Croissance de la production mondiale de blé entre 1950 et 2020.....	7
Tableau 3 – Noms, codes SolACE, degrés de sensibilité à la sécheresse et pourcentages (%) de colonisation totale (CT) en serres des variétés Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo identifiés lors d'une expérience réalisée dans le cadre du projet SolACE.....	26
Tableau 4 – Taille (cm) des plantes de blé de la variété Balsamo après 28 jours de stress hydrique (à 25% de la CC) ou non (à 100% de la CC) lors du prétest.....	31
Tableau 5 – Pourcentages (%) de colonisation totale (CT), vésiculaire (CV) et arbusculaire (CA) d'une plante de blé par variété et par bac après 21 jours de prémycorhization dans du substrat mycorhizé par <i>R. irregularis</i> MUCL 49556	34
Tableau 6 – Identifications et comptages des différentes structures du CMA lors de l'observation au microscope optique selon la méthode de Mc Gonigle <i>et al.</i>	42
Tableau 7 – Transformations des données afin de remplir l'hypothèse de normalité	43
Tableau 8 – Pourcentages (%) de colonisation racinaire totale (CT), vésiculaire (CV) et arbusculaire (CA) des racines des quatre variétés de blé par le CMA <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 au moment de la récolte	44
Tableau 9 – Pourcentages (%) de colonisation racinaire totale (CT), vésiculaire (CV) et arbusculaire (CA) des racines des quatre variétés de blé par le CMA <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 au moment de la récolte, en fonction du régime hydrique	45
Tableau 10 – Effets des différents facteurs (variété, régime hydrique et mycorhization) sur les paramètres morphologiques des plantes de blé dur	47
Tableau 11 – Évolution (%) de la taille des quatre variétés de blé pendant les 28 jours de stress hydrique, en fonction du régime hydrique et de la mycorhization.....	50
Tableau 12 – Pourcentages (%) de l'épi sur le poids sec aérien total (PSA) à la récolte des quatre variétés de blé, en fonction du régime hydrique et de la mycorhization	52
Tableau 13 – Effets des différents facteurs (variété et mycorhization) sur le taux net d'assimilation de CO ₂ (A), le flux de transpiration (E), la conductance stomatique (g _s) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE _i) des plantes de blé 14 jours après le transfert en pot	55
Tableau 14 – Effets du CMA <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 sur le taux net d'assimilation de CO ₂ (A), le flux de transpiration (E), la conductance stomatique (g _s) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE _i) chez les quatre variétés de blé avant d'imposer le stress hydrique, soit 14 jours après le transfert	56
Tableau 15 – Effets des différents facteurs (variété, régime hydrique et mycorhization) sur le taux net d'assimilation de CO ₂ (A) (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹), la conductance stomatique (g _s) (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹), le flux de transpiration (E) (mmol m ⁻² s ⁻¹) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE _i) (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O) des plantes de blé après un stress hydrique de 28 jours.....	57
Tableau 16 – Effets du régime hydrique sur le taux net d'assimilation de CO ₂ (A), le flux de transpiration (E) et la conductance stomatique (g _s), et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE _i) des quatre variétés de blé après un stress hydrique de 28 jours	58
Tableau 17 – Effets des différents facteurs (variété, régime et mycorhization) sur le taux net d'assimilation de CO ₂ (A), le flux de transpiration (E), la conductance stomacale (g _s), et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE _i) après une période de récupération de 72 heures	59

Tableau 18 – Effets du CMA <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 et du régime hydrique sur le taux net d'assimilation de CO ₂ (A), le flux de transpiration (E), la conductance stomacale (g _s) et l'efficiencia d'utilisation de l'eau instantanée (EUE _i) des plantes de blé de la variété Astérix après une période de récupération de 72 heures.....	59
Tableau 19 – Effets du CMA <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 et du régime hydrique sur le taux net d'assimilation de CO ₂ (A), le flux de transpiration (E), la conductance stomatique (g _s) et l'efficiencia d'utilisation de l'eau instantanée (EUE _i) des plantes de blé de la variété Balsamo après une période de récupération de 72 heures.....	60
Tableau 20 – Résumé des effets morphologiques et physiologiques du stress hydrique de 28 jours sur les quatre variétés de blé	69
Tableau 21 – Résumé des effets morphologiques et physiologiques du CMA <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 sur les quatre variétés de blé.....	72
Tableau 22 - Effets du CMA <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 et du régime hydrique sur le taux net d'assimilation de CO ₂ (A), le flux de transpiration (E), la conductance stomatique (g _s) et l'efficiencia d'utilisation de l'eau instantanée (EUE _i) des plantes de blé El4x_252 après une période de récupération de 72 heures	94
Tableau 23 – Effets du CMA <i>R. irregularis</i> MUCL 49556 et du régime hydrique sur le taux net d'assimilation de CO ₂ (A), le flux de transpiration (E), la conductance stomatique (g _s) et l'efficiencia d'utilisation de l'eau instantanée (EUE _i) des plantes de blé de la variété Furio_camillo après une période de récupération de 72 heures	94
Tableau 24 – Potentiel hydrique des plantes des quatre variétés en fonction du régime hydrique et de la mycorhization après le stress hydrique de 28 jours	95
Tableau 25 – Potentiel hydrique des plantes des quatre variétés de blé fonction du régime hydrique et de la mycorhization après la période de récupération de 72 heures (T2)	95

1. Introduction

Notre société doit faire face aujourd'hui à une crise économique, sociale et environnementale (Food and Agriculture Organisation (FAO), 2022b ; Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2022). On estime à 800 millions le nombre de personnes dans le monde confrontées à la faim en 2021, un chiffre condamné à augmenter dans les années futures en raison de l'accroissement démographique. La pression sur l'environnement s'accroît par ailleurs inévitablement avec la demande en nourriture grandissante (United Nations, 2021b). Or, le réchauffement climatique et son rôle dans l'augmentation de la fréquence, durée et intensité des épisodes de sécheresse et de chaleur affecte grandement l'agriculture, présageant dès lors d'importantes vulnérabilités à l'échelle mondiale (FAO, 2022b ; IPCC, 2022). La période de sécheresse que nous traversons actuellement en Europe bat des records historiques en termes d'épuisement des réserves hydriques. L'état des ressources en eau est critique, et ce même en Europe (FAO, 2021b). Or, la production agricole est tributaire de la disponibilité en eau. En effet, de sévères sécheresses peuvent fortement affecter le rendement des cultures (FAO, 2021b).

Parmi les solutions existantes permettant de diminuer les impacts de la sécheresse sur les cultures, l'irrigation fournit de nombreux avantages économiques et diminue la vulnérabilité des cultures face au changement climatique. L'Agence européenne pour l'environnement (EEA) indique dans un rapport de 2020 que l'agriculture est responsable de 24% des captages d'eau dans l'Union européenne (UE). Cependant, cette méthode ne permet pas d'optimiser la gestion de l'eau et s'accompagne de nombreuses externalités négatives. La sélection de variétés résistantes à la sécheresse, couplée à l'utilisation de microorganismes bénéfiques tels que les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) peuvent faire partie de la solution. Les recherches scientifiques s'orientent d'ailleurs de plus en plus vers des solutions plus durables afin d'adopter une gestion de l'eau plus efficiente. Ce mémoire s'intègre dans le projet « SolACE » (Solutions for improving Agroecosystem and Crop Efficiency for water and nutrient use) qui a pour objectif d'aider l'agriculture européenne à faire face aux problèmes de sécheresse qui vont mener à de plus fréquentes limitations en eau et en nutriments ; et cela par le biais d'une meilleure gestion des ressources en eau, du développement de nouveaux génotypes résistants au stress hydrique ainsi que par le développement de nouvelles pratiques agricoles utilisant les interactions plantes-microorganismes permettant d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'eau, de l'azote (N) et du phosphore (P).

Les CMA sont de plus en plus étudiés dans le cadre de la protection des plantes contre les stress biotiques et abiotiques (Plouznikoff *et al.*, 2016). Ces microorganismes forment une association symbiotique obligatoire à bénéfices réciproques avec 72% des plantes vasculaires terrestres (Brundrett et Tedersoo, 2018). Colonisant les racines, ils jouent un rôle essentiel dans l'apport en eau et dans la nutrition azotée et phosphatée des plantes (Wang *et al.*, 2017).

Ce mémoire s'intéresse plus particulièrement au blé dur en conditions de sécheresse. Le blé est la deuxième céréale la plus produite au monde (International Grain Council (IGC), 2021) et représente une base importante du régime alimentaire des Européens (Le Stum *et al.*, 2017). Cependant, c'est également une plante très sensible à la sécheresse. Il existe déjà un réseau qui facilite la coordination de la recherche sur le blé afin pour s'adapter aux conditions météorologiques plus extrêmes, en particulier la chaleur et la sécheresse (HeDWIC).

De nombreux articles ont prouvé l'intérêt des CMA en lien avec les problèmes de sécheresse des cultures (Augé, 2001). Cependant, la littérature scientifique rapporte peu de données concernant

l'apport du CMA dans la tolérance à une période de sécheresse et la capacité de récupération après cette période chez le blé dur.

C'est dans ce contexte que s'inscrit ce mémoire. Il vise à étudier l'effet du CMA (*Rhizophagus irregularis* MUCL 49556) sur les paramètres morphologiques et physiologiques pendant et après un stress hydrique modéré ou fort chez quatre variétés de blé dur possédant différents niveaux de tolérance à la sécheresse ainsi que différentes capacités de colonisation avec les CMA. Pour cela, un système de culture semi-hydroponique a été utilisé.

2. Etat de l'art

2.1. Le blé

2.1.1. Origine et filiation génétique du blé

Origine de la domestication

La culture du blé a commencé lors de la domestication, approximativement 8 300 ans av. J.-C dans le Croissant fertile (Chauvet, 2018; Hancock, 2004; Le Stum *et al.*, 2017; Les Presses Agronomiques de Gembloux, 1990). Les hommes ont commencé à cultiver les graminées sauvages par ensemencement à la volée et ont commencé très vite à sélectionner les variétés les plus intéressantes en fonction de la taille et la couleur des grains et la résistance à certains stress (Le Stum *et al.*, 2017).

Les différentes espèces de blé (*Triticum* et *Aegilops*) sont des angiospermes monocotylédones, qui appartiennent à la même tribu des *Triticeae*. Les premières espèces de blé cultivées furent l'espèce diploïde d'engrain *Triticum monococcum* ssp. *monococcum* et l'espèce tétraploïde d'amidonnier *T. turgidum* spp. *dicoccum* (Le Stum *et al.*, 2017; Les Presses Agronomiques de Gembloux, 1990). L'amidonnier cultivé est l'ancêtre de toutes les espèces de blé que nous connaissons et cultivons actuellement (Figure 1).

Phénomènes de polyplœidisation

Au cours de l'évolution, ce sont des phénomènes de polyplœidisation qui ont permis l'apparition des nombreuses espèces de blé qui existent actuellement. C'est pourquoi, la classification moderne du blé dépend du niveau de ploïdie de la graminée. Il existe des blés diploïdes, qui partagent le génome AA, des blés tétraploïdes AABB (blé dur) et des blés hexaploïdes AABBDD (blé tendre) qui contiennent respectivement 14, 28 et 42 chromosomes (Figure 1) (Chauvet, 2018; Le Stum *et al.*, 2017; Les Presses Agronomiques de Gembloux, 1990). Leur génome se compose d'un multiple de sept chromosomes.

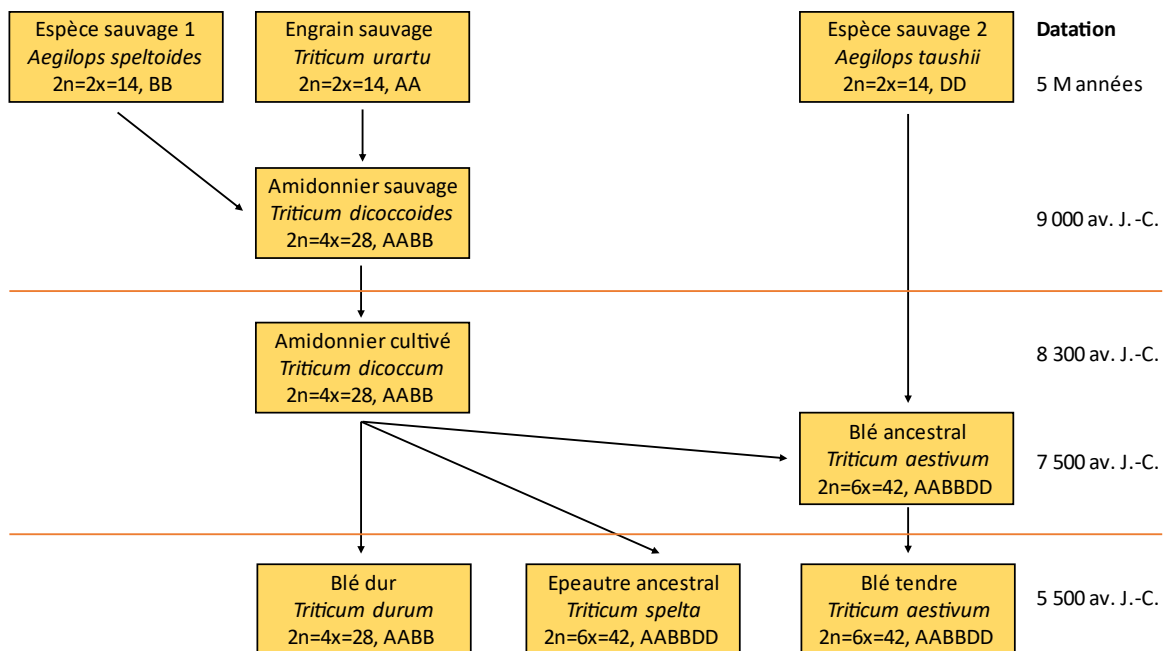


Figure 1 – Filiation génétique du blé. Figure inspirée du livre « Le blé » (Le Stum *et al.*, 2017).

Les phénomènes de polyploïdisation, la pression de sélection initiée dès le début de la domestication et l'amélioration génétique (hybridation raisonnée) depuis la révolution industrielle, ont mené aux espèces actuelles (Chauvet, 2018; Le Stum *et al.*, 2017).

2.1.2. Les stades de développement du blé

Les plantes de blé sont des plantes annuelles à feuilles planes et linéaires qui possèdent une ligule membraneuse. L'épi est composé de deux rangées d'épillets alternes, généralement sessiles et comprimés latéralement. Chaque épillet comprend deux à neuf fleurs hermaphrodites. Les fleurs supérieures peuvent être stériles (Chauvet, 2018).

La croissance du blé a été décrite dans une échelle déterminée par Zadoks *et al.* (1974). Celle-ci se compose de dix principaux stades de croissance qui correspondent au premier chiffre, divisés en stades de croissance secondaires qui constituent le deuxième chiffre (de 1 à 99) (Zadoks *et al.*, 1974; Les Presses Agronomiques de Gembloux, 1990). Six phases principales constituent le cycle de développement du blé (Gate, 1995, Figure 2) :

- (i) levée : elle se déroule en octobre après le semis, ou fin février-mars pour le blé de printemps. Cette phase correspond à la période à partir de laquelle le coléoptile sort de terre, jusqu'au stade deux à trois feuilles.
- (ii) tallage : jusqu'à la fin de l'hiver pour le blé semé en automne, très rapide pour le blé dur semé au printemps. La première talle (= ramification) apparaît à l'aisselle du maître-brin quand celui-ci possède trois à quatre feuilles.
- (iii) montaison : la tige principale commence à s'allonger ce qui correspond au stade épi 1 cm.
- (iv) épiaison : elle correspond à la sortie de l'épi hors de la gaine de la dernière feuille (feuille drapeau).

- (v) floraison : elle indique le moment où les étamines sont visibles en dehors des glumelles.
- (vi) remplissage : il correspond à l'étape ultime du cycle de développement où la graine se forme. À ce stade, les grains accumuleront des réserves en amidon jusqu'à maturité de l'épi. La couleur jaune doré de l'épi indique sa maturité et la période propice à la récolte.

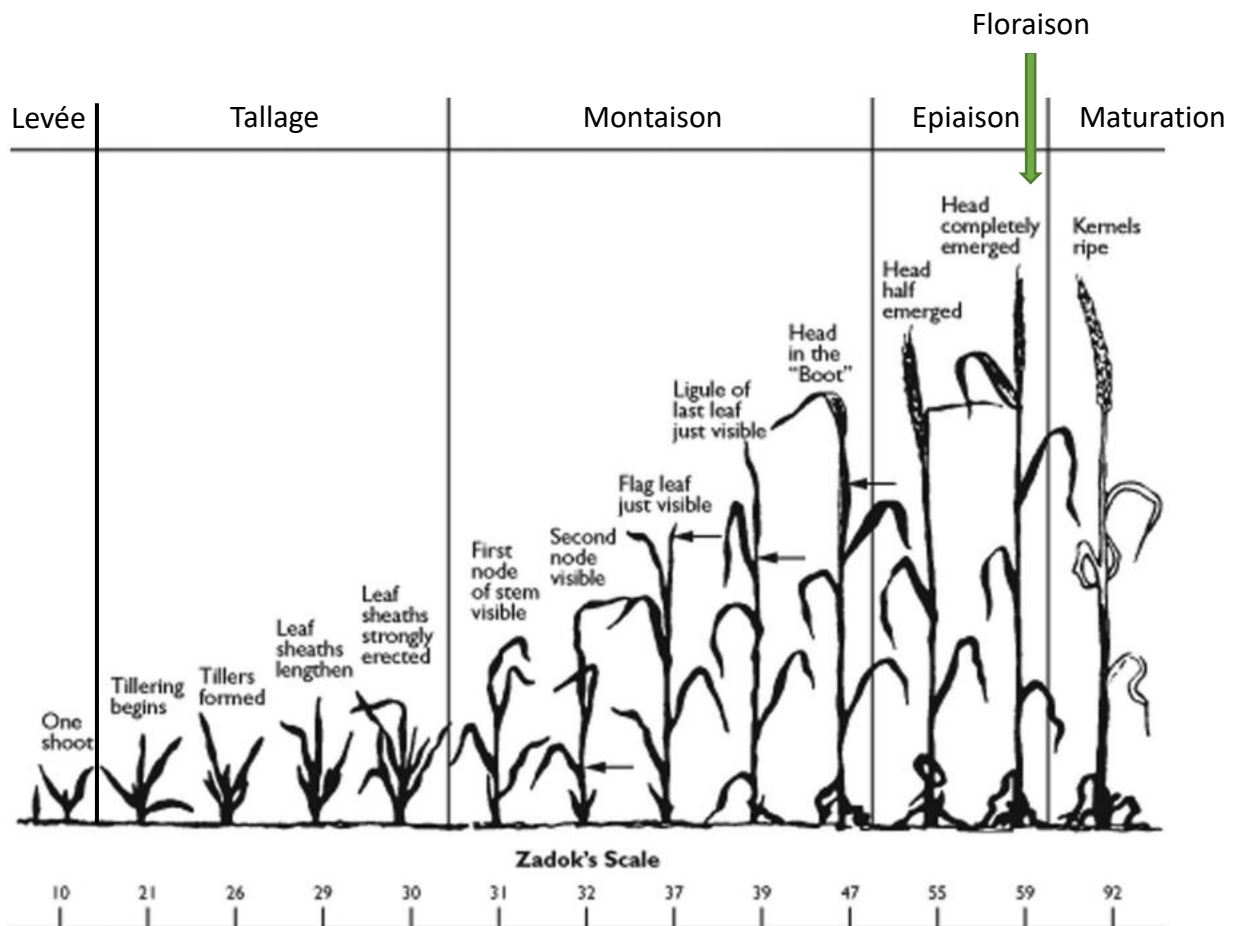


Figure 2 – Principaux stades de développement du blé selon l'échelle de Zadoks *et al.* (1974). Figure retravaillée à partir de van der Fels-Klerx, 2014.

Il existe des variétés de blé de printemps et d'hiver. Les variétés d'hiver ont besoin d'une vernalisation, c'est-à-dire d'une période de froid (0-5°C pendant 30 à 60 jours) pendant leur phase juvénile pour initier la phase reproductrice (Chauvet, 2018; Les Presses Agronomiques de Gembloux, 1990). Semées en automne, ces variétés permettent de garder un couvert pendant la période hivernale et ainsi limiter l'érosion.

2.1.3. Le blé dur de printemps

Dans le cadre de ce mémoire, l'expérience porte sur le blé dur de printemps. Le Tableau 1 reprend la classification du blé dur (*Triticum turgidum* spp *durum*).

Tableau 1 – (A) Classification de *Triticum turgidum* spp. *durum* (Chauvet, 2018; PlantUse, s.d.). (B) Photo de l'amidonnier blanc (Vilmorin, 1980).

A		B
Classification de <i>Triticum turgidum</i> spp. <i>durum</i>		Amidonnier blanc
Règne	<i>Plantae</i>	
Sous-Règne	<i>Tracheobionta</i>	
Classe	<i>Magnoliophyta</i>	
Ordre	<i>Cyperales</i>	
Famille	<i>Poaceae</i>	
Tribu	<i>Triticeae</i>	
Genre	<i>Triticum</i>	
Espèce	<i>Triticum turgidum</i>	

Représentant la catégorie des tétraploïdes (*T. turgidum* spp. *durum*, $2n=4x=28$, AABB), le blé dur, appelé ainsi en raison de la dureté de son grain, est une plante de climats chauds et secs. Il se compose d'épillets de deux à sept fleurs. Son épi est généralement à longues barbes, à section carrée ou comprimée. Le grain nu est translucide et très dur.

Il est apparu dès le néolithique et est devenu le principal blé cultivé des régions méditerranéennes dans l'Antiquité, tandis que le blé tendre se retrouvait plutôt dans les régions tempérées. Le blé dur se caractérise par une haute teneur en gluten. C'est pourquoi on le retrouve beaucoup dans la fabrication de pâtes, gâteaux, semoules mais il n'est pas panifiable en raison de sa texture vitreuse. Aujourd'hui, le blé dur se cultive plutôt dans les régions méditerranéennes, en Ethiopie, dans le Caucase, Asie Centrale, Inde, Argentine, Chili, Afrique du Sud ou encore en Australie (Chauvet, 2018; Hancock, 2004; Le Stum *et al.*, 2017). Depuis quelques années, des essais menés par le Centre wallon de Recherche agronomique (CRA-W) ont été réalisés sur la culture de blé dur dans nos régions. Le blé dur, poussé par le réchauffement climatique et la recherche d'alternatives dans la rotation et les débouchés, fait ses premiers pas depuis deux à trois ans dans notre pays (Le Sillon Belge, 2020).

2.1.4. Importance économique du blé : production et consommation mondiale

Le blé est cultivé sur 33% des terres arables, s'étend à des altitudes très diverses (du niveau de la mer à 4500 m d'altitude), et se cultive autant au niveau des régions tempérées que tropicales. Selon le rapport de la FAO (février 2022), la production actuelle mondiale de céréales est estimée à 2793 millions de tonnes. Cela représente une hausse de 0,8% par rapport à l'année précédente. Le blé est la deuxième céréale la plus produite au monde (774 millions de tonnes) après le maïs (1131 millions de tonnes), et suivie du riz (510 millions de tonnes) (IGC, 2021). Le blé représente une base importante du régime alimentaire des Européens tandis que le riz est plus populaire en Orient. Le maïs est quant à lui majoritairement utilisé pour l'alimentation animale (Le Stum *et al.*, 2017). Ensemble, ces trois céréales constituent 42,5% de l'apport énergétique alimentaire mondial (FAO, 2015; Chauvet, 2018).

Les principaux producteurs de blé sont la Chine, l'UE, l'Inde et la Russie, avec respectivement 134, 126 et 107 millions de tonnes de blé produites en 2021 (Chauvet, 2018; Organisation for Economic Cooperation and Development (OECD), 2021; Statista Research Department, 2022). La Russie est le premier exportateur mondial de blé (OECD, 2021). Selon les perspectives agricoles de l'OECD et de la

FAO, le prix du blé devrait atteindre les 253 USD¹/t en 2029, ce qui représente une légère augmentation par rapport à 2020 (245 USD/t).

Depuis 1950, la production mondiale de blé a triplé. Cependant, les surfaces cultivées consacrées au blé n'ont pas tellement augmenté ces dernières années. Cette hausse de production est due à la révolution verte qui a apporté un gain de productivité et donc de rendement (Tableau 2). Le rendement du blé est le produit de plusieurs composantes : le nombre de pieds/m², le nombre d'épi/pied, le nombre de grains/épi et le poids individuel du grain (Leterme *et al.*, 1994).

Tableau 2 – Croissance de la production mondiale de blé entre 1950 et 2020 (Le Stum *et al.*, 2017; FAO, 2022a; United States Department of Agriculture (USDA), 2022; United Nations, 2021b)

Années	1950	1960	1970	1980	1990	2000	2010	2020
Surfaces (millions hectares)	200	202	207	237	232	218	223	215
Production (millions tonnes)	200	233	306	436	589	583	652	762
Rendement moyen (kg/ha)	1 000	1 155	1 481	1 840	2 541	2 679	2 921	3 540
Population mondiale (milliards)	2,519	3,023	3,696	4,442	5,279	6,085	6,842	7,794
Quantité de blé per capita (kg/pers)	79,4	77,2	82,9	98,1	111,5	95,8	95,2	97,7

2.2. Les défis du XXI^e siècle pour l'agriculture

2.2.1. Changement climatique

L'agriculture est un des secteurs les plus affectés par les périodes de sécheresse. Ces dernières ont tendance à s'accroître dans leur fréquence, leur intensité et dans la durée à cause du changement climatique (FAO, 2022b; IPCC, 2022). En effet, il influence fortement le cycle hydrologique global (IPCC, 2022). Les changements environnementaux altèrent l'utilisation de l'eau par les cultures. Cela se manifeste surtout par un changement dans l'évapotranspiration totale qui impacte directement l'efficacité d'utilisation de l'eau (EUE) (Pritchard et Amthor, 2005). De ce fait, un déficit hydrique prolongé peut altérer l'enchaînement de nombreux processus métaboliques, à commencer par une diminution de l'activité photosynthétique (Kumar Ray *et al.*, 2021). C'est pourquoi de sévères sécheresses peuvent provoquer une perte de rendement significative aux cultures (Kumar *et al.*, 2015; Zargar *et al.*, 2017); ce qui rend la sécurité alimentaire de plus en plus incertaine (IPCC, 2022; Reynolds *et al.*, 2021). En effet, elles sont souvent combinées à de nombreuses vulnérabilités économiques, sociales et environnementales (FAO, 2022b; IPCC, 2022).

2.2.2. Défi démographique

En parallèle au changement climatique, il y a un défi démographique énorme. Depuis 1950, la population mondiale a plus que triplé. Les projections prédisent une stabilisation à la fin du XXI^e siècle

¹ USD pour United States dollar.

à onze milliards d'êtres humains (United Nations, 2021b). Les problèmes de famine, de malnutrition et d'insécurité alimentaire touchent déjà 786 millions d'individus en 2021 et ce chiffre ne fera qu'augmenter, surtout dans les pays en voie de développement où la population va doubler entre 2030 et 2050 (United Nations, 2021a). L'augmentation de la population mondiale accentue la pression sur l'environnement car la demande en nourriture est de plus en plus importante (United Nations, 2021b).

Ces phénomènes ne faisant que s'amplifier, il est important de se préparer au mieux pour y faire face (FAO, 2022b) ; et notamment en s'intéressant de plus près aux cultures qui ont du potentiel pour le futur. La culture de blé possède un grand potentiel génétique d'adaptation à toutes sortes de niches pédoclimatiques et peut se conserver sur de longues périodes (Les Presses Agronomiques de Gembloux, 1990; Boudreau et Ménard, 1992; Langridge, 2017a; Le Stum *et al.*, 2017). De plus, sa production mondiale suit assez bien l'explosion démographique (Tableau 2). Néanmoins, les rendements ne pourront pas suffire à la demande et aux besoins de 2050 (Reynolds *et al.*, 2021).

2.3. Impacts de la sécheresse sur le blé et adaptation du blé face à la sécheresse

Le blé est une culture qui sera de plus en plus impactée par le changement climatique, notamment par la sécheresse et les températures extrêmes (FAO, 2021a; Langridge, 2017a). Bien que cette céréale soit la première denrée alimentaire des humains, la demande en soja et en maïs augmente fortement depuis quelques années (OECD, 2021). Ces cultures plus exigeantes repoussent la culture du blé vers des terres plus marginales (Langridge, 2017a; Le Stum *et al.*, 2017). Le blé est alors amené à être cultivé dans des régions de plus en plus arides (Le Stum *et al.*, 2017). Or, la période où le blé est le plus sensible au déficit hydrique est le stade de remplissage des grains, ce qui engendre une diminution du rendement assez significatif (Langridge, 2017a; Les Presses Agronomiques de Gembloux, 1990). Cette réduction de rendement dépend du génotype, de l'intensité et de la durée du stress, de la phase de développement de la plante à laquelle se passe le stress, mais également toute une série d'autres facteurs (notamment environnementaux) (Ali Dib *et al.*, 1992; Nezhadahmadi *et al.*, 2013). Elle est d'autant plus élevée lorsqu'elle est accompagnée par des vagues de chaleur (Langridge, 2017a; Zhao *et al.*, 2017). En effet, chaque degré Celsius supplémentaire à la température moyenne du globe induira une réduction de 6% du rendement du blé (Zhao *et al.*, 2017).

2.3.1. Impacts de la sécheresse sur le blé

Changements morphologiques et physiologiques

D'un point de vue morphologique, un stress hydrique peut engendrer une modification de la biomasse aérienne et racinaire. Une réduction de la surface aérienne et une augmentation de la surface racinaire sont souvent observées en conditions arides (Sharp et Davis, 1989; Spollen *et al.*, 1993; Khayatnezhad et Gholamin, 2020) mais cela fluctue en fonction de plusieurs facteurs (Ali Dib *et al.*, 1992). La hauteur totale de la plante et la longueur de l'épi peuvent se retrouver réduites (Ali Dib *et al.*, 1992). L'épaisseur de la cuticule peut augmenter (Nezhadahmadi *et al.*, 2013). La sécheresse affecte ainsi les différents stades végétatifs et reproductifs du blé (Shi *et al.*, 2010) et le temps entre ces différents stades (Khayatnezhad et Gholamin, 2020).

D'un point de vue physiologique, de nombreuses réponses au stress ont été observées chez le blé : fermeture des stomates, diminution de l'activité photosynthétique, stress oxydatif (Li *et al.*, 1998; Smirnoff, 1998), intégrité de la paroi cellulaire affectée, production de métabolites toxiques pour la plante, perte de turgescence, ajustement osmotique, réduction du potentiel hydrique foliaire, diminution de la conductance stomatique (g_s) (Nezhadahmadi *et al.*, 2013), diminution du prélèvement en P (Le Pioufle *et al.*, 2019). La sécheresse peut également provoquer la stérilité des épillets (Denčić *et al.*, 2000; Nezhadahmadi *et al.*, 2013).

De nombreux gènes sont également impliqués dans la résistance au stress hydrique et influencent la production de certaines protéines et enzymes (Nezhadahmadi *et al.*, 2013). Par exemple, le contenu en proline et sucres solubles varie pendant la période de contrainte hydrique (Ali Dib *et al.*, 1992).

La Figure 3 résume les effets du stress hydrique sur le blé.

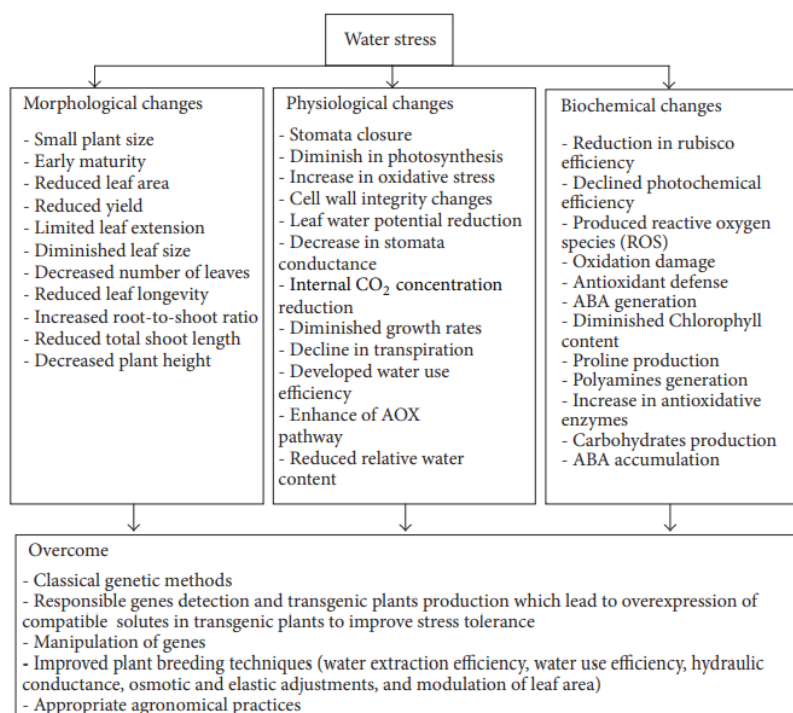


Figure 3 – Effets du stress hydrique sur le blé et solutions agronomiques afin d'en réduire les impacts (Nezhadahmadi *et al.*, 2013)

Problématique de la sécheresse sur les maladies du blé

Le développement d'une maladie chez une plante dépend de trois facteurs interconnectés : la sensibilité de l'hôte, la virulence du pathogène et les conditions environnementales favorables (Duggar, 1909 ; Francl, 2001). La sécheresse a donc un impact sur l'écophysiologie et la valeur adaptative de l'hôte mais également sur l'agent pathogène. Les impacts de la sécheresse cités précédemment induisent une plus grande prédisposition à l'infection de la plante-hôte par un affaiblissement général et/ou une résistance aux maladies supprimée (Desprez Loustau *et al.*, 2006). En outre, le déficit hydrique peut également activer des mécanismes de défenses systémiques entraînant une résistance accrue à l'infection (Wakelin *et al.*, 2018).

Dans le cas du blé, les principales maladies sont d'origine cryptogamique, c'est-à-dire qu'elles sont liées à des infections par des champignons qui colonisent la plante-hôte (Les Presses Agronomiques de Gembloux, 1990; Le Stum *et al.*, 2017). Du fait que les champignons se développent plutôt en

conditions humides, la sécheresse peut diminuer le risque de leur développement chez le blé. Cependant, les pathogènes fongiques présentent une plasticité importante qui leur permet de se développer à des potentiels hydriques bien inférieurs à ceux de la plante-hôte.

2.3.2. Solutions agronomiques pour faire face à la sécheresse

Pour faire face aux problèmes de sécheresse, différents moyens peuvent être mis en œuvre. Ainsi, il existe un réseau qui facilite la coordination mondiale de la recherche sur l'amélioration de la résistance du blé face à la sécheresse et aux fortes chaleurs à venir (HeDWIC), coordonné par le CYMMYT (International Maize and Wheat Improvement Center). Parmi les solutions existantes, il y a l'irrigation, la sélection de variétés et/ou traits génétiques résistants mais également l'utilisation de microorganismes bénéfiques.

L'irrigation

L'irrigation est une pratique largement utilisée pour réduire le risque de sécheresse dans de nombreuses régions du monde (IPCC, 2022). Elle fournit beaucoup d'avantages économiques et permet de réduire la vulnérabilité des cultures face au changement climatique (FAO, 2022c). L'agriculture irriguée représente déjà 20% de la surface totale des terres cultivées et augmentera de 30% dans les pays développés d'ici 2030 (FAO, 2021a). Cependant, cette méthode provoque aussi des externalités négatives sur l'environnement (épuisement des eaux souterraines, salinisation des sols, etc.) si elle n'est pas gérée de manière appropriée (FAO, 2022b; IPCC, 2022). Septante pourcent de l'eau douce disponible est consacrée à l'agriculture (FAO, 2022c). Il est donc nécessaire de trouver d'autres alternatives car l'eau est une ressource qui deviendra de plus en plus rare dans les années à venir (FAO, 2022c).

La sélection de variétés résistantes

La sélection de variétés résistantes à la sécheresse représente une autre solution. Le marquage moléculaire, initié en 1985, rend la sélection variétale plus facile et plus rapide (Le Stum *et al.*, 2017). La tolérance au stress hydrique est contrôlée par de nombreux locus de caractères quantitatifs (LCQs). Ces traits génétiques interagissent entre eux et/ou avec l'environnement (Langridge, 2017a). Les LCQs qui nous intéressent ici sont liés à la photosynthèse (taux photosynthétique, conductance stomatique, taux de transpiration, contenu en chlorophylle, etc.), au retardement de la sénescence foliaire (« leaf stay-green ») et à la capacité de rétention de l'eau (Langridge, 2017a). La protéine kinase et la phosphatase sont des protéines également très étudiées car elles jouent un rôle important dans la réponse des plantes au stress hydrique (Langridge, 2017a). Une efficacité de transpiration élevée est un trait génétique intéressant à sélectionner pour permettre une meilleure résistance à la sécheresse (Sankar *et al.*, 2008). En outre, une surface racinaire plus développée améliore la résilience car elle permet aux plantes comme le blé d'aller chercher l'eau plus en profondeur (Langridge, 2017b). Tous ces traits génétiques sont sélectionnés afin d'améliorer à terme le remplissage du grain et donc le rendement. Cependant, les processus physiologiques et métaboliques complexes qui en découlent ainsi que la faible héritabilité des interactions environnement x génotype (E x G) rendent compliquée la sélection génétique (Langridge, 2017a; Reynolds *et al.*, 2021).

L'utilisation de microorganismes bénéfiques

Les microorganismes bénéfiques tels que les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (RFCP) et les CMA peuvent augmenter l'adaptation des plantes face aux conditions climatiques changeantes comme les intenses sécheresses suivies de fortes précipitations (Grover *et al.*, 2011). En effet, ces microorganismes ont la capacité de s'adapter très rapidement (Grover *et al.*, 2011; Lau et Lennon, 2012). Ils possèdent une grande diversité génétique et interagissent déjà naturellement avec les plantes. En revanche, étant donné que les microorganismes appartiennent au monde du vivant, prévoir leur comportement et comprendre tous les mécanismes et interactions mis en œuvre est un processus complexe (Grover *et al.*, 2011).

Les RFCP secrètent de nombreuses molécules permettant de promouvoir la croissance des plantes en situation de stress (Grover *et al.*, 2011). Ainsi, il a été observé que ces molécules peuvent réduire les effets délétères de l'éthylène (hormone jouant notamment un rôle sur la réduction de croissance de la plante en situation de stress (Hardoim *et al.*, 2008; Filho *et al.*, 2016)), augmenter l'humidité du sol en formant des agrégats (Vurukonda *et al.*, 2016), ou encore réduire les stress oxydatifs (Grover *et al.*, 2011). In fine, ces bactéries améliorent l'apport en nutriments et la santé générale de la plante en conditions de stress (Grover *et al.*, 2011). Plusieurs études confirment ces effets sur le blé en conditions de stress hydrique (Kanwal *et al.*, 2017; Zafar-ul-Hye *et al.*, 2019; Ansari *et al.*, 2021).

Les CMA, quant à eux, jouent un rôle très important dans la nutrition des plantes, et notamment dans le prélèvement du phosphore inorganique (Pi). Tous les mécanismes permettant aux plantes de résister au stress hydrique grâce aux CMA sont détaillés dans le prochain chapitre.

2.4. Les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA)

2.4.1. Une symbiose obligatoire

Les CMA sont des microorganismes symbiotiques obligatoires du système racinaire des plantes vasculaires terrestres. En effet, il a été évalué que 72% des plantes vasculaires, dont la plupart des espèces agricoles et horticoles, sont naturellement colonisées par des CMA (Brundrett et Tedersoo, 2018). Ces microorganismes du sol appartiennent au phylum *Glomeromycota* et sont présents partout sur le globe (Stürmer *et al.*, 2018; Savary *et al.*, 2018). Les premiers fossiles de rhizomes mycorhiziens datent d'il y a environ 450 millions d'années. La morphologie des spores et des CMA n'a pas tellement évolué depuis lors (Brundrett et Tedersoo, 2018). Leur évolution très faiblement marquée ainsi que leur capacité à s'associer à un grand nombre d'hôtes alors qu'ils ne représentent qu'un faible nombre d'espèces, rendent ces champignons très intéressants pour la lutte contre les stress biotiques et abiotiques (Brundrett, 2002; Grover *et al.*, 2011).

Le développement de l'association mutualiste entre la plante et le CMA est réalisé à travers une série d'interactions complexes, qui permettent aux deux symbiotes d'en tirer profit (Allen *et al.*, 1991; Johnson *et al.*, 1997). On dit que la symbiose MA est régie par la dépendance mycorhizienne². Le CMA

² Ce concept a été défini pour la première fois par Gerdemann en 1975 comme étant « le degré de dépendance d'une plante aux conditions mycorhiziennes pour produire une croissance et un rendement maximaux à un niveau de fertilité du sol donné ». De manière plus générale et actuelle, elle exprime dans quelle mesure la symbiose permet de satisfaire les besoins en phosphore de la plante lorsque le système racinaire et/ou le sol

facilite l'apport de P, d'N et d'autres nutriments pour la plante grâce à sa grande surface d'absorption et sa capacité à rendre les nutriments assimilables par la plante (Wang *et al.*, 2017). En échange, cette dernière offre au champignon une source carbonée essentielle à son cycle de vie (Harrison, 1997; Nagy *et al.*, 2009; Keymer *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2017). Jusqu'à 20% du carbone (C) assimilé par la plante peut être mobilisé pour le CMA (Barber et Martin, 1976). C'est pourquoi, cette association à bénéfices réciproques permet à la fois un maintien de la productivité des plantes et représente également la principale source d'énergie pour le CMA (Brundrett et Tedersoo, 2018).

2.4.2. Cycle de développement des CMA et établissement de la symbiose

Le mécanisme qui régit la symbiose entre la plante et le CMA se compose de trois phases : la phase asymbiotique, la phase présymbiotique et la phase symbiotique. Elles correspondent au cycle de développement du CMA (Figure 4).

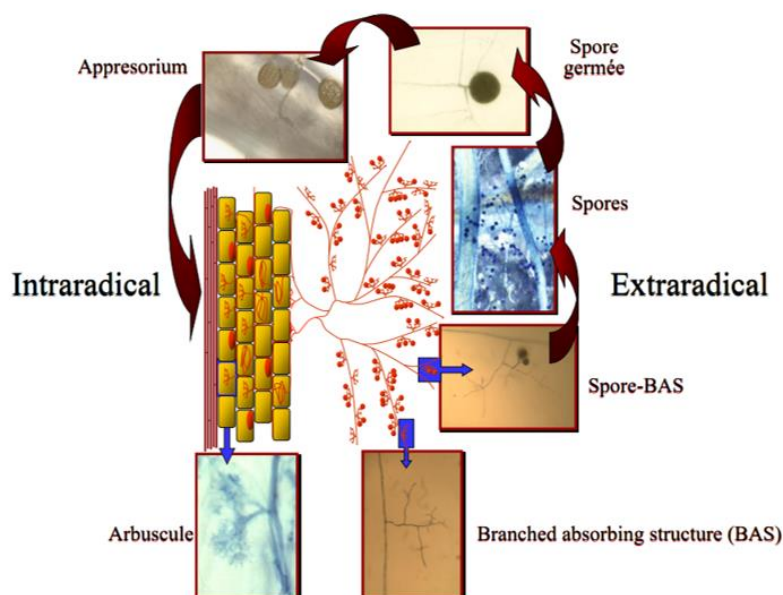


Figure 4 – Cycle de vie d'un CMA (Declerck, 2020). En l'absence de signal de la plante, la spore du CMA germe et du mycélium se développe. Ensuite, sous l'influence de signaux émis par la plante hôte, il y a formation de l'appresorium (plus communément appelé hyphopodium). Cette structure permet l'ancrage et la pénétration du CMA dans la racine de la plante. Il y a alors formation d'un réseau mycélien intraracinaire formé d'arbuscules permettant l'échange d'éléments nutritifs entre le CMA et la plante et un réseau extraracinaire permettant de prélever les éléments dans le sol, et également composés de spores qui survivront jusqu'au cycle suivant.

Phase asymbiotique

La phase asymbiotique représente la période durant laquelle le CMA ne reçoit aucun signal de la plante. Durant cette phase, la spore germe et le tube germinatif se développe en un mycélium à croissance très limitée par le stockage en C, sous forme de triglycérides (Coelho *et al.*, 2019). En effet, les spores retiennent cette source essentielle pour la germination successive et la pénétration d'un hôte potentiel (Paszkowski, 2006). Les facteurs impliqués dans la germination sont nombreux : pH,

sont incapables de répondre aux exigences nutritionnelles. Elle varie avec les interactions qui se créent entre facteurs biotiques et abiotiques intervenant dans la nutrition, la croissance et le développement des plantes (Declerck, 2020).

humidité, température, présence des microorganismes, nutriments (Giovannetti *et al.*, 2010). La spore est capable de germer à plusieurs reprises suivi de la rétraction du contenu protoplasmique jusqu'à la phase présymbiotique où elle perçoit des signaux de la plante.

Phase présymbiotique

Le stade présymbiotique correspond à la reconnaissance et l'attraction mutuelle du champignon et de son hôte (Paszkowski, 2006) (Figure 5). La plante excrète des strigolactones ainsi que des monomères de cutine (Mbodj *et al.*, 2018). Ces strigolactones ou « branching-factors » (Akiyama *et al.*, 2005; Paszkowski, 2006) stimulent la ramification des hyphes (García-Garrido *et al.*, 2009). En réponse, le CMA exsude des signaux symbiotiques ou facteurs MYC (squelette oligosaccharidique de chitine qui comporte quatre ou cinq résidus de glucosamine (Maillet *et al.*, 2011)). Ces derniers stimulent la mycorhization et peuvent également jouer le rôle de régulateurs de croissance, c'est-à-dire qu'ils sont capables de modifier le développement des racines (Maillet *et al.*, 2011). L'exsudation de facteurs MYC par les CMA peut avoir lieu également sans la présence de l'hôte (Fusconi, 2014). Deux types de signaux MYC sont impliqués : MYC-LCO_s et MYC-CO_s. Les premiers stimulent la formation de racines latérales et la colonisation par le CMA. Les deuxièmes déclenchent un pic de calcium (Ca) dans les cellules corticales des racines et excitent les gènes de l'épiderme (Maillet *et al.*, 2011; Sieberer *et al.*, 2012; Filho *et al.*, 2016).

Juste avant la phase symbiotique, il y a formation de l'hyphopodium, qui est une structure fongique permettant au CMA de s'accrocher à la surface de la racine (Paszkowski, 2006). Ce premier contact induit une migration du noyau vers le site en contact avec l'hyphopodium. Le noyau migre ensuite vers l'autre extrémité de la cellule en formant un tunnel qui constituera l'appareil de pré-pénétration (Figure 5) (Filho *et al.*, 2016). L'appareil de pré-pénétration est spécifique à la symbiose MA (Genre *et al.*, 2005). Le messenger intracellulaire Ca²⁺ est présent lors de la phase de reconnaissance mais aussi de colonisation. En effet, le pic de Ca se crée à chaque pénétration (Sieberer *et al.*, 2012). Ce mécanisme est régulé par les gènes DMI1, DMI2 et DMI3 (Genre *et al.*, 2005).

Il y a également une série de réponses de l'hôte associée à la pénétration du champignon, comme la migration du noyau cellulaire, qui démontre que la plante joue un rôle central dans sa propre colonisation (Genre *et al.*, 2005).

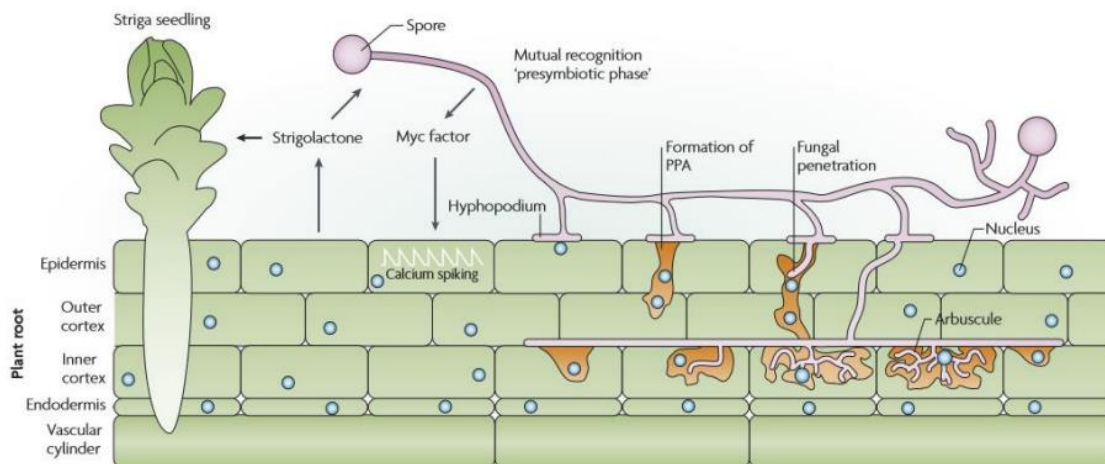


Figure 5 – Schéma décrivant les différentes étapes de la reconnaissance puis de la colonisation d'une plante-hôte par un CMA (phase présymbiotique et symbiotique). Ici, c'est le type « Arum » qui est représenté. Avant l'adhésion de l'hyphopodium, il y a des molécules signales, les strigolactones, qui sont reconnues par les spores du CMA. Entre-temps, le CMA libère des facteurs MYC, ce qui provoque un pic de calcium dans les cellules corticales de la plante. L'adhésion de l'hyphopodium fongique à la surface de la racine s'en suit. Cela déclenche la migration du noyau de la cellule épidermique située en dessous de la surface d'adhésion vers le cortex interne. Ce phénomène se reproduit dans la cellule suivante, ce qui induit la création de l'appareil de pré-pénétration. Le CMA peut ainsi pénétrer dans son hôte grâce à un hyphé infectieux, issu de l'hyphopodium et progressant à travers l'appareil de pré-pénétration, et atteindre le cortex interne où il se développe en arbuscules. L'échange de nutriments entre les deux symbiotes peut alors commencer (Parniske, 2008).

Phase symbiotique

La phase symbiotique commence lorsqu'il y a échange bidirectionnel des nutriments. Cet échange est permis grâce au développement des arbuscules dans les cellules corticales racinaires (Figure 6). Certaines protéines spécifiques sont impliquées dans la colonisation racinaire et le développement des arbuscules (Sun *et al.*, 2018).

Les arbuscules ne sont pas en contact direct avec le cytoplasme végétal. En effet, le champignon traverse la paroi et grandit à travers l'apoplasme. Il ne traverse jamais la membrane plasmique (Figure 6). Les arbuscules sont donc entourés d'une membrane végétale péri-arbusculaire (Filho *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2017), lieu d'échange bidirectionnel des nutriments. L'appareil de pré-pénétration joue un rôle central à l'élaboration de cette membrane (Genre *et al.*, 2005).

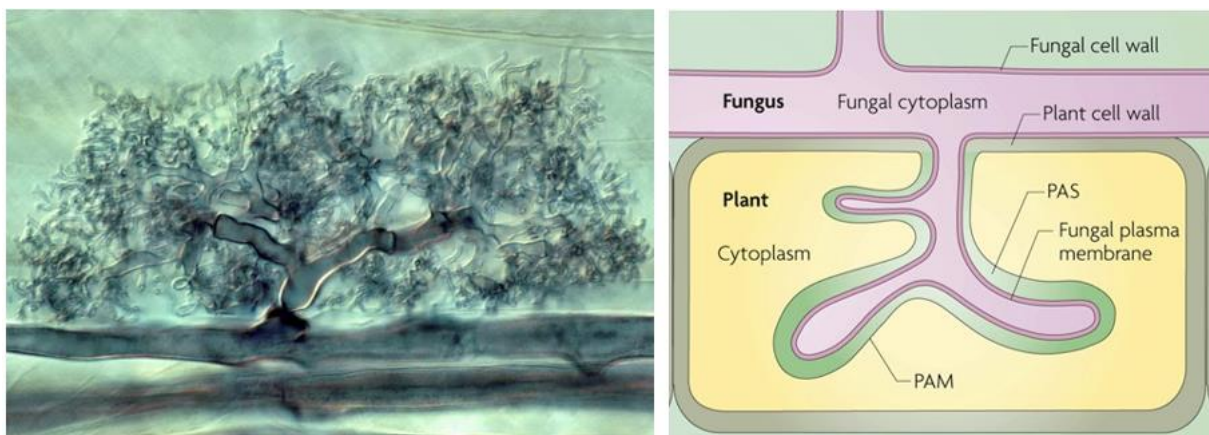


Figure 6 – Photo d'un arbuscule (gauche) (Brundrett, 2008). Dessin de la structure des arbuscules des CMA dans la cellule racinaire de la plante (droite) (Parniske, 2008).

Il existe deux types d'arbuscules (Figure 7). Le type « Arum » décrit des arbuscules qui croissent longitudinalement, le long des cellules et ne rentrent pas toujours à l'intérieur de ces dernières (Smith et Smith, 1997). On le retrouve plutôt chez les plantes horticoles. Le type « Paris » désigne des arbuscules en forme de « bobines » qui traversent les cellules et se développent dans chacune d'elles. Ce comportement se retrouve plus souvent chez les arbres et herbes forestières (Dickson, 2004). Dans le premier cas, les vésicules sont intercellulaires alors que dans le deuxième cas, elles se développent à l'intérieur des cellules. Dickson (2004) a montré, par ailleurs, qu'il existe également des CMA à morphologie mixte qui développent les deux types d'arbuscules en même temps.

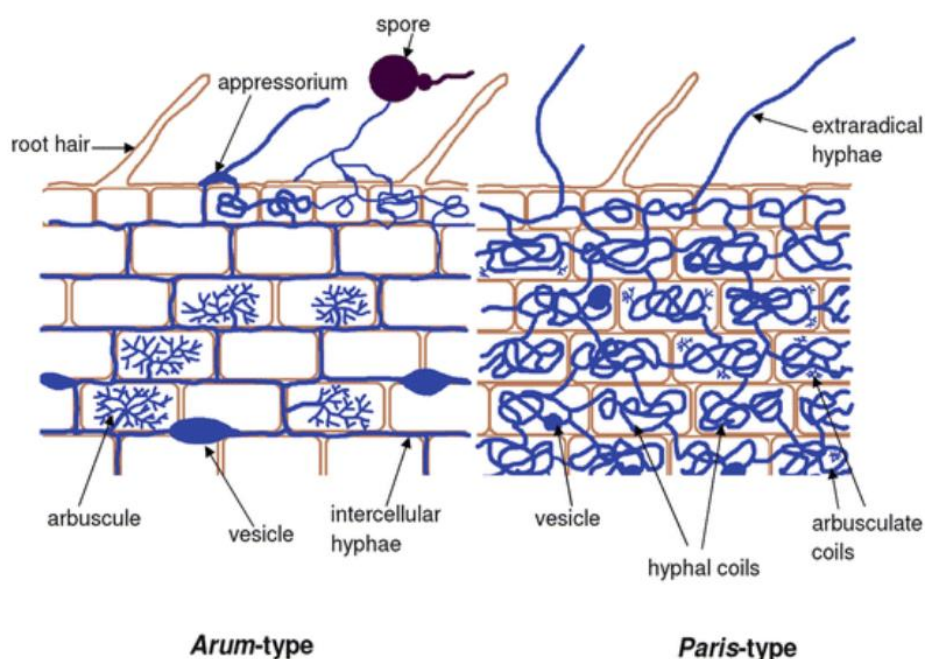


Figure 7 – Schéma représentant les deux types d'arbuscules d'un CMA (Priyadharsini et Muthukumar, 2015). La traversée radiale des couches externes de la racine est similaire pour les deux types d'arbuscules. En revanche, elle diffère concernant la croissance longitudinale. Concernant le type « Arum » (gauche), l'hyphe intercellulaire pénètre dans l'apoplasme et croît longitudinalement avant de pénétrer certaines cellules depuis l'apoplasme. Le type « Paris » (droite) se déplace d'une cellule à l'autre en traversant les membranes, sans passer par l'apoplasme (Genre *et al.*, 2008).

Les vésicules sont des structures formées par les renflements des hyphes intraracinaires (Figure 7). Elles contiennent une teneur élevée en lipides et se composent de noyaux. Elles représentent des structures de stockage et de reproduction (Peterson et Massicotte, 2004).

La croissance extraracinaire fait suite à la colonisation intraracinaire. Le réseau mycélien extraracinaire peut s'étendre sur plusieurs centimètres au-delà de la zone de déplétion des racines (Harrison, 2005). Plusieurs études ont montré qu'il permet d'améliorer la structure du sol, en augmentant les macro-agrégats hydrostables (Bearden et Petersen, 2000; Requena *et al.*, 2001; Rillig *et al.*, 2003). Cette fonctionnalité joue un rôle dans la résistance des plantes en milieux secs (voir partie 2.4.3.3). Lors de la symbiose, des hyphes ramifiés du réseau mycélien extraracinaire permettent l'absorption des nutriments du sol (Harrison, 2005); nutriments directement transférés à la plante. Pour la plupart des espèces, ce réseau est également le lieu de sporulation (Harrison, 2005). Les spores extraracinaires sont des propagules infectieuses formées par le CMA, à partir des hyphes ramifiés, afin de coloniser d'autres plantes. La paroi cellulaire de ces propagules constitue une barrière physique et osmotique importante. Les spores jouent un rôle majeur dans la survie à long terme des CMA. Elles constituent ainsi des structures de reproduction et de dispersion. Cependant, leur production dépend de la

réallocation des ressources du mycélium intraracinaire ainsi que des cellules auxiliaires, via le réseau hyphal (Declerck *et al.*, 2004), d'où l'importance de l'échange bidirectionnel.

2.4.3. Impacts de la sécheresse sur la croissance des CMA et les communautés mycorhiziennes dans les sols

Impacts sur les structures des CMA

La sécheresse peut impacter la plante mais également les CMA. Ainsi, la germination des spores (Daniels et Trappe, 1980; Plouznikoff *et al.*, 2016), la colonisation racinaire (Plouznikoff *et al.*, 2016; Wu et Zou, 2017), l'abondance des arbuscules et des vésicules (Martínez-García *et al.*, 2012; Symanczik *et al.*, 2015) et la croissance des hyphes extraracinaires (Neumann, 2009) peuvent être impactées.

Le contenu en eau du sol est un facteur limitant à la survie et la germination des spores (Daniels et Trappe, 1980 ; Giovannetti *et al.*, 2010). Dans sa thèse, Le Pioufle (2020) a recensé tous les articles de la littérature relatant les effets de la sécheresse et de la diminution d'accessibilité à l'eau pour la germination des spores. De manière générale, la germination des spores se retrouve souvent affectée quand l'humidité du sol est inférieure à la capacité au champ (Wu et Zou, 2017).

Martínez-García *et al.* (2012) ont observé une augmentation de la production d'arbuscules quand les précipitations changent de manière saisonnière. En cas de réduction de précipitation annuelle, ils ont observé que le nombre de vésicules diminuait, laissant ces structures de réserves de côté pour investir davantage dans les structures de transfert.

Les effets du stress hydrique sur le champignon diffèrent en fonction de l'espèce, de la saison (Clark *et al.*, 2009), de l'intensité du stress et de la spécificité de l'hôte (Augé, 2001). Par exemple, la sécheresse, provoquant une diminution de la disponibilité en P des sols, peut stimuler la colonisation racinaire (Augé, 2011). Cependant, lorsque le stress est trop intense, le taux de colonisation se retrouve plus faible par rapport à une plante peu stressée, comme le montrent plusieurs expériences sur le blé (Al-Karaki, 1998; Al-Karaki *et al.*, 2004; Wu et Zou, 2017 ; Moradi Tarnabi *et al.*, 2020).

Impact sur la physiologie des CMA

L'impact de la sécheresse sur la physiologie des CMA n'est pas encore été parfaitement élucidé. De ce fait, certaines hypothèses sont posées. D'une part, le prélèvement, le transport et le transfert des nutriments vers la plante sont probablement affectés par le stress hydrique. D'autre part, la croissance fongique est sûrement affectée par un transfert réduit de photosynthates de la plante au champignon, dû à un effet délétère de la sécheresse sur la physiologie de la plante (Le Pioufle et Declerck, 2018).

Les CMA peuvent également être affectés par une augmentation du stress oxydatif, des modifications de la membrane lipidique et l'activation du système anti-oxydant (Lenoir *et al.*, 2016). En revanche, un stress osmotique peut induire l'augmentation de l'expression des gènes des aquaporines chez le champignon (Li *et al.*, 2013).

Communautés de CMA dans les environnements secs

Il a été observé que les communautés de CMA dans un sol humide sont différentes de celles présentes dans un sol sec (Yang *et al.*, 2010; Chagnon *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2014). En effet, des espèces plus tolérantes au stress hydrique se développent lorsque la disponibilité en eau diminue (Chagnon *et al.*, 2013). De plus, des endophytes racinaires parasitant les « bobines » hyphales du CMA peuvent se développer lorsque la saison devient chaude et sèche (Mandyam et Jumpponen, 2008).

Les espèces *Glomus/Rhizophagus* sont retrouvées de manière dominante tant dans des milieux humides (Yang *et al.*, 2010 ; Zhang *et al.*, 2016), que des milieux arides et semi-arides (Mohammad *et al.*, 2003; Egerton-Warburton *et al.*, 2007 ; Querejeta *et al.*, 2009). Différentes études ont observé la germination des spores dans ces conditions et ont obtenu des résultats assez divergents, qui peuvent s'expliquer par les conditions expérimentales différentes mais également par l'utilisation de diverses espèces de CMA (Plouznikoff *et al.*, 2016). Il est dès lors important d'inoculer les plantes que l'on souhaite mycorhizer avec des souches de CMA tolérantes à la sécheresse et qui sont autochtones (Marulanda *et al.*, 2007).

De plus, la richesse spécifique des CMA est plus élevée sous conditions humides (Zhang *et al.*, 2016). En effet, l'eau est un moyen de dispersion des spores. C'est pourquoi la proportion et la dominance des espèces de CMA dépendent de la disponibilité en eau du sol (Paz *et al.*, 2021).

En outre, la densité des spores en milieu sec peut varier énormément en fonction d'autres facteurs abiotiques. Mohammad *et al.* (2003) ont observé une densité des spores de CMA plus élevée en présence d'un sol pauvre en P ainsi que sur les sols présentant une haute teneur en matière organique et en carbonate de calcium. Les communautés de CMA varient donc en fonction de leur environnement de manière générale, mais certains mécanismes restent à approfondir.

Bien que les environnements secs ne soient pas les milieux les plus favorables aux CMA et que la sécheresse impacte également leur développement et leur survie, de nombreuses études ont montré l'intérêt de ceux-ci en milieux arides et semi-arides (Augé *et al.*, 2003; Mohammad *et al.*, 2003; Querejeta *et al.*, 2006, 2007; Yang *et al.*, 2010; Wu et Zou, 2017 ; Zou *et al.*, 2021). De plus, d'autres études récentes ont montré que le CMA augmentait la résilience de la plante en période de récupération après une sécheresse (Petipas *et al.*, 2017; Le Pioufle *et al.*, 2019; Jia *et al.*, 2021)

2.4.4. Bénéfices de la symbiose mycorhizienne pour les plantes

Un des challenges auquel l'agriculture doit faire face aujourd'hui est de diminuer son utilisation d'intrants agricoles, que ce soit les fertilisants ou les pesticides, afin de diminuer les coûts ainsi que les impacts sur l'environnement et la santé (Yang *et al.*, 2014). Les CMA sont dès lors d'un grand intérêt agroécologique. En effet, la symbiose MA améliore la nutrition de la plante grâce à un échange bidirectionnel des nutriments entre les deux symbiotes. Le CMA aide la plante à prélever certains nutriments du sol tels que le P et l'N. Dans certains cas, l'intégralité du P assimilé par la plante provient du CMA (Yang *et al.*, 2012). Cette amélioration de la nutrition a pour effet d'augmenter la vigueur des plantes ainsi que leur croissance aérienne et racinaire. Étant généralement plus vigoureuses, les plantes colonisées pourraient mieux résister ou tolérer les maladies et les conditions environnementales extrêmes.

2.4.4.1. Amélioration de la nutrition minérale des plantes

De nombreuses études ont confirmé au fil des années que les CMA jouent un rôle essentiel dans la nutrition phosphatée et azotée des plantes. En outre, l'apport d'autres nutriments est également accru par les CMA. Il en est ainsi du soufre (Cooper et Tinker, 1978), du magnésium (Zhang *et al.*, 2014), du calcium (Hajiboland *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2014), du potassium (Hajiboland *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2014), du cuivre (Toler *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 2014), du zinc (Toler *et al.*, 2005; Cavagnaro, 2008; Zhang *et al.*, 2014) et du silicium (Gbongue *et al.*, 2019).

Plusieurs études ont démontré le rôle des bactéries dans la symbiose MA. L'association de *Rhizobium* avec un CMA chez les légumineuses permet un apport plus élevé en N pour la plante, ce qui augmente sa productivité (Jia *et al.*, 2004). Plus récemment, il a été prouvé que les bactéries solubilisatrices de P étaient indispensables pour réaliser sa minéralisation et permettre son prélèvement par le champignon pour la plante (Zhang *et al.*, 2018).

Bien que l'apport d'autres nutriments soit amélioré par le CMA, l'apport de P joue un rôle central dans la symbiose MA.

Importance du P dans la nutrition des plantes

Le P est un nutriment essentiel à la nutrition des plantes et peut être un facteur limitant de leur croissance. Il est présent dans le sol essentiellement sous forme inorganique (phosphate). Le phosphate peut être associé avec des particules minérales, emprisonné dans le réseau cristallin, adsorbé à la surface de certains constituants ou encore dissous en très faible quantité dans la solution du sol. Cette dernière forme est la forme assimilable par les plantes et constitue seulement 10% du P présent dans les sols agricoles (Turpin *et al.*, 1997). Les différentes formes de P, sa disponibilité pour les plantes, son cycle et ses composants sont déterminés par des processus biologiques et chimiques complexes et interconnectés. La disponibilité du P est contrôlée par la sorption, la désorption et la précipitation du P libéré par l'altération des roches et des minéraux à faible solubilité (Sharpley, 1997).

Pourtant, le P est un des nutriments le moins accessibles pour les plantes en raison de sa concentration (100 – 3000 mg P/kg), sa solubilité (<0,01 mg P/L) et sa vitesse de diffusion très faibles dans les sols (Fardeau *et al.*, 1991; Sharpley, 1997). C'est pourquoi le recours aux fertilisants chimiques et amendements organiques est nécessaire afin de garder un rendement optimal. Or, l'application de ces intrants, qu'ils soient chimiques ou biologiques, n'est pas durable à long terme et impacte l'environnement (ruissellement et érosion dans le cas du P). En effet, la plante ne retient qu'un cinquième des engrais phosphatés (Barbier *et al.*, 1948), le reste se retrouve très rapidement fixé et donc non assimilable par la plante (Turpin *et al.*, 1997). C'est pourquoi de nombreux chercheurs s'intéressent de plus en plus aux CMA, ces microorganismes qui permettent d'améliorer la nutrition phosphatée des plantes.

Augmentation de la surface de prélèvement par les CMA

La majorité de l'apport en P peut provenir des CMA (Smith *et al.*, 2004). Le mycélium peut s'infiltrer dans les micropores du sol et y prélever des minéraux que les racines seules ne peuvent atteindre. La longueur des hyphes est comprise entre 50 et 111 mètres par cm³ de sol (Allen *et al.*, 1991; Miller *et al.*, 1995). De ce fait, le taux d'absorption du phosphate par des racines colonisées est deux à trois fois

plus élevé que par des racines non colonisées (Sahraoui, 2013). Le prélèvement du P est d'autant plus rapide que la densité des hyphes dans le sol ou dans le substrat est élevée (Jakobsen *et al.*, 1992).

Amélioration de la solubilisation du P

Les CMA améliorent la solubilisation du P dans le sol grâce à l'association du CMA avec des bactéries solubilisatrices de P (BSP). En effet, le fructose libéré par le CMA stimule l'expression des gènes de la phosphatase dans la bactérie. L'activité de la phosphatase augmente, ce qui permet d'améliorer la minéralisation du P et ainsi accélérer son prélèvement par le champignon (Zhang *et al.*, 2018). Combiner le CMA avec du silicium permet également d'augmenter la nutrition phosphatée (Etesami *et al.*, 2020, 2021).

Différentes voies d'assimilation

La plante colonisée par un CMA possède deux moyens d'assimiler le phosphate : la voie de prélèvement direct et la voie de prélèvement indirecte ou mycorhizienne (Figure 8).

La colonisation par le CMA peut entraîner jusqu'à l'inactivation complète de la voie de prélèvement direct (Smith *et al.*, 2004). En outre, la contribution du CMA diminue avec l'augmentation de l'apport de P du sol (Nagy *et al.*, 2009). De plus, le pourcentage d'assimilation en P_i par la voie du CMA dépend à la fois de l'espèce de champignon mais également de la plante-hôte (Smith *et al.*, 2011).

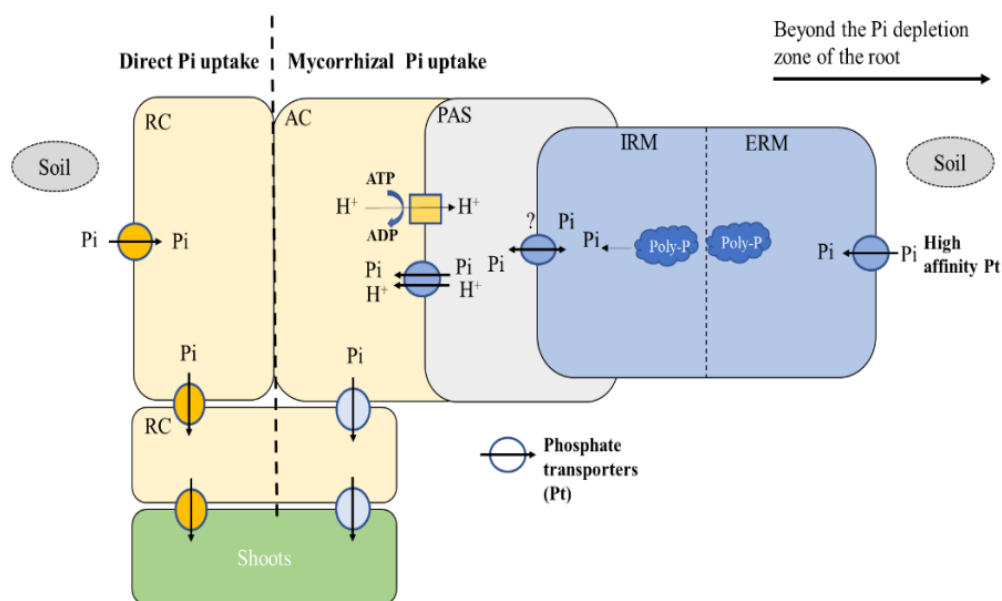


Figure 8 – Voies d'assimilation du P_i dans les plantes colonisées par un CMA. La voie de prélèvement direct est la même que pour les plantes non colonisées. Le P_i est absorbé directement depuis l'épiderme et les poils absorbants, qui ne prélèvent pas au-delà de la zone de déplétion. Dans le cas de la voie d'absorption mycorhizienne, le mycélium extraracinaire prélève le phosphate en dehors de la zone de déplétion. Cette absorption se déroule grâce à la grande affinité des hyphes extraracinaires pour le P_i ainsi qu'au couplage avec des pompes à protons. Le P_i est ensuite transloqué de manière passive du réseau mycélien extraracinaire au réseau mycélien intraracinaire sous la forme de polyphosphate (polyP). Le PolyP est hydrolysé en phosphate dans le cytoplasme du champignon pour être libéré dans l'apoplasme mixte. C'est au niveau des arbuscules, qui sont entourés de cet apoplasme mixte, que se situe le site d'échange des éléments nutritifs. Cette translocation phosphatée se fait très rapidement (Christophersen *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2014, 2017; Filho *et al.*, 2016; Le Pioufle, 2020; Etesami et Jeong, 2021). Figure reprise de la thèse de Le Pioufle (2020), basée sur les travaux de Lanfranco *et al.* (2018) et Calabrese *et al.* (2019). RC : Root cell (cellule racinaire) ; AC : Arbusculated plant cell (cellule de la plante contenant les arbuscules).

Transporteurs de phosphate

L'apport de phosphate via les arbuscules est impossible sans la présence des transporteurs de phosphate (Figure 8). En effet, plusieurs transporteurs, et en particulier des transporteurs à phosphate couplés à une pompe à protons, ont été identifiés sur la plante et sur les membranes fongiques (Wang *et al.*, 2014). Une réduction de l'expression des transporteurs de la voie directe est observée lorsque la plante se fait coloniser (Paszkowski *et al.*, 2002). Les pompes H⁺-ATPases permettent le transfert actif du phosphate de l'apoplasme mixte vers la cellule végétale (Wang *et al.*, 2017). Un manque de MtPT4³ induit la mort prématurée des arbuscules (Javot *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2017). L'apport de Pi est dès lors une condition limitante à la formation de la symbiose mycorhizienne (Javot *et al.*, 2007).

2.4.4.2. Rôles du CMA dans la résistance des plantes face aux stress biotiques

Les plantes utilisent de nombreux mécanismes de défense pour se protéger des pathogènes (Jones et Dangl, 2006). Deux principales voies de signalisation des signaux de défenses entrent en action : la voie de la résistance systémique acquise (RSA) et la voie de la résistance systémique induite (RSI). La voie RSA est celle de l'acide salicylique, elle provoque une réaction locale rapide et est efficace contre les pathogènes biotrophes. Elle induit une mémoire immune à long terme chez les plantes (Conrath, 2006). A l'inverse, la voie RSI est activée pour combattre l'infection de pathogènes nécrotrophes, impliquant les voies de l'acide jasmonique et de l'éthylène (Filho *et al.*, 2016). Un mécanisme sous-jacent à la RSI est le priming ; il représente la capacité renforcée et accélérée de la plante à mobiliser des réponses de défense, là où elle n'a pas encore été infectée (Conrath *et al.*, 2002 ; Filho *et al.*, 2016). Ce mécanisme a été observé chez les plantes interagissant avec les microorganismes bénéfiques comme les CMA. Lorsqu'un CMA est impliqué dans ce mécanisme, on parle alors de résistance mycorhizienne induite (RMI). Cette résistance induite par le CMA ne coûte pas cher à la plante ; ce qui peut expliquer pourquoi cette symbiose a perduré au cours de l'évolution et s'est répandu parmi les espèces (Pozo *et al.*, 2009).

Différents mécanismes peuvent expliquer le rôle des CMA dans la bioprotection des plantes (Filho *et al.*, 2016) ; comme par exemple la modification des populations microbiennes de la rhizosphère (Linderman, 1991; Pozo *et al.*, 2002; Whipss, 2004), la modification des exsudats racinaires (Graham *et al.*, 1981; Linderman, 1991; Bansal et Mukerji, 1994), des changements morphologiques (Berta *et al.*, 1993), et physiologiques (Smith et Gianinazzi-Pearson, 1988; Dugassa *et al.*, 1996; Morandi, 1996) dans les racines de la plante-hôte, une amélioration du statut nutritionnel de la plante (Smith et Gianinazzi-Pearson, 1988; Gbongue *et al.*, 2019), une compétition pour l'espace et les photosynthétats (Azcón-Aguilar et Barea, 1997), ainsi que divers mécanismes moléculaires dans lesquels le CMA est impliqué (Filho *et al.*, 2016). Des réactions de défense ainsi qu'une bioprotection systémique ont aussi été observées dans les parties aériennes des plantes mycorhizées (Liu *et al.*, 2007 ; Mustafa *et al.*, 2016).

Cependant, tous ces mécanismes sont encore très peu connus et leurs rôles dans la RMI n'ont pas encore été totalement mis en lumière (Filho *et al.*, 2016). De plus, l'association MA n'apporte pas toujours un bénéfice à la plante. La bioprotection dépend notamment du cycle de vie du pathogène, des conditions environnementales et du degré de colonisation racinaire par les CMA (Filho *et al.*, 2016). Par exemple, l'association de *Trichoderma harzianum*, champignon utilisé comme agent de

³ MtPT4 est un transporteur de phosphate identifié chez l'espèce *Medicago truncatula*.

lutte biologique, avec un CMA sur *Arabidopsis* rend le CMA pathogène. En effet, *Trichoderma* mycoparasite le CMA et profite de l'appressorium pour pénétrer la racine et s'y développer (De Jaeger *et al.*, 2010).

2.4.4.3. Rôles du CMA dans la résistance des plantes aux stress abiotiques

Les mécanismes de défense naturels des plantes expliqués ci-dessus s'appliquent également contre les stress abiotiques. Il est largement connu que la symbiose MA apporte une plus haute tolérance face aux stress abiotiques, comme la sécheresse, la chaleur, la salinité, la présence de métaux lourds (Plouznikoff *et al.*, 2016; Filho *et al.*, 2016). Par exemple, lorsque la concentration en métaux lourds dans le sol est trop élevée, le CMA permet d'en diminuer le prélèvement par la plante (cuivre, zinc - Toler *et al.*, 2005). Cette fonction peut être directement liée à l'apport de P amélioré par le champignon. En effet, des amendements phosphorés permettent de réduire la biodisponibilité et la mobilité des métaux toxiques dans les sols contaminés (Cao *et al.*, 2002). En outre, les mécanismes identifiés comme pouvant jouer un rôle dans la protection des plantes face à la sécheresse sont l'amélioration de la nutrition, l'accumulation et l'utilisation de sucres, des polyamines, de l'acide abscissique (ABA) et des lipides, la tolérance aux stress oxydatifs, une modification dans la physiologie de la plante ainsi que la détoxification des polluants (Plouznikoff *et al.*, 2016). Ils sont expliqués ci-dessous en détail.

2.4.4.3.1. Rôles du CMA dans la protection des plantes contre le stress hydrique

De nombreuses études s'intéressent à l'atténuation des impacts de la sécheresse sur les plantes, grâce à la symbiose MA (Al-Karaki, 1998; Augé, 2001; Al-Karaki *et al.*, 2004; Augé *et al.*, 2015; Wu et Zou, 2017; Le Pioufle *et al.*, 2019). En effet, il est couramment accepté qu'elle permet l'amélioration de la résistance des plantes face au stress hydrique grâce à des mécanismes à la fois physiques, nutritionnels, physiologiques et cellulaires (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012).

Amélioration de la conductivité hydraulique racinaire

La contribution du CMA dans le prélèvement total de l'eau est estimée à environ 20% (Ruth *et al.*, 2011). En effet, le champignon joue un rôle dans la régulation des gènes des aquaporines (AQPs). Les AQPs sont des protéines transmembranaires régulant le transport passif des molécules d'eau le long d'un gradient de potentiel hydrique (Li *et al.*, 2014). Deux grandes classes d'AQPs sont souvent étudiées et se situent dans la membrane plasmique (PIPs) et dans le tonoplaste (TIPs) (Armada *et al.*, 2015). La régulation des gènes des AQPs permet d'améliorer la conductivité hydraulique racinaire (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Li *et al.*, 2014; Quiroga *et al.*, 2017; Jia- Dong *et al.*, 2019; Zou *et al.*, 2021). Les AQPs fongiques agiraient en synergie avec celles de l'hôte (Zou *et al.*, 2021) pour aider les racines à absorber l'eau quand il en manque.

La contribution du CMA dans le prélèvement de l'eau dépend de la quantité de mycélium extraracinaire et est fonction notamment de l'espèce de champignon en association (Marulanda *et al.*, 2003).

Augmentation de la surface d'absorption

La symbiose MA permet à la plante d'avoir un plus grand accès à l'eau grâce au développement du mycélium extraracinaire (Smith et Read, 2008). D'une part, les racines peuvent prélever l'eau sous le point de flétrissement permanent. En effet, les hyphes extraracinaires pénètrent dans les micropores du sol inaccessibles aux racines (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Wu et Zou, 2017). D'autre part, la surface racinaire d'une plante colonisée en milieu sec est plus élevée que chez une plante non colonisée, ce qui lui permet d'augmenter son accès à l'eau (Augé *et al.*, 2003; Marulanda *et al.*, 2003; Symanczik *et al.*, 2015; Wu et Zou, 2017). Cette affirmation n'est pas toujours vérifiée car une diminution de la colonisation racinaire a déjà été observée en conditions de sécheresse (Augé, 2001).

Augmentation de la rétention de l'eau

Le mycélium extraracinaire permet également une augmentation de la rétention de l'eau induisant une amélioration de son accessibilité (Augé, 2001). Il semblerait que cela soit lié à l'exsudation de glomalines, glycoprotéines immunoréactives, libérées par la dégradation des hyphes et des spores du CMA (Wright *et al.*, 1996; Driver *et al.*, 2005). Ces molécules, étant très stables, forment des agrégats en se liant à des protéines du sol. Ces agrégats permettent une meilleure distribution de l'eau ainsi qu'une moindre perte pendant une sécheresse (Augé, 2001; Rillig *et al.*, 2003; Wu *et al.*, 2016; Wu et Zou, 2017).

Le réseau mycorhizien commun

Les racines des plantes colonisées sont connectées par un réseau mycorhizien commun (RMC) (Egerton-Warburton *et al.*, 2007). Ce réseau constitue une voie de transfert de ressources d'une plante à l'autre. Ce transfert de ressources peut être potentiellement important pour une plante qui subit un stress hydrique (Egerton-Warburton *et al.*, 2007). On peut, dès lors, utiliser le RMC en bio-régulation; en associant deux espèces en intercultures (Singh *et al.*, 2019).

Amélioration de la nutrition phosphatée

L'amélioration de la nutrition, notamment phosphatée (Augé, 2001; Al-Karaki *et al.*, 2004; Neumann *et al.*, 2009; Wu *et al.*, 2011; Gholamhoseini *et al.*, 2013; Abdelmoneim *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2014; Plouznikoff *et al.*, 2016; Wu et Zou, 2017) mais aussi du zinc, du cuivre (Neumann *et al.*, 2009) de l'N (Augé, 2001; Gholamhoseini *et al.*, 2013) induit une meilleure résistance de la plante colonisée en conditions de sécheresse. Lorsque les concentrations sont élevées en P, la plante bénéficie d'un ajustement osmotique (Singh *et al.*, 2000), une concentration en proline (Singh *et al.*, 2000) ainsi qu'un taux d'expansion foliaire (Rodriguez *et al.*, 1996; Singh *et al.*, 2000) et racinaire (Jin *et al.*, 2015) plus élevés.

Rôle dans l'ajustement osmotique

En conditions de sécheresse, les plantes doivent diminuer leur potentiel osmotique pour éviter la déshydratation. Cela s'appelle l'osmorégulation. Certains composés participent à cet ajustement osmotique ; tels que les ions K⁺ et Cl⁻, mais également la proline ou les sucres solubles (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012). Or, le CMA améliore l'ajustement osmotique (Augé *et al.*, 1987), en accumulant ces composés (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Plouznikoff *et al.*, 2016; Wu et Zou, 2017). La production de proline est d'autant plus élevée que les concentrations du milieu sont riches en N (Kishor *et al.*, 1995) et en P (Singh *et al.*, 2000). Cette molécule améliore la tolérance face au stress osmotique ;

notamment en période de récupération (Singh *et al.*, 2000). Malgré cela, une diminution de l'accumulation de proline chez les plantes colonisées a déjà été observée. Ce résultat peut s'interpréter comme un stress imposé plus faible grâce au CMA ; et donc une tolérance plus grande (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Wu et Zou, 2017). De plus, Augé *et al.* (1987) ont observé que le CMA permettait de maintenir un meilleur statut hydrique foliaire de la plante-hôte, en diminuant le potentiel osmotique des feuilles tout en augmentant la pression potentielle. Le CMA joue également un rôle dans la diminution de l'expression des gènes des AQP de la membrane plasmique afin de limiter la perte d'eau (Porcel *et al.*, 2006 ; Quiroga *et al.*, 2017).

Le potentiel hydrique et la quantité d'eau dans les tissus sont de bons indicateurs de l'effet du CMA sur les plantes en déficit hydrique (Augé *et al.*, 1987; Augé, 2001).

Concentration des électrolytes

Un autre paramètre important est la mesure des fuites des électrolytes qui permet de percevoir s'il y a des dégâts causés aux membranes (Plouznikoff *et al.*, 2016). Une plus grande concentration des électrolytes, liée à une diminution de la perméabilité membranaire, a été observée chez les plantes colonisées. Ce résultat s'explique par une meilleure préservation de l'intégrité et de la stabilité des membranes lorsque la plante-hôte subit des stress abiotiques (Feng *et al.*, 2002).

Régulation des phytohormones

Les phytohormones sont des molécules participant à la résistance de la plante. En cas de sécheresse, le CMA est capable de modifier la concentration de ces composés (Liu *et al.*, 2016). Par exemple, une concentration d'ABA plus faible dans la sève du xylème est associée à un meilleur statut hydrique foliaire (Plouznikoff *et al.*, 2016).

Diminution du stress oxydatif

En cas de sécheresse intense, les plantes peuvent subir un stress oxydatif. Or, il s'avère que les plantes colonisées possèdent une meilleure tolérance à ce stress grâce à l'activation de systèmes de défense antioxydants par les CMA (Zou *et al.*, 2021).

Le degré de stress oxydatif peut être mesuré par le flux sortant de H₂O₂. Or, Zou *et al.* (2015) ont observé une augmentation de ce flux sortant d'H₂O₂, corrélé positivement avec un flux entrant de Ca²⁺ chez l'orange trifoliée placée en conditions de stress hydrique. Ce qui suggère que le CMA participe à la diminution de production d'H₂O₂ (Wu et Zou, 2017). En effet, les CMA possèdent des AQP pouvant transporter cette molécule (Wu et Zou, 2017; Zou *et al.*, 2021). Les AQP jouent donc également un rôle essentiel dans la réduction du stress oxydatif (Zou *et al.*, 2021).

Les CMA agissent au niveau des concentrations des polyamines et des acides gras. D'une part, les polyamines ont un rôle de maintien de la stabilité membranaire et de modulation des systèmes antioxydants (Liu *et al.*, 2015). Or, des concentrations élevées de polyamines ont été retrouvées dans les plantes colonisées mises en conditions de stress hydrique (Zou *et al.*, 2021). D'autre part, des changements dans la composition des acides gras des racines colonisées ont été observés chez le citron. Ces changements induisent un index d'insaturation plus élevé, permettant des dommages oxydatifs réduits (Wu *et al.*, 2019).

C'est pourquoi, les plantes colonisées possèdent une activité enzymatique antioxydante d'environ 16% plus élevée que les plantes non colonisées (Smith et Read, 2008; Wu et Zou, 2017; Lokhandwala et Hoeksema, 2019), grâce à ces systèmes de défense développés par le CMA (Zou *et al.*, 2021).

Régulation de la photosynthèse et de la transpiration

Le CMA améliore la capacité d'échange gazeux, augmentant ainsi le flux d'assimilation du CO_2 et la transpiration chez des plantes colonisées en conditions de déficit hydrique (Augé, 2001; Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Augé *et al.*, 2015; Plouznikoff *et al.*, 2016). En revanche, ce résultat n'est pas obtenu si la déshydratation racinaire est complète. Dans ce cas-là, il y a production de signaux chimiques, incluant des cytokinines et de l'ABA, induisant la fermeture des stomates (Plouznikoff *et al.*, 2016). En effet, la plante-hôte possède un contrôle sur le CMA. Si cette dernière a une stratégie de conservation hydrique, elle préférera fermer ses stomates plus tôt (Sanchez-Blanco *et al.*, 2003). C'est souvent le cas chez les espèces de milieux arides. C'est pourquoi une corrélation positive s'établit entre la symbiose MA et l'amélioration de la conductivité hydraulique racinaire ; mais on ne peut pas en dire autant de la conductance stomatique (g_s). De plus, l'accumulation de sucres solubles par le CMA induit une atténuation des dégâts sur le photosystème II (Plouznikoff *et al.*, 2016).

Il y aurait également un effet du CMA sur l'EUE pendant la période de déficit hydrique ainsi que lors de la période de récupération (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Le Pioufle *et al.*, 2019). L'EUE instantanée (EUE_i) est le ratio entre le taux net d'assimilation du CO_2 (A) et le flux de transpiration (E). Une amélioration de EUE_i a été associée à une augmentation de A et non une diminution de E ou g_s (Le Pioufle *et al.*, 2019). Les études ne clarifient pas encore le rôle de ce mécanisme : stratégie d'évitement ou de tolérance créée par le CMA ? (Figure 9) (Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Le Pioufle *et al.*, 2019).

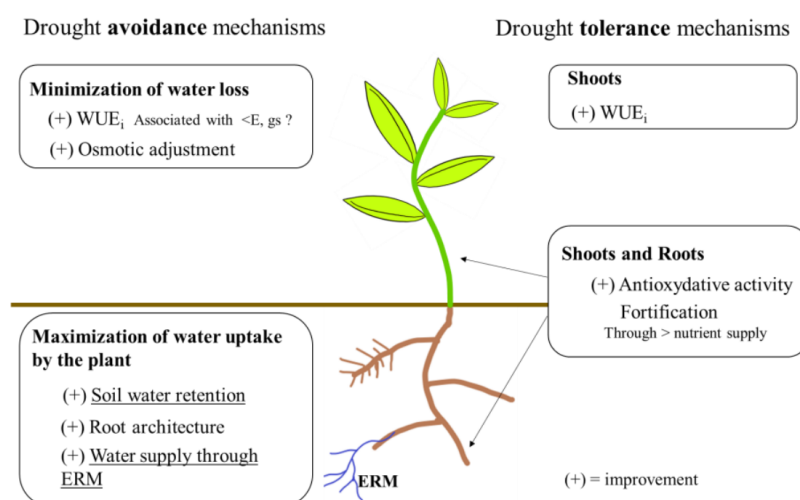


Figure 9 – Amélioration de la résistance des plantes face à la sécheresse grâce au CMA. Le CMA permet à la plante de mieux tolérer le déficit hydrique à travers différents mécanismes mais également d'éviter certains mécanismes comme la perte d'eau. Figure reprise de la thèse de Le Pioufle (2020).

Ce mémoire s'intéresse notamment aux effets du CMA sur la croissance du blé dur, l'activité photosynthétique (et notamment l'EUE) ainsi que le potentiel hydrique dans la plante en période de récupération.

3. Objectifs

Ce mémoire s'intègre dans le projet « SolACE » qui a pour objectif d'aider l'agriculture européenne à faire face aux problèmes de sécheresse qui vont mener à de plus fréquentes limitations en eau et en nutriments ; et cela par le biais d'une meilleure gestion des ressources en eau, du développement de nouveaux génotypes résistants au stress hydrique ainsi que par le développement de nouvelles pratiques agricoles utilisant les interactions plantes-microorganismes permettant d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'eau, de l'azote (N) et du phosphore (P).

Ce mémoire a pour but d'évaluer l'effet de la colonisation par le CMA *Rhizophagus irregularis* MUCL 49556 sur la résistance au stress hydrique de quatre variétés de blé dur. Ces variétés ont été sélectionnées sur base (1) de leur pourcentage de colonisation racinaire par le CMA, (2) de leur tolérance à la sécheresse, et ce d'après les résultats d'une expérience menée dans le cadre du projet SolACE.

L'objectif de ce mémoire est dès lors de comparer ces variétés sur base de différents paramètres morphologiques et physiologiques mesurés avant et après une période de déficit hydrique et après une période de récupération afin de caractériser quel génotype apporterait une meilleure performance agronomique dans ces conditions de sécheresse ainsi que d'évaluer l'effet du CMA sur la capacité des plantes de blé à résister et récupérer après un stress hydrique.

La recherche a été réalisée en serres, en conditions semi-contrôlées. La période de récupération a été réalisée grâce à un système semi-hydroponique à circulation continue, mis au point au laboratoire de Mycologie par Garcés-Ruiz *et al.* (2017).

4. Matériels et méthodes

4.1. Description et préparation du matériel biologique

4.1.1. Les quatre variétés de blé dur

Les variétés de blé dur utilisées dans le cadre de ce mémoire ont été sélectionnées dans un large panel de variétés étudiées dans une expérience menée dans le cadre du projet SolACE. Cette expérience a permis d'évaluer le degré de sensibilité au stress hydrique et le pourcentage de colonisation par les CMA de différents génotypes de blé dur, tant en serres qu'en champ. En se basant sur les résultats en serres, quatre variétés ont été choisies selon leur pourcentage de colonisation et leur tolérance à la sécheresse (Tableau 3).

Tableau 3 – Noms, codes SolACE, degrés de sensibilité à la sécheresse et pourcentages (%) de colonisation totale (CT) en serres des variétés Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo identifiés lors d'une expérience réalisée dans le cadre du projet SolACE. Ces variétés ont été colonisées par *R. irregularis* MUCL 41833.

Nom du génotype	Astérix	Balsamo	El4x_252	Furio_camillo
Code SolACE	SDW2061	SDW2062	SDW4030	SDW2023
Tolérance à la sécheresse	Tolérante	Sensible	Tolérante	Sensible
CT (%)	49	43	65	76

4.1.2. Désinfection et prégermination des semences de blé

Les semences de blé sans défauts visuels ont été sélectionnées et placées dans un tube Falcon de 50 ml. La désinfection a été réalisée dans de l'eau de Javel pure à 15°, sous agitation (90 rotations par minute) pendant cinq minutes. Ensuite, les semences ont été rincées trois fois avec de l'eau déminéralisée sous agitation pendant cinq minutes.

Afin de permettre aux semences de germer facilement, celles-ci ont été disposées à 1,5 cm de distance sur du papier Tork humidifié avec de l'eau déminéralisée dans des boîtes de micropropagation. Les boîtes ont été incubées à 25°C dans l'obscurité pendant six jours.

Étant donné que les échantillons ont été divisés en trois répétitions (blocs) dans le temps, la désinfection des semences de blé des quatre variétés a été réalisée trois fois avec un décalage d'une semaine, correspondant à l'intervalle de temps entre les blocs.

4.1.3. Classification du champignon mycorhizien à arbuscules (CMA)

La souche de CMA utilisée lors de cette expérience est *Rhizophagus irregularis* MUCL 49556 (Figure 10B). Elle a été choisie pour sa capacité à bien s'associer avec le blé lors de précédentes expériences menées au sein du laboratoire de Mycologie de l'UCLouvain. Cette souche a été fournie par la Glomeromycota *IN vitro* Collection (GINCO).

La classification taxonomique du CMA est reprise dans la Figure 10A.

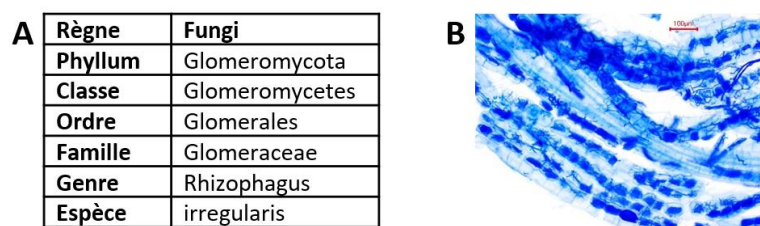


Figure 10 – (A) Classification du champignon mycorhizien à arbuscules (CMA). (B) Photo représentant *R. irregularis* MUCL 49556 colonisant les racines de blé lors de cette expérience.

4.1.4. Production en masse de *R. irregularis* en serres

Le CMA a été produit en masse sur des racines de maïs (*Zea Mays*), variété P1547. L'objectif est de former un réseau mycélien dense et actif, capable de coloniser les plantes de blé rapidement et de manière homogène.

Pour cela, des bacs (40 cm x 60 cm x 7 cm) ont été utilisés. Deux bacs contenant des propagules de CMA (bacs M pour mycorhizé) et deux bacs sans CMA (bacs NM pour non-mycorhizé) ont été produits.

La première étape a consisté à disperser de la terre de lave autoclavée (121°C pendant 15 minutes deux fois sur deux jours) dans chaque bac sur 2 cm de hauteur. Ensuite, des bouchons de tubes Falcon de 50 ml ont été placés sur le substrat afin de maintenir des plaques de semis en hauteur et ainsi permettre aux racines et au réseau mycélien de se développer en dessous de ces plaques (Figure 11 – étape 1). Les plaques de semis sont destinées à recevoir les plantes de blé à coloniser. Elles ont été préalablement découpées pour former quatre plaques par bac destinées à recevoir les quatre variétés. Elles sont composées de trois rangées de cinq puits qui ont accueilli par la suite les semences de blé. Une membrane de 41 µm a été collée dans le fond de chaque puit. Cette membrane a permis au CMA de se développer dans les puits sans que les racines de maïs ne puissent y pénétrer, permettant ainsi de séparer physiquement les racines de maïs des racines de blé ; et ainsi faciliter le transfert des plantes de blé en pot individuel pour la suite de l'expérience.

La prochaine étape est différente pour les bacs M et NM. D'une part, des racines de maïs mycorhizées avec la souche de *R. irregularis* MUCL 49556 et recouvertes de substrat (contenant potentiellement des spores) ont été ajoutées à la terre de lave autoclavée dans les bacs M (Figure 11 – étape 2a). Puis ce tapis de propagules de CMA a été recouvert de terre de lave. D'autre part, du substrat autoclavé a été ajouté sur toute la hauteur des bacs NM. Ceux-ci ont ensuite été arrosés par une solution microbienne filtrée du substrat provenant de l'inoculum mycorhizien, à raison de 200 ml par bac NM. Cela a permis d'apporter la microflore microbienne présente dans l'inoculum du CMA et ainsi éviter tout artefact. Pour cela, 300 g de substrat contenant des racines de maïs colonisées ainsi que du mycélium de *R. irregularis* ont été mélangés à 600 ml d'eau déminéralisée. Le substrat a ensuite été filtré avec une membrane en nylon de 30 µm puis de 11 µm de porosité à l'aide d'une pompe à vide (Figure 11 – étape 2b). La première filtration a d'abord été requise pour éliminer les plus grosses particules de substrat. Plusieurs filtrations avec un filtre de 11 µm de porosité ont ensuite été réalisées afin de s'assurer de toute absence de spores ou d'hyphes de CMA.

Enfin, des semences de maïs ont été désinfectées en surface et mises à germer de manière similaire aux semences de blé. Le bain d'eau de Javel a, en revanche, duré 15 minutes. Les plantules de maïs préalablement germées ont été disposées dans les « couloirs » entourant les plaques de semis (Figure 11 – étape 3). De la terre de lave a été ajoutée dans chaque bac pour remplir les plaques de semis.

Enfin, des microbilles d'engrais (Osmocote Pro 19-9-10+2MgO+TE 5 – 6 mois) ont été dispersées sur le substrat de chaque bac, autour des plaques de semis. Chaque bac a ensuite été arrosé de 1,5 L d'eau déminéralisée chaque semaine (Figure 11 – étape 4).

R. irregularis a été produit en masse sur les racines de maïs pendant 90 jours avant de semer les semences de blé dans les puits (Figure 11 – étape 5).

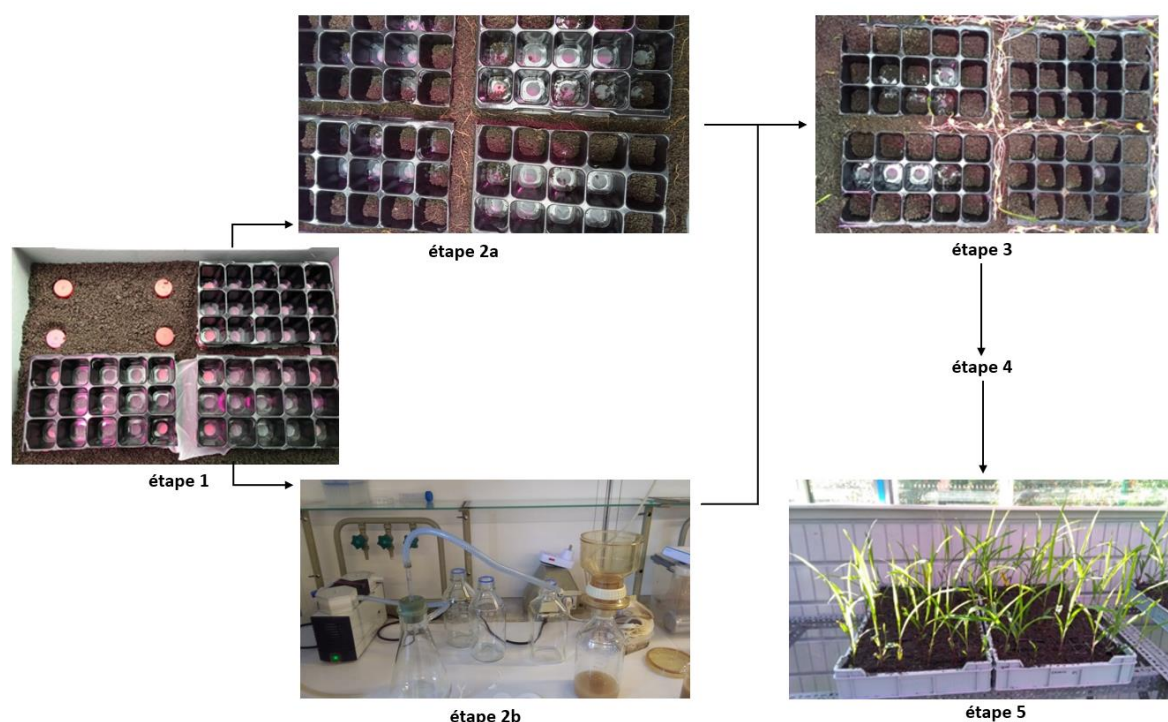


Figure 11 – Etapes de la production en masse de *R. irregularis* MUCL 49556 en serres sur les racines de maïs. L'étape 1 représente un bac contenant 2 cm de terre de lave autoclavée, les plaques de semis avec la membrane collée au fond des puits et les bouchons permettant de maintenir les plaques en hauteur afin de laisser le réseau mycélien se développer en dessous. L'étape 2a représente un bac M avec les propagules de CMA. L'étape 2b représente le filtrage du substrat qui compose les bacs NM. La pompe à vide fonctionne avec un système de dépression-compression permettant d'aspirer le liquide qui passe à travers le filtre. L'étape 3 représente le semis des plantules de maïs dans les couloirs, entre les plaques de semis. Lors de l'étape 4, les microbilles d'engrais ont été disposées dans les couloirs. L'étape 5 représente les plantes de maïs pendant la production en masse de *R. irregularis* dans les bacs.

4.1.5. Prémycorhization des plantes de blé

Après 90 jours de développement de l'inoculum, le pourcentage de colonisation des plantes de maïs des bacs M était suffisant (entre 52 et 67%) pour commencer la prémycorhization des plantules de blé. Aucune structure mycorhizienne n'a été observée dans les bacs NM.

Des plantules de blé pré-germées ont alors été placées dans les bacs M et NM pour que le CMA puisse les coloniser rapidement. Cette étape de prémycorhization a duré 35 jours. Les plantules ont été disposées dans les puits des plaques de semis, à raison d'une variété par plaque et d'une rangée par bloc (répétition biologique et temporelle) (Figure 12).

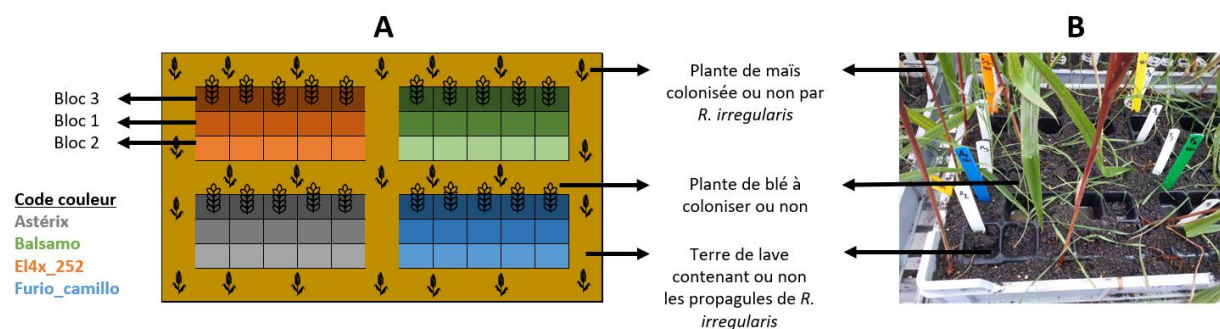


Figure 12 – (A) Représentation schématique d'un bac M ou NM. (B) Photo de la disposition des plantes de maïs et de blé au sein d'un bac. Pour l'ensemble de l'expérience, deux bacs pour les plantes de blé mycorhizées (bacs M) et deux bacs pour les plantes non-mycorhizées (bacs NM) ont été utilisés. Les quatre variétés ont été réparties également entre les deux bacs M ou NM dans les puits des plaques de semis. Au sein de chaque plaque de semis, une rangée de cinq puits correspond à un bloc (répétition biologique et temporelle).

4.2. Prétest

Un prétest a été réalisé afin de tester la sensibilité au stress hydrique de la variété Balsamo, qui est une variété sensible à la sécheresse selon les résultats obtenus dans le projet SolACE. Cette étape a eu pour objectif de définir les différents régimes hydriques à imposer. Elle a été réalisée uniquement sur plantes non-colonisées par le CMA.

Après désinfection et prégermination dans des boîtes de micropropagation, huit plantules ont été directement transférées dans des pots contenant de la perlite, disposés de manière aléatoire sur une plaque de frigolite (50 x 100 cm). Des trous de 5 cm de diamètre ont été percés dans la plaque de frigolite afin de faire tenir les pots en équilibre. Les pots ont été fabriqués à partir de bouteilles en plastique de 250 ml. La base des bouteilles a été coupée et une toile en nylon a été collée à proximité du goulot afin de maintenir le substrat et les racines dans le pot (hauteur et diamètre du pot après découpe : 18 cm et 7 cm respectivement).

La perlite a préalablement été tamisée pour ne garder que des particules supérieures à 1 mm de diamètre, puis a été lavée à l'eau déminéralisée et séchée à température ambiante pendant 10 jours.

Chaque pot contenait 32 g de perlite sèche, recouverte d'une fine couche de pierres noires d'aquarium. Les pots ont également été recouverts de papier aluminium. Les pierres noires et l'aluminium ont servi à limiter le développement des algues dans la perlite. La perlite a été arrosée d'eau déminéralisée jusqu'à saturation avant de transférer les plantes de blé, soit 130 ml.

Pendant la première semaine, les plantes ont été arrosées à l'eau déminéralisée jusqu'à saturation (i.e. jusqu'à ce que la solution s'écoule par le bouchon du pot, en bas), deux fois par semaine. Ensuite, elles ont été arrosées avec une solution de Hoagland (Hoagland et Arnon, 1950) jusqu'à saturation deux fois par semaine pendant trois semaines. Cette solution de Hoagland est utilisée pour l'ensemble du prétest et l'expérience finale et a été modifiée pour être réduite de 90% en Pi (correspondant à la solution « Hoagland^{lowPi} », voir Annexe 1) afin de ne pas limiter la colonisation des plantes par le CMA, du fait d'une trop grande teneur en Pi.

Après 14 jours d'adaptation en pot, un stress hydrique a été imposé à 25% de la capacité au champ (CC) de la perlite sur la moitié des plantes, soit quatre plantes « stressées ». Sur ces quatre plantes stressées et le même nombre non-stressées, deux d'entre elles ont été arrosées à l'eau déminéralisée, alors que les deux autres l'ont été avec de la solution de Hoagland^{lowPi}. Pour calculer le volume à

ajouter dans les pots à 25% de la CC, le volume à saturation a été calculé sur les plantes bien arrosées la première semaine, en calculant le volume ajouté jusqu'à la première goutte qui tombe du pot. Ensuite, le poids à saturation ou à 25% de la CC a été enregistré. Chaque semaine, les pots ont été ramenés à leur poids initial correspond à leur régime hydrique.

Le stress hydrique a duré 28 jours, soit la période de stress hydrique souvent imposée lors d'expériences sur le blé (Bernardo *et al.*, 2019).

Ensuite, la capacité des plantes à récupérer après un stress hydrique, notamment via le prélèvement du Pi, a été déterminée grâce à l'utilisation d'un système semi-hydroponique. Afin de permettre aux plantes de récupérer, de la solution Hoagland^{lowPi} a circulé pendant 72 heures. Ce système, bien maîtrisé au laboratoire de Mycologie de l'UCLouvain, a permis de démontrer la capacité de récupération des maïs mycorhizés après une période de stress hydrique (Le Pioufle *et al.*, 2019).

4.2.1. Description du système semi-hydroponique de circulation continue de la solution de Hoagland^{lowPi}

Le système semi-hydroponique a été mis au point par Garcés-Ruiz *et al.* (2017) (Figure 13). Il a été conçu afin d'alimenter de manière continue des plantes colonisées ou non par un CMA, dans le but de déterminer à intervalles réguliers le taux de prélèvement du Pi par la plante.

Le système est composé d'une pompe péristaltique permettant d'apporter la solution Hoagland^{lowPi} contenue dans les bouteilles Duran (1L) aux plantes. Cette pompe a été réglée à une vitesse de 11,5 tours par minute lors de l'expérience. La solution percole par gravité à travers le système racinaire et retourne dans la bouteille. Elle circule ainsi en circuit fermé grâce à des tuyaux en silicone. Cette circulation continue permet des prélèvements de la solution à intervalles réguliers afin de quantifier le Pi absorbé par la plante au cours d'une période donnée.

Avant de lancer l'expérience, 20 ml de solution provenant des bouteilles de 1L a été prélevé pour chaque plante. Ensuite, un « flushing » a été réalisé afin d'établir une concentration égale en nutriments dans les pots. Cette étape permet également de repérer les éventuels problèmes techniques (bouchons, dysfonctionnement de la pompe, etc.). Chaque plante a reçu 4 x 50 ml de solution.

Après le flushing, la circulation peut démarrer. Les prélèvements ont été réalisés à différents temps (avant le démarrage du système, après 24h de circulation, après 48h de circulation et après 72h de circulation). Lors des prélèvements, des tubes Falcon de 50 ml ont été utilisés pour récolter les échantillons. Un arrêt de la pompe est nécessaire lors de l'installation des tubes et lors de la récolte de ceux-ci. Des structures en fer ont été utilisées pour maintenir le tuyau dans les pots et les tubes Falcon.

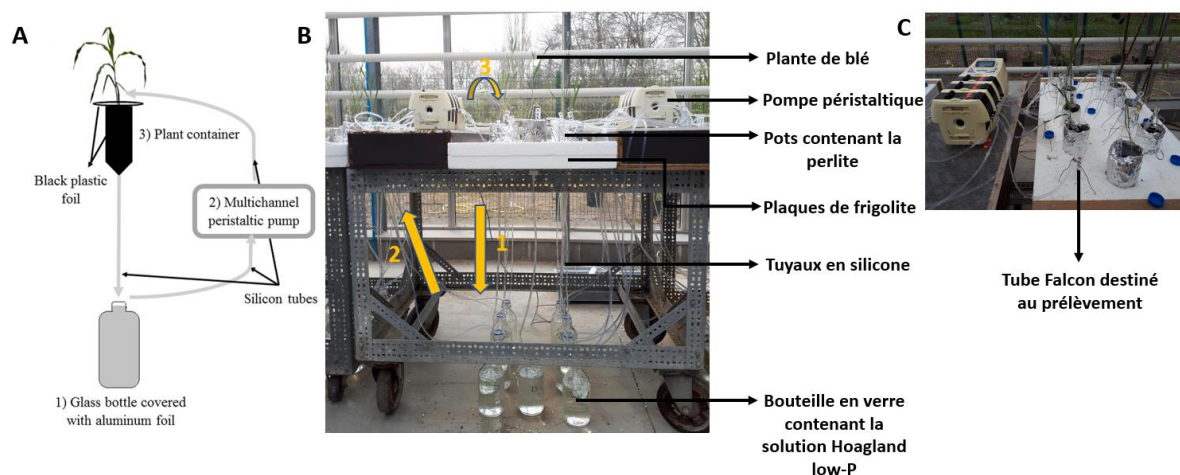


Figure 13 – Système semi-hydroponique à circulation continue. (A) Schéma représentant la mise en place du système mis au point par Garcés-Ruiz *et al.* (2017). (B) Dispositif expérimental en serres. La solution Hoagland^{lowPi} contenue dans les bouteilles Duran (1L) est apportée dans les pots contenant les plantes de blé à l'aide d'une pompe. Elle percole par gravité à travers le système racinaire et retourne ensuite dans la bouteille. La solution nutritive circule ainsi de manière continue à travers des tuyaux en silicone. Trois tuyaux de 4 mm de diamètre sont nécessaires à la circulation d'une plante de blé : un reliant le pot (accroché sur un bouchon ouvert) à la bouteille (1), un autre reliant la bouteille à la pompe (2) (bien placé au fond de la bouteille pour assurer que le prélèvement se fasse de manière continue), un dernier reliant la pompe au pot (3). Des tuyaux « tygon » sont placés dans les pompes. Les pots sont posés sur des plaques de frigolite. (C) Dispositif lors du prélèvement des échantillons. Après arrêt de la pompe, le tuyau reliant la pompe au pot est déplacé dans le tube Falcon. La pompe est relancée afin de prélever environ 20 ml de solution.

4.2.2. Résultats intermédiaires obtenus lors du prétest

Les plantes de blé de la variété Balsamo arrosées à 25% de la CC ont montré une croissance réduite en comparaison avec les plantes bien arrosées mais sont restées turgescentes (Tableau 4). Dès lors, il a été décidé de garder ces régimes hydriques pour l'expérience finale :

- 100% : arrosage à 100% de la CC
- 50% : arrosage à 50% de la CC
- 25% : arrosage à 25% de la CC

Tableau 4 – Taille (cm) des plantes de blé de la variété Balsamo après 28 jours de stress hydrique (à 25% de la CC) ou non (à 100% de la CC) lors du prétest. Certaines plantes ont été arrosées à l'eau, d'autres avec de la solution Hoagland^{lowPi}. Les valeurs représentent les moyennes $\pm$ écarts-types. Chaque traitement représente deux plantes de blé.

Traitement	Taille (cm)
100%	46,7 $\pm$ 4,4
25%	38,2 $\pm$ 5,5
100% - Eau	43,7 $\pm$ 1,1
100% - Hoagland	49,7 $\pm$ 4,6
25% - Eau	39 $\pm$ 2,1
25% - Hoagland	37,5 $\pm$ 9,2

Par ailleurs, l'analyse du prélèvement du Pi (Figure 14) a montré que la quantité de Pi prélevée par les plantes bien arrosées à l'eau est largement inférieure à celle prélevée par les plantes arrosées avec la solution Hoagland^{lowPi}. De plus, les plantes stressées arrosées avec la solution nutritive ont prélevé davantage de Pi que les plantes arrosées à 100% de la CC à l'eau. Ces résultats suggèrent que lorsqu'il n'y a plus d'apport en Pi, les plantes perdent leur capacité à prélever ce nutriment. Dès lors, dès réception de ces résultats, il a été décidé d'ajouter de la solution Hoagland^{lowPi} dans les pots individuels contenant les plantes de blé pour la phase de stress de l'expérience finale afin d'éviter tout artefact. À noter que les plantes du bloc 1 étaient déjà au milieu de la phase de stress.

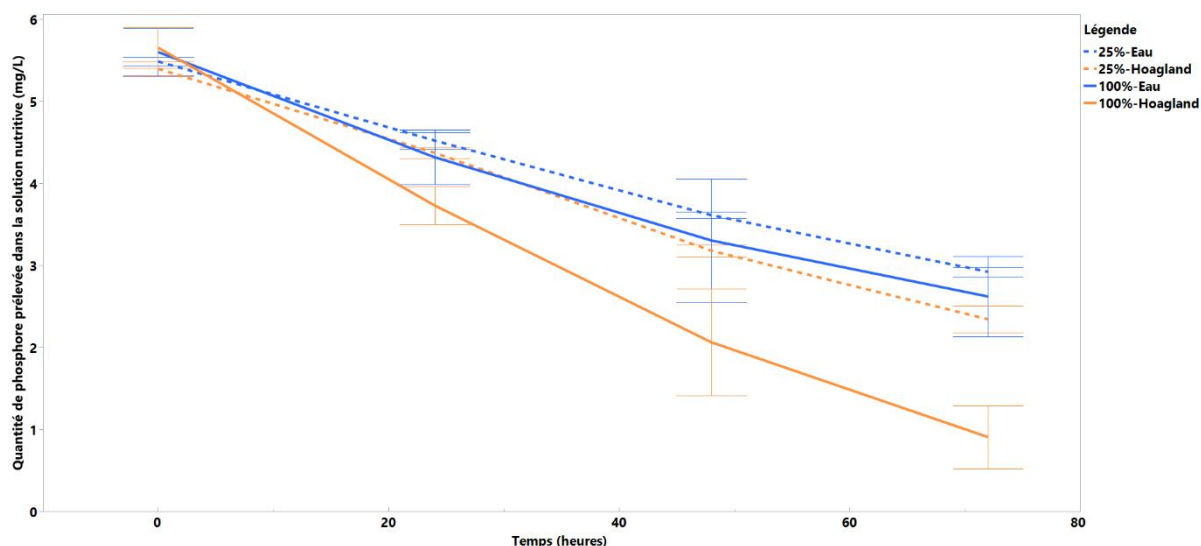


Figure 14 – Quantité de phosphore (mg/L) prélevée dans la solution nutritive lors de la période de récupération du prétest, soit après 0, 24h, 42h et 72h, par les plantes de blé de la variété Balsamo. Les plantes ont été soumises à un stress hydrique (25%) ou non (100%) pendant 28 jours et ont été arrosées avec de l'eau déminéralisée ou avec la solution Hoagland^{lowPi}. Le graphique représente les moyennes $\pm$ écarts-types de chaque traitement comportant deux répétitions.

4.3. Expérience finale

L'expérience finale s'est déroulée sur une période de 80 jours pour chaque bloc, sans compter les mesures après la récolte, et se compose de plusieurs étapes successives (Figure 15). Chaque bloc a été traité de manière identique, avec la même ligne du temps, avec une semaine de décalage.

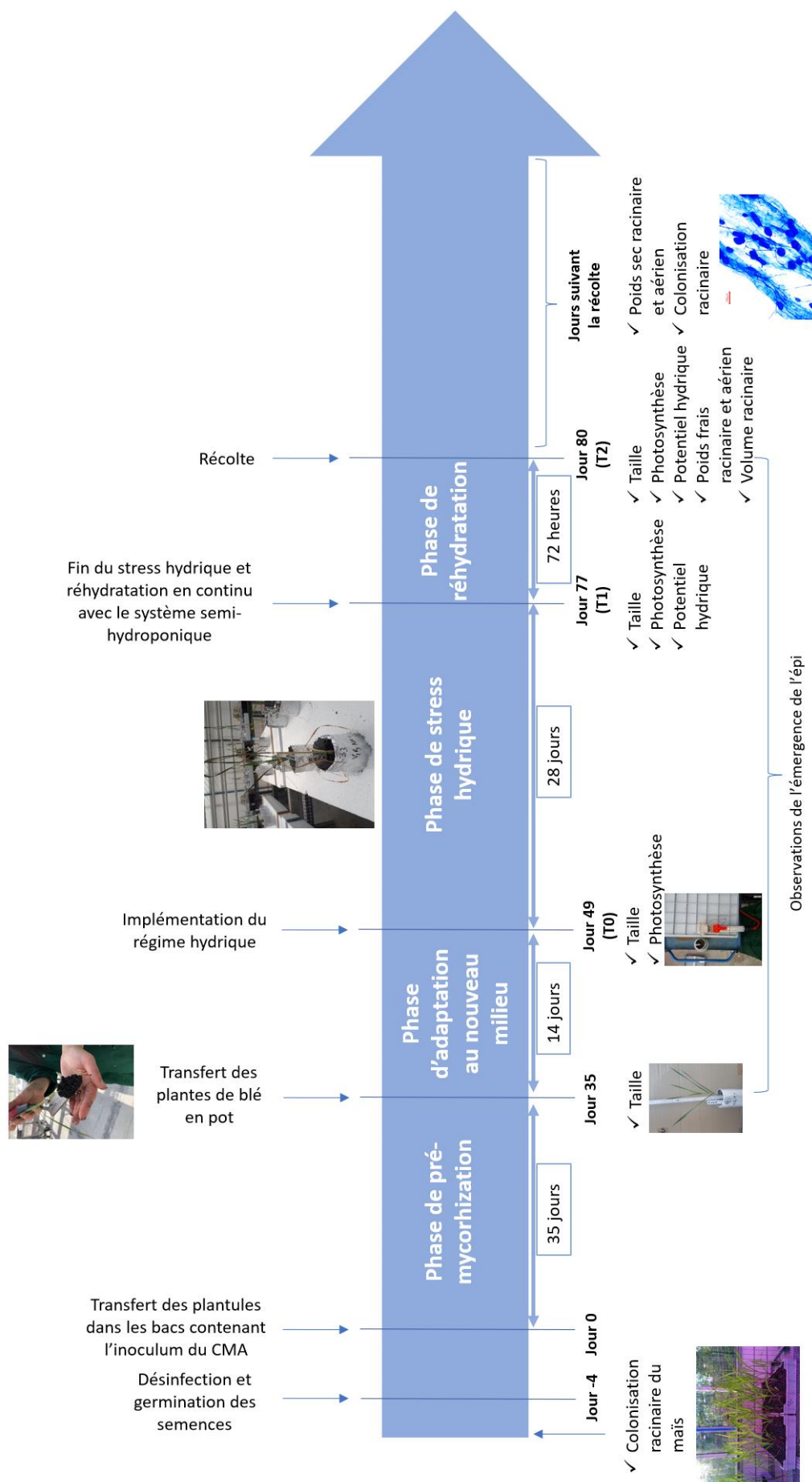


Figure 15 – Schéma récapitulatif de l'expérience, à partir du semis des plantes jusqu'à la récolte. Il comprend les différentes étapes importantes et phases successives de l'expérience finale. Les différentes mesures effectuées sont indiquées en bas. Ce schéma ne représente qu'un seul bloc ; chaque bloc se suit d'une semaine pour chaque étape.

4.3.1. Vérification de la colonisation racinaire des plantes de blé par le CMA

Après 21 jours de prémycorhization dans les bacs M, la colonisation des plantes de blé de chaque variété a été mesurée (Tableau 5).

Tableau 5 – Pourcentages (%) de colonisation totale (CT), vésiculaire (CV) et arbusculaire (CA) d'une plante de blé par variété (Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo) et par bac après 21 jours de prémycorhization dans du substrat mycorhizé par *R. irregularis* MUCL 49556.

Traitement	%CT	%CV	%CA
BAC 1			
Astérix	59	26	2
Balsamo	0	0	0
El4x_252	76	34	3
Furio_camillo	0	0	0
BAC 2			
Astérix	5,5	0,5	0
Balsamo	76	27,5	2
El4x_252	24,5	7	0
Furio_camillo	73	34,5	0,5

Les résultats ont montré que toutes les plantes n'étaient pas colonisées de manière homogène au sein d'un même bac. Dès lors, il a été décidé de laisser les plantes précoloniser 14 jours supplémentaires, soit 35 jours au total (Figure 15). Malheureusement, du fait du nombre limité de plantules germées, une seconde vérification de la colonisation n'a pas été possible. Pour pallier ce problème, il a été décidé de ne pas transférer les plantes dans la perlite (comme effectué dans les précédentes études menées sur le système semi-hydroponique (Garcés-Ruiz *et al.*, 2017 ; Calonne-Salmon *et al.*, 2018 ; Le Pioufle *et al.*, 2019) et lors du prétest mais de transférer tout le contenu des puits (la plante et le substrat contenant le mycélium du CMA) dans le pot de culture. Dès lors, le substrat utilisé pour l'expérience finale est la terre de lave et non la perlite.

4.3.2. Transfert en pot

Après 31 jours de prémycorhization, les plantes de blé ont été transférées dans des pots contenant au préalable 250 g de terre de lave. Ces pots sont identiques au prétest et sont également disposés sur des plaques de frigolite doublées pour soutenir les pots plus lourds (terre de lave plus lourde que la perlite).

Le substrat contenu dans les bacs a été humidifié avec de l'eau déminéralisée pour faciliter le prélèvement de la plante (Figure 16). Aucune bille d'engrais n'a été transférée. Après transfert, le substrat a été humidifié jusqu'à saturation. Ensuite, de la terre de lave a été rajoutée pour que le pot entier pèse 600 g. Le substrat a de nouveau été arrosé jusqu'à saturation. Après 12 heures, le poids de tous les pots a été réajusté à 600 g avec de la terre de lave. Cette étape est importante afin de garantir un volume à saturation homogène pour tous les pots pour la suite de l'expérience.

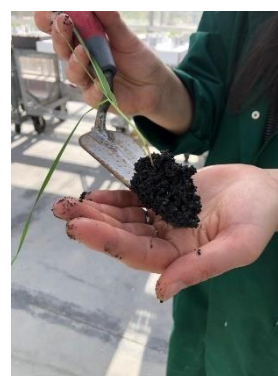


Figure 16 – Transfert en pot de la plantule avec son substrat

4.3.3. Dispositif expérimental en serres

Trois facteurs ont été testés : la variété (Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo), le régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) et la mycorhization (M et NM). L'expérience a été divisée en trois « blocs » homogènes (comportant 54 pots chacun), chacun décalé d'une semaine afin de gérer plus facilement l'expérience. Six répétitions (deux par blocs) ont été considérées par traitement. La disposition en serres a été réalisée de manière aléatoire intra- et Interbloc à l'aide du logiciel JMP. Chaque bloc était composé de six tables comprenant neuf pots dont un non-végétalisé (NV). Chaque régime était représenté par deux pots NV par bloc. Les tables étaient disposées parallèlement à la fenêtre plein sud (Figure 17).

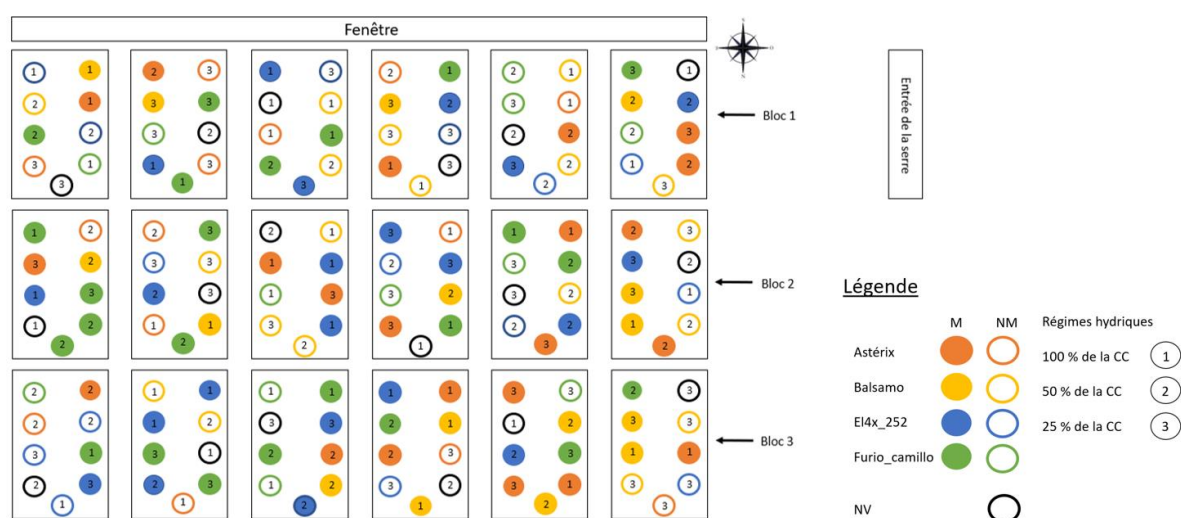


Figure 17 – Dispositif expérimental des plantes de blé en serres. Le facteur « variété » est représenté par des couleurs : Astérix en orange, Balsamo en jaune, El4x_252 en bleu et Furio_camillo en vert. Le facteur mycorhization est représenté par les bulles remplies pour les plantes mycorhizées (M) ou vides pour les non-mycorhizées (NM). Les trois régimes hydriques sont représentés par les chiffres 1, 2 et 3 ; 1 pour 100% de la capacité au champ (CC), 2 pour 50% de la CC et 3 pour 25% de la CC. Ils sont également chacun représentés par deux pots non-végétalisés (NV).

4.3.4. Phase d'acclimatation

Après transfert dans les pots, les plantes de blé ont été acclimatées pendant 14 jours avant d'initier le stress hydrique. Pour cela, elles ont été arrosées avec de la solution Hoagland^{lowPi} jusqu'à saturation deux fois par semaine.

4.3.5. Implémentation des régimes hydriques

Après la phase d'acclimatation, les trois régimes hydriques ont été imposés aux plantes de blé. Pour rappel, ils correspondent au volume à saturation ou à 100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC. Pendant les 17 premiers jours, les plantes ont été arrosées deux fois par semaine uniquement avec de l'eau déminéralisée. Cependant, après réception des résultats du prétest révélant une différence significative entre les plantes arrosées à l'eau déminéralisée et les plantes arrosées avec la solution, il a été décidé d'arroser les plantes avec la solution Hoagland^{lowPi} pour les jours restants d'implémentation du stress (soit 11 jours).

Par ailleurs, afin d'apporter la même concentration en éléments nutritifs dans tous les pots malgré l'apport moindre en eau à 50% et 25% de la CC, la solution de Hoagland^{lowPi} a été concentrée deux et quatre fois en minéraux, respectivement.

À chaque arrosage, afin de déterminer le volume à saturation (100% de la CC) de chaque pot, la solution de Hoagland^{lowPi} a été ajoutée (de 10 ml en 10 ml) jusqu'à observation des premières gouttes en sortie des pots NV à 100% de la CC. À partir de ce volume, les volumes à ajouter dans les pots à 50% et 25% ont été déterminés.

4.3.6. Phase de réhydratation

Après le stress hydrique de 28 jours, les plantes ont été réhydratées de manière continue pendant 72 heures grâce au système semi-hydroponique de circulation continue avec la solution de Hoagland^{lowPi}.

4.3.7. Arrachage

À la récolte, soit après 28 jours de stress hydrique et après 72 heures de réhydratation, les plantes ont été arrachées pour déterminer le volume racinaire, les biomasses aériennes, racinaires et de l'épi, ainsi que les pourcentages de colonisation des racines par le CMA.

4.3.8. Conditions environnementales en serres

Lors de l'expérience, les conditions climatiques en serres ont fortement fluctué d'une semaine à l'autre. Les températures ont varié de 17°C (nuit) à 35°C (début d'après-midi lors des périodes chaudes). L'hygrométrie mesurée a varié de 19% à 62%. Les radiations du soleil ont varié de 0 (nuit) à 800 W/m² (début d'après-midi lors de périodes chaudes). Une semaine de neige suivie d'une semaine de canicule ont été observées. Des stores ont alors été baissés lors des journées chaudes et fortement ensoleillées.

Il a donc été difficile de contrôler les conditions climatiques dans la serre afin de garder une certaine homogénéité tout au long de l'expérience et entre chaque bloc. Ces conditions ont rendu les blocs entre eux plus hétérogènes qu'imaginés, ce qui doit être pris en compte dans l'interprétation des résultats.

4.4. Mesures effectuées

4.4.1. Développement des plantes

4.4.1.1. Taille des plantes et émergence des épis

La taille des plantes de blé a été mesurée depuis la base de la tige jusqu'à la plus haute feuille développée étirée (Figure 18).

Cette mesure a été réalisée cinq fois :

- au moment du transfert dans les pots individuels
- avant le début du stress hydrique
- après 20 jours de stress hydrique
- à la fin du stress hydrique
- après la période de récupération, soit à la récolte

L'évolution (%) de la taille des plantes pendant le stress hydrique a été calculée selon la formule suivante :

$$\left(\frac{\text{Taille à la récolte} - \text{Taille avant le stress hydrique}}{\text{Taille avant le stress hydrique}} \right) \times 100$$

La date d'émergence des épis a été identifiée. Les différences de morphologie entre les génotypes ont été observées.

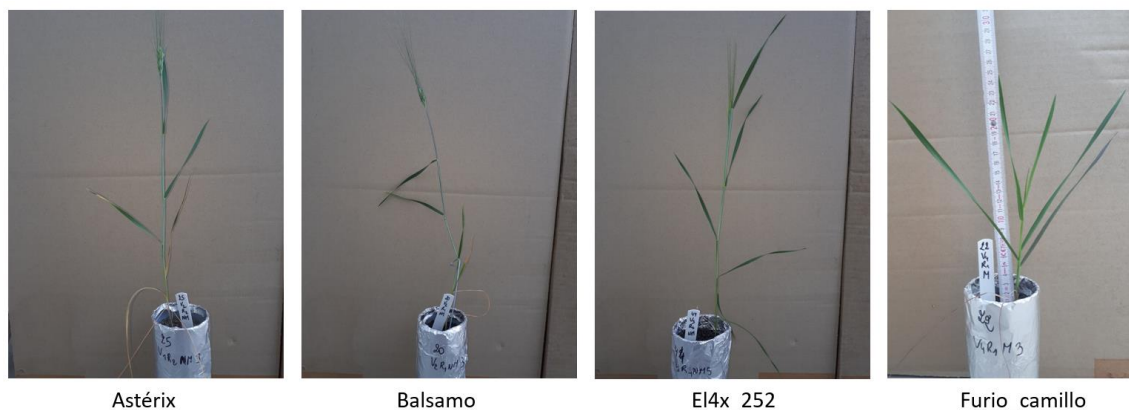


Figure 18 – Photos des différentes variétés de blé (en conditions normales de précipitation) et mesure de la taille des plantes depuis la base de la plante jusqu'à la plus haute feuille développée étirée.

4.4.1.2. Biomasse aérienne et racinaire

Le poids frais des racines, des feuilles et des épis ainsi que le volume racinaire ont été déterminés à la récolte. La partie aérienne a été séparée de la partie racinaire en coupant la plante au collet. Les racines ont été préalablement lavées à l'eau pour enlever la terre de lave. Elles ont été séchées avec du papier Tork avant d'être pesées. Le volume racinaire a ensuite été déterminé en plaçant la racine dans une éprouvette graduée de 20 ml, remplie de 10 ml d'eau. Le volume a ainsi été calculé à partir du volume additionné lors de l'ajout de la racine dans l'eau.

La détermination du poids sec de la partie aérienne et racinaire a été réalisée après séchage dans une étuve de 70°C pendant une semaine (jusqu'à ce que le matériel végétal soit complètement sec – soit à la stabilisation du poids).

4.4.2. Paramètres concernant les échanges de gaz foliaires

Un analyseur gazeux infrarouge (IRGA) a été utilisé pour mesurer l'activité photosynthétique, le flux de transpiration et la conductance stomatique des feuilles de blé.

4.4.2.1. Principe

L'IRGA est un appareil utilisé depuis de nombreuses années afin de déterminer de manière non destructrice les paramètres d'échanges gazeux foliaires (Meidner, 1962; Bird *et al.*, 1977; Cramer et Lewis, 1993; Bellasio et Griffiths, 2014; Wang *et al.*, 2018). Il mesure les concentrations en CO₂ par absorption infrarouge ainsi que les concentrations en H₂O grâce à un capteur d'humidité réglé par laser, de l'air qui entre et sort d'une chambre contenant la feuille analysée. À l'aide d'une série de formules (provenant du manuel [IRGA MM - LCI SD manual Iss3-100.pdf](#)), il permet de déterminer neuf paramètres différents. Les paramètres qui nous ont intéressés ici sont le flux de transpiration (E), la conductance stomatique (g_s) et le flux d'assimilation de CO₂ (A) (Figure 19). L'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) a été également calculée à partir de A et E (A/E).

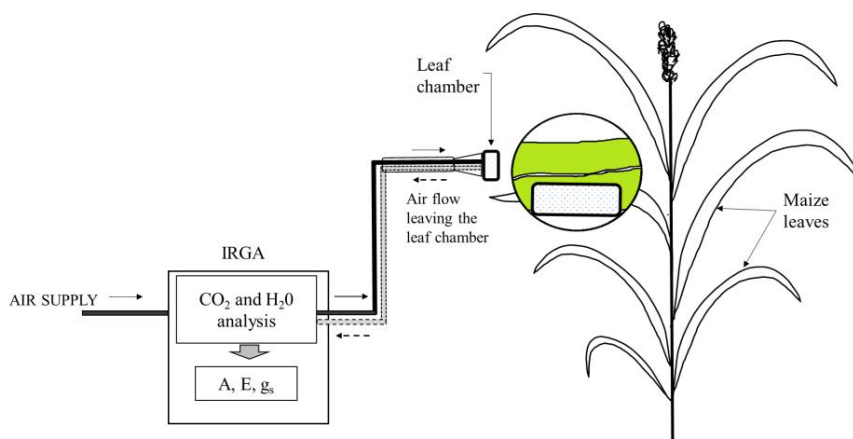


Figure 19 – Représentation de la mesure du flux d'assimilation de CO₂ (A), de la transpiration (E) et de la conductance stomatique (g_s) sur des feuilles de maïs, grâce à l'IRGA. Figure reprise de la thèse Le Pioufle (2020).

4.4.2.2. Mesures

Dans cette expérience, le modèle portable LCI-SD composé d'une chambre rectangulaire pour plante monocotylée a été utilisé (Figure 20). Pour chaque plante, trois mesures ont été réalisées sur la dernière feuille entièrement développée. Pour produire le flux d'air rentrant dans la chambre, l'IRGA a besoin d'un air frais dont les concentrations en CO₂ sont stables. Pour cela, le tuyau permettant d'aller chercher l'air frais a été placé à l'extérieur, dans le jardin derrière les serres. Afin d'avoir des

conditions uniformes (mouvements, lumière) entre les différentes plantes, l'appareil a été déposé sur une table et les pots ont été déplacés (Figure 20).

Cette mesure a été réalisée en matinée (entre 9h et 11h) et a été répétée trois fois durant l'expérience :

- avant le stress hydrique, soit après les 14 jours d'adaptation en pot (T0)
- après les 28 jours de stress hydrique (T1)
- après la période de réhydratation de 72h (T2)



Figure 20 – Photo représentant la mesure en serres réalisée avec l'IRGA. Cet appareil a permis de mesurer la transpiration (E), la conductance stomatique (g_s) et le flux d'assimilation de CO_2 (A) des plantes de blé.

4.4.3. Potentiel hydrique

4.4.3.1. Principe

Le potentiel hydrique (ψ) des plantes ou indique la demande en eau dans une plante. Le ψ intègre la tension d'humidité du sol dans la zone racinaire, la résistance au mouvement hydrique à l'intérieur de la plante et la demande pour la transpiration imposée par l'environnement (température, pression, vent, etc.). La mesure du ψ indique le statut hydrique de la plante « du point de vue » de la plante ; ce qui permet de savoir comment l'environnement l'affecte. Un ψ faible (en valeurs négatives) affecte la plante et est lié à de nombreuses réactions physiologiques comme l'arrêt de photosynthèse, la réduction de la croissance, ou encore la mort de celle-ci. C'est donc une mesure de la capacité de la plante à continuer sa croissance en fonction de son environnement (ex. sécheresse).

La mesure du ψ foliaire utilisant une chambre à pression est une méthode standard utilisée en recherche et développement (Deloire *et al.*, 2020). Le ψ est mesuré sur une feuille représentative de la plante (pas spécialement la plus jeune). Il faut détacher la feuille et la disposer dans une chambre à pression avec l'extrémité coupée dépassant de la chambre. Un gaz neutre envoyé dans la chambre à pression va induire une pression sur la feuille. Ainsi, le ψ peut être estimé à partir de la pression requise pour exsuder la sève brute (xylème) des cellules du mésophylle. Lorsque la première goutte apparaît, la pression est notée (Figure 21). La technique est décrite par Scholander *et al.* (1965).

La mesure du ψ équivaut à la tension dans la colonne d'eau du xylème au moment où l'échantillon a été coupé. Elle est exprimée en bar et en valeurs négatives.

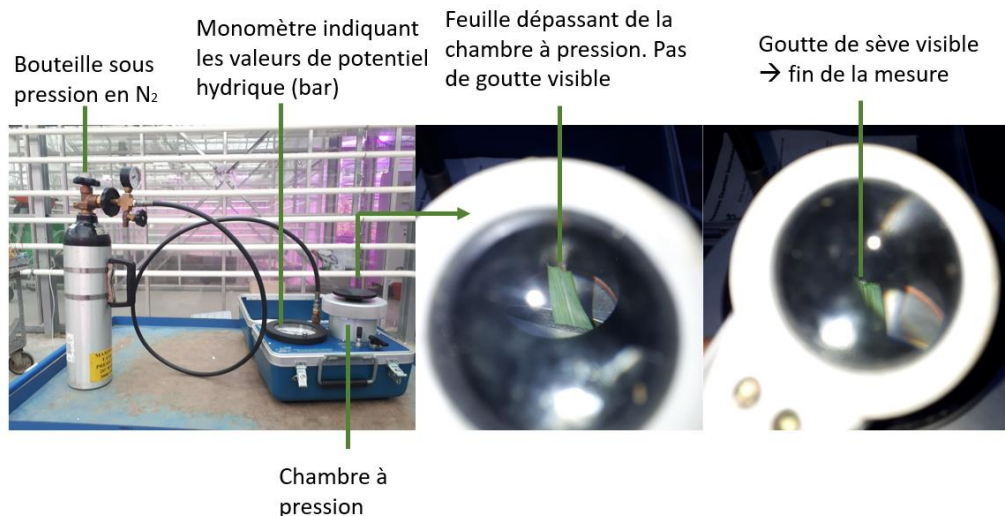


Figure 21 – Mesure du potentiel hydrique (ψ) des plantes grâce à la chambre à pression.

4.4.3.2. Mesures

Cette mesure doit absolument être effectuée à l'aube, quand l'état hydrique est à son maximum. Elle a été réalisée à deux répétitions :

- après le stress hydrique de 28 jours (T1)
- après la période de réhydratation de 72 heures (T2)

4.4.3.3. Interprétation des résultats

Le ψ de la plupart des plantes juste avant l'aube se situe entre -3 et -10 bar. À -3 bar, les plantes sont non limitées en eau même durant la journée. À partir de -10 bar, ces plantes sont sûrement limitées pour différents processus métaboliques, et d'autant plus durant le jour car le ψ augmente. Si le ψ est plus élevé que -10 avant l'aube, la plante est très limitée en eau.

Le ψ maximum se passe durant la journée, lorsque la radiation solaire est au maximum (début d'après-midi). Les plantes qui augmentent leur ψ jusqu'à -17 bar sont sévèrement limitées en eau pour leur croissance. À partir de -20 bar, un flétrissement de la plante s'observe et sa vigueur diminue.

Le blé est considéré comme une culture à stress moyen :

- de 0 à -10 bar : la croissance n'est pas limitée par l'eau, apport adéquat, maintien de la croissance foliaire maximale
- de -12 à -15 bar : réduction légère à modérée de la croissance foliaire
- de -15 bar à -20 bar : fermeture des stomates, arrêt de la croissance foliaire, déclin de la croissance

4.4.4. Pourcentages de colonisation intraracinaire par le CMA

L'évaluation du taux de colonisation racinaire par le CMA a été réalisée après la récolte, soit après 28 jours de stress hydrique suivie d'une période de récupération de 72 heures, sur l'ensemble des plantes M et sur certaines plantes NM pour vérifier qu'elles ne soient pas colonisées.

4.4.4.1. Coloration racinaire

Le protocole de coloration racinaire est le même que celui couramment utilisé au laboratoire de Mycologie de l'UCLouvain, décrit dans le manuel « International training on *in vitro* culture of Arbuscular Mycorrhizal Fungi – Complementary Session : Root staining ».

Après la pesée du poids sec racinaire, chaque racine a été placée dans un tube Falcon de 50 ml rempli d'eau afin d'être réhydratée. Après 24 heures, l'eau a été remplacée par une solution de KOH 10% afin de clarifier les racines. Les racines ont été incubées dans un four à 70°C pendant 1h15. La solution KOH a ensuite été éliminée et les racines ont été immergées pendant cinq minutes dans de l'HCl 1% servant à neutraliser le KOH. Enfin, les racines ont été colorées avec de la solution contenant de l'encre 2% dans une solution de HCl 1%, à 70°C pendant 45 minutes. L'encre a ensuite été enlevée et les racines placées dans de l'eau jusqu'à observation. Après observation, les racines ont été conservées dans une solution de lactoglycérol (eau : acide lactique : glycérol, 1/3 : 1/3 : 1/3).

4.4.4.2. Quantification du taux de colonisation

Quarante fragments racinaires d'environ 1 cm de long ont été disposés sur des lames de microscope. Une goutte de lactoglycérol a été ajoutée sur la lame afin que la racine soit bien observable au microscope et qu'elle ne sèche pas trop rapidement. Les fragments ont ensuite été recouverts d'une fine lamelle et ont été écrasés modérément afin de rendre l'observation au microscope plus claire. Ainsi, quatre lignes de cinq fragments constituent une lame et peuvent servir à observer 100 intersections, comme expliqué ci-dessous. Il est important que les fragments soient choisis de manière aléatoire et de diamètre homogène. Une importance capitale est accordée à la fabrication des lames et l'observation au microscope afin que toutes les observations soient le plus homogène possible pour minimiser l'erreur due à l'échantillonnage.

La quantification des structures du CMA a été réalisée selon la méthode de Mc Gonigle *et al.* (1990) (Figure 22). Les racines ont été observées à l'aide d'un microscope optique avec un grossissement x100 ou x200. Cette méthode consiste à observer 200 intersections par échantillon (soit 100 par lame et 5 par fragment racinaire) et à déterminer les structures présentes au centre de l'objectif. Les observations et les structures sont catégorisées dans le Tableau 6.

Les différents pourcentages de colonisation (total, arbusculaire et vésiculaire) peuvent ainsi être évalués (Equation 1).

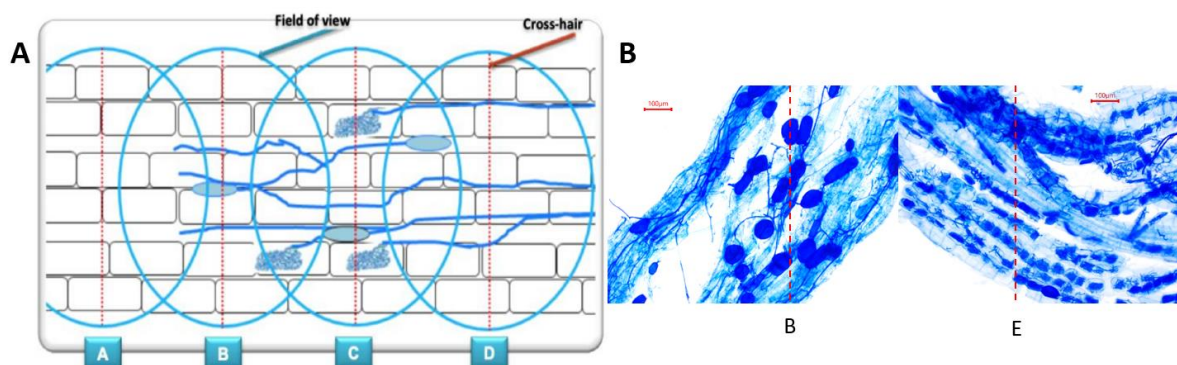


Figure 22 – (A) Représentation de l'évaluation de la colonisation racinaire par le CMA grâce à la méthode de Mc Gonigle *et al.* (1990) d'après le manuel du laboratoire de Mycologie de l'UCLouvain sur la coloration racinaire. (B) Photo prise pendant cette expérience, lors d'un comptage sur la variété Astérix.

Tableau 6 – Identification et comptage des différentes structures du CMA lors de l'observation au microscope optique selon la méthode de Mc Gonigle *et al.* (1990).

Structures traversées par la ligne imaginaire	Identification
Rien (A)	1 négatif
Un hyphe (D) ou plusieurs hyphes	1 hyphe
Hyphe(s) + arbuscule(s) (E)	1 arbuscule
Hyphe(s) + vésicule(s) (B)	1 vésicule
Arbuscule(s) + vésicule(s)	1 arbuscule + 1 vésicule
Hyphe(s) + arbuscule(s) + vésicule(s) (C)	1 arbuscule + 1 vésicule

Equation 1 – Calculs des taux de colonisation totale (CT), arbusculaire (CA) et vésiculaire (CV)

$$CT = \frac{200 - \text{Négatifs}}{200} \times 100 (\%)$$

$$CA = \frac{\text{Arbuscules}}{200} \times 100 (\%)$$

$$CV = \frac{\text{Vésicules}}{200} \times 100 (\%)$$

4.5. Analyses statistiques

Pour l'ensemble des données présentées dans les résultats, un modèle mixte (GLM) a été utilisé à l'aide du logiciel JMP. L'expérience reprend trois facteurs fixes (variété, régime et mycorhization) et deux facteurs aléatoires (table et bloc). Afin d'alléger le modèle, les facteurs table et bloc ont été imbriqués (table[bloc]). De la sorte, on considère le facteur 'table' comme trois niveaux (correspondant aux blocs) de six tables.

Une fois le modèle complet mis en œuvre (avec l'ensemble des facteurs et leurs interactions considérés), les hypothèses de normalité des résidus, d'indépendance des échantillons et d'égalité des variances ont été vérifiées :

1. **Normalité des résidus** : les résidus doivent suivre une loi normale. Cela se vérifie graphiquement en regardant l'alignement des points sur le QQplot des résidus ; ainsi que par le test de Shapiro-Wilk. Cependant, il faut nuancer les résultats de Shapiro-Wilk car ils peuvent passer à côté de certaines anormalités. Il est donc important de se fier au QQplot. Certaines transformations ont dû être réalisées afin de remplir cette condition (Tableau 7).
2. **Indépendance des échantillons** : les échantillons doivent être prélevés aléatoirement et indépendamment. Cette hypothèse est vérifiée dans cette expérience grâce au design expérimental en serres.
3. **Egalité des variances (homoscédasticité)** : les variances des résidus des populations des différents groupes sont supposées être égales. Cette hypothèse est vérifiée à l'aide du test d'homogénéité des variances de Levene.

Tableau 7 – Transformations des données afin de remplir l'hypothèse de normalité.

Données transformées	Type de transformation
Pourcentage de colonisation vésiculaire	Logarithmique
Pourcentage de colonisation arbusculaire	Logarithmique
Volume racinaire	Logarithmique
Poids sec aérien total (PSA)	Logarithmique
Poids sec racinaire (PSR)	Logarithmique
Ratio racinaire/aérien (PSR/PSA)	Logarithmique
Conductance stomatique (g_s) en T0, T1 et T2	Racine carrée
Taux de transpiration (E) en T1 et T2	Logarithmique et racine carrée respectivement
Efficience d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) en T1	Racine carrée

Le modèle complet avec les transformations correctes a permis d'analyser les effets des différents facteurs ainsi que leur interaction. Cela a permis d'analyser si les variétés répondaient différemment aux différentes conditions. Ensuite, pour chaque mesure, un modèle mixte par variété a été utilisé afin d'observer de plus près les effets des facteurs régime, mycorhization et de leur interaction.

Lorsque l'effet d'un facteur était significatif ($p \leq 0,05$), un test HSD-Tukey a été réalisé afin de comparer les moyennes entre elles et ainsi savoir si les traitements donnent des réponses significativement différentes. La méthode de Tukey permet de réaliser des comparaisons multiples en minimisant le taux d'erreur lié à la multiplicité des tests.

5. Résultats

5.1. Évaluation de la colonisation par le CMA

L'évaluation de la colonisation racinaire par le CMA *R. irregularis* MUCL 49556 a été réalisée sur l'ensemble des plantes de blé colonisées au moment de la récolte, soit après 14 jours d'adaptation en pots, 28 jours de stress hydrique et 72 heures de récupération après le stress.

Aucune différence significative entre les variétés n'a été observée sur les %CT et %CA (Tableau 8). En revanche, le %CV était significativement plus élevé chez la variété Furio_camillo par rapport à Astérix. Les deux autres variétés ont des valeurs intermédiaires non significativement différentes à Furio_camillo et Astérix.

Tableau 8 – Pourcentages (%) de colonisation racinaire totale (CT), vésiculaire (CV) et arbusculaire (CA) des racines des différentes variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252, Furio_camillo) par le CMA *R. irregularis* MUCL 49556, au moment de la récolte.

Traitement	%CT	%CV	%CA
Astérix	32 ± 36,9	8,3 ± 11,2 a	4 ± 4,8
Balsamo	43,8 ± 31,5	13,7 ± 12,3 ab	5,1 ± 7,8
El4x_252	37,5 ± 24,9	9,8 ± 10,7 ab	3,8 ± 4,6
Furio_camillo	42 ± 26,3	11,4 ± 9,1 b	8 ± 6,7
Effet variété (p-valeur)	0,7888	0,0223	0,1191
Table[bloc] (% du total)	0	0	1,2

Les valeurs représentent la moyenne ± écart-type de chaque variété comprenant 22, 16, 21 et 24 répétitions pour Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo, respectivement. Pour chaque paramètre, les différences entre chaque niveau de facteur ont été testées à l'aide d'un test HSD-Tukey, à partir du modèle mixte GLM à un facteur fixe (variété) ($p \leq 0,05$). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes ($p \leq 0,05$). L'absence de lettre signifie qu'il n'y a pas de différence significative entre les traitements. L'effet du facteur variété ainsi que les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires sont indiqués.

Par ailleurs, le régime hydrique n'a pas impacté de manière significative la colonisation racinaire chez Astérix et El4x_252 (Tableau 9). Cependant chez Balsamo et Furio_camillo, les %CA et %CV ont été impactés. Le %CA a diminué significativement avec la réduction du régime hydrique chez Balsamo (100% > 50% > 25%). De plus, le %CV observé sur les plantes arrosées à 25% de la CC était significativement inférieur à celui des plantes arrosées à 50% chez Furio_camillo.

Une analyse supplémentaire a été réalisée sur l'effet d'interaction variété*régime. Cependant, aucun effet significatif ($p \leq 0,05$) n'a été observé suggérant que l'effet du régime hydrique sur les pourcentages de colonisation racinaire n'a pas changé significativement, quelle que soit la variété.

Tableau 9 – Pourcentages (%) de colonisation racinaire totale (CT), vésiculaire (CV) et arbusculaire (CA) des racines des variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo) par le CMA *R. irregularis* MUCL 49556, au moment de la récolte, et en fonction des différents régimes hydriques imposés (arrosage à 100%, 50% et 25% de la CC). Le stress hydrique a duré 28 jours et a été suivi d'une période de récupération de 72 heures.

Traitement	%CT	%CV	%CA
Astérix			
100%	27,5 ± 28,2	6,4 ± 12,9	6,6 ± 6,2
50%	37,5 ± 29,1	12,5 ± 13,1	3,5 ± 4,6
25%	30,5 ± 26,1	5,3 ± 6,1	2,1 ± 2,3
Effet régime (p-valeur)	0,6689	0,2576	0,4067
Table[bloc] (% du total)	0	0,16	0
Balsamo			
100%	40,2 ± 35,3	9,75 ± 13	10,1 ± 10,7 a
50%	40,9 ± 31	15,9 ± 13,3	2,6 ± 2 b
25%	53,6 ± 33,3	16,5 ± 11,4	0,5 ± 0,7 c
Effet régime (p-valeur)	0,9312	0,6023	< 0,0001
Table[bloc] (% du total)	0	0	0
El4x_252			
100%	36,9 ± 32,1	9,3 ± 11	4,3 ± 4,3
50%	48,1 ± 19,4	15,2 ± 12,8	5,5 ± 6,2
25%	25,8 ± 16	4,1 ± 3,3	1,2 ± 1
Effet régime (p-valeur)	0,3685	0,2285	0,2515
Table[bloc]	0	54,4	0
Furio_camillo			
100%	30,9 ± 27,1	8,1 ± 7,5 ab	7,9 ± 7,1
50%	56,5 ± 20,5	16,4 ± 9,3 a	11,1 ± 7,3
25%	36,1 ± 26,8	8,8 ± 8,9 b	4,2 ± 2,9
Effet régime (p-valeur)	0,1123	0,0470	0,1876
Table[bloc] (% du total)	37,5	0	40,5

Les valeurs représentent la moyenne ± écart-type de chaque traitement, comprenant (7, 8, 7 ; 6, 6, 4 ; 8, 7, 6 ; 8, 9, 7) répétitions pour les traitements (100%, 50%, 25%) des variétés (Astérix ; Balsamo ; El4x_252 ; Furio_camillo) respectivement. Pour chaque paramètre, les différences entre chaque niveau de facteur ont été testées à l'aide d'un test HSD-Tukey, à la suite du modèle mixte GLM ($p \leq 0,05$). Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes. L'absence de lettre signifie qu'il n'y a pas de différence significative entre les traitements. L'effet du facteur régime ainsi que les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires sont indiqués.

5.2. Paramètres morphologiques des plantes

5.2.1. Évaluation de l'effet des facteurs fixes et de leurs interactions sur les paramètres morphologiques des plantes

Tout d'abord, un modèle reprenant les trois facteurs (variété, régime hydrique et mycorhization) a été utilisé afin d'évaluer les effets de chaque facteur ainsi que les effets de leur interaction sur les paramètres morphologiques de la croissance des plantes (Tableau 10).

Le Tableau 10 montre un effet significatif ($p \leq 0,05$) de la variété et du régime hydrique sur l'ensemble des réponses morphologiques étudiées, à l'exception du poids sec de la partie aérienne (PSA) qui, lui, ne montre pas de différence significative entre variétés. Les résultats du modèle complet montrent également un effet significatif de l'interaction variété*régime sur la taille des plantes à la récolte, le nombre de feuilles chlorophylliennes à la récolte, le PSA, le ratio entre le poids sec racinaire et aérien (PSR/PSA) et le contenu en eau de la partie aérienne. Cela signifie que l'impact du régime hydrique sur ces paramètres dépend des variétés et *vice-versa*. De plus, un effet de l'interaction entre les facteurs variété*mycorhization a été déterminé sur le pourcentage que représente l'épi sur le PSA. Cela signifie que l'effet de la colonisation sur ce paramètre dépend de la variété et *vice-versa*. Enfin, l'effet de l'interaction entre les trois facteurs n'a pas été significatif pour aucun des paramètres de croissance.

Étant donné que ces paramètres morphologiques répondent différemment en fonction des variétés, il est nécessaire de les analyser séparément ; afin d'examiner l'effet de la mycorhization en fonction du régime hydrique, même si cette interaction paraît peu significative à cette échelle.

Le nombre de feuilles chlorophylliennes, le volume racinaire et le contenu en eau ne seront pas détaillés plus en profondeur. En effet, ces réponses sont déjà en partie représentées par la biomasse aérienne et racinaire. Elles sont néanmoins présentes dans le Tableau 10 car des effets significatifs de certains facteurs ont été observés.

Tableau 10 – Effets des différents facteurs (variété, régime hydrique et mycorhization) sur les paramètres morphologiques des plantes de blé (taille des plantes à la récolte (cm), évolution de la taille des plantes pendant le stress hydrique (%), nombre de feuilles chlorophylliennes à la récolte, volume racinaire (ml), poids sec aérien (PSA) et racinaire (PSR) (g), pourcentage que prend l'épi sur le poids sec de la partie aérienne (%), ratio entre le poids sec racinaire et le poids sec aérien, contenu en eau de la partie aérienne et racinaire (g)).

Effets (p-valeur)	Taille à la récolte (cm)	Evolution de la taille pendant le stress hydrique (%)	Nombre de feuilles chlorophylliennes à la récolte	Volume racinaire (ml)	PSA (g)	Pourcentage du poids de l'épi sur le PSA (%)	PSR (g)	Ratio PSR/PSA	Contenu en eau de la partie aérienne (g)	Contenu en eau des racines (g)
Variété	< 0,0001	0,0031	< 0,0001	< 0,0001	0,1908	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
Régime	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
Mycorhization	0,0017	0,0756	0,9918	0,4223	0,6075	0,0004	0,5716	0,1796	0,2302	0,9401
Variété*Régime	0,0046	0,0511	0,0203	0,5473	0,0244	0,0867	0,4328	0,0323	< 0,0001	0,0004
Variété*Mycorhization	0,8310	0,0892	0,6784	0,6514	0,9770	0,0260	0,9438	0,9897	0,7647	0,9177
Régime*Mycorhization	0,0787	0,2693	0,8799	0,2139	0,6227	0,8944	0,4758	0,9253	0,1987	0,5277
Variété*Régime*Mycorhization	0,6822	0,7833	0,5842	0,9897	0,8406	0,6824	0,7053	0,9268	0,8596	0,9603
Table[bloc] (% du total)	15,4	0,6	0	36,3	24,7	12,6	13,2	5,2	18,5	9

L'effet des différents facteurs et de leurs interactions sur les paramètres morphologiques de croissance des plantes a été testé grâce à un modèle mixte GLM ($p \leq 0,05$). Les pourcentages des effets dû aux facteurs aléatoires sont indiqués.

5.2.2. Taille des plantes à la récolte

De manière générale, la taille des plantes de blé à la récolte était comprise entre 25,5 cm (plantes M à 25% de la CC chez Furio_camillo) et 46,9 cm (plantes M à 100% de la CC chez El4x_252) (Figure 23). Grâce au modèle complet (Tableau 10), suivi d'un test HSD-Tukey sur le facteur variété (autres facteurs confondus), il a pu être montré que la taille des plantes à la récolte de la variété Furio_camillo était significativement inférieure aux trois autres variétés (Figure 23). En outre, les influences du régime hydrique et de la mycorhization ont eu des effets différents sur ce paramètre.

Quel que soit la présence ou l'absence de colonisation racinaire, la taille des plantes à la récolte de la variété Astérix était significativement inférieure à 25% de la CC par rapport aux deux autres régimes hydriques. De plus, au sein d'un même régime hydrique, aucune différence significative n'a été observée entre la taille des plantes M et NM.

Aucun effet du régime hydrique sur la taille à la récolte n'a été observé chez la variété Balsamo, plantes M et NM confondues. En outre, un effet de la mycorhization a été observé. Cependant, aucune différence significative entre plantes M et NM d'un même régime hydrique n'a pu être identifiée.

La taille des plantes à la récolte de la variété El4x_252 a diminué significativement avec le stress hydrique (100% > 50% > 25%). Aucun effet de la mycorhization n'a été observé.

Les plantes à 100% de la CC de la variété Furio_camillo étaient significativement plus grandes à la récolte que les plantes à 25% de la CC. Aucun effet de la mycorhization n'a été observé.

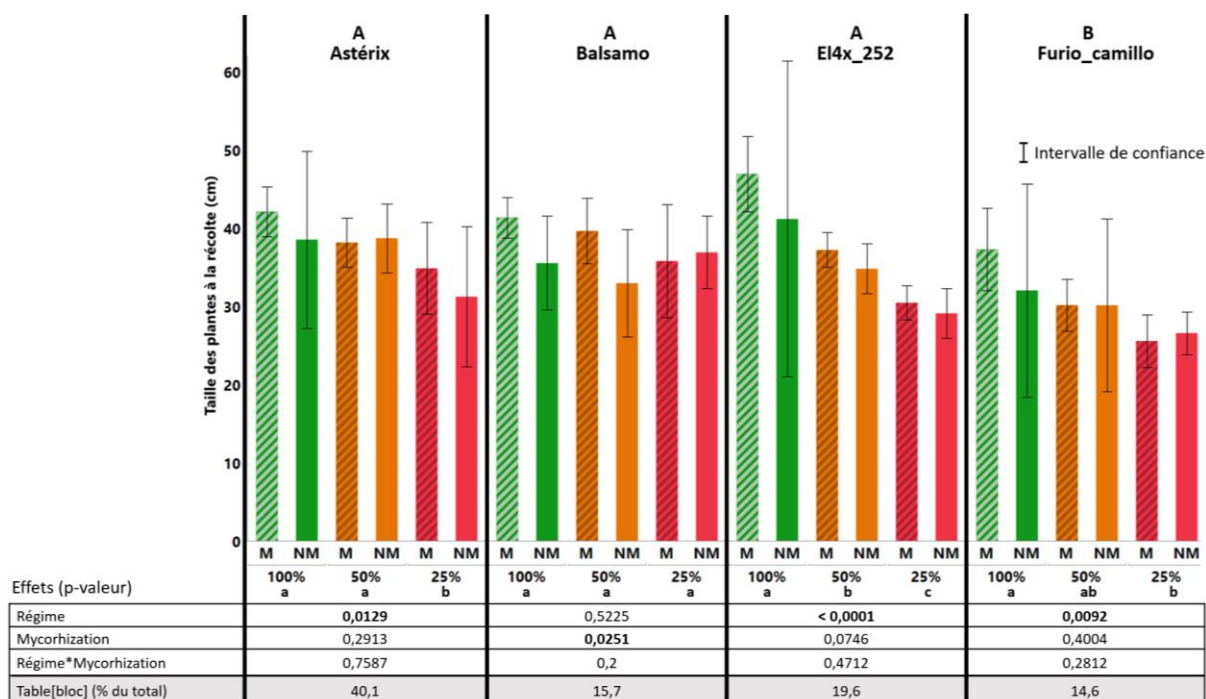


Figure 23 – Taille à la récolte (cm) des quatre variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x, Furio_camillo) en fonction du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) et de la mycorrhization (M et NM). Le stress hydrique a duré 28 jours et a été suivi d'une période de récupération de 72 heures. Les différences entre chaque niveau de facteur ont été testées à l'aide d'un test HSD-Tukey, à la suite du modèle mixte GLM ($p \leq 0,05$). Les différences entre variétés ont été testées à partir du modèle complet à trois facteurs fixes tandis que celles concernant le régime hydrique ont été testées au sein des variétés, à partir du modèle à deux facteurs fixes. Les lettres majuscules (A, B) différentes signifient que les valeurs entre variétés sont significativement différentes. Au sein des variétés, les lettres minuscules (a, b, c) différentes signifient que les valeurs pour les régimes hydriques correspondant sont significativement différentes. L'absence d'astérisque (*) au-dessus des histogrammes signifie qu'il n'y a eu pas de différence significative entre les traitements M et NM. Le tableau reprend les effets des facteurs régime et mycorrhization et de leur interaction sur la taille des plantes de blé à la récolte, et ce pour chaque variété ; ainsi que le pourcentage des effets dus aux facteurs aléatoires.

5.2.3. Évolution de la taille des plantes pendant le stress hydrique

De manière générale, l'évolution de la taille depuis le début du stress hydrique a varié entre 4% (El4x_252 NM à 25% de la CC) et 79% (El4x_252 M à 100% de la CC) (Tableau 11). Grâce au modèle complet (Tableau 10), suivi d'un test HSD-Tukey sur le facteur variété (autres facteurs confondus), il a pu être montré que cette évolution était significativement inférieure chez Furio_camillo par rapport aux trois autres variétés. En outre, l'influence du régime hydrique et de la mycorrhization sur ce paramètre a évolué différemment au sein des variétés.

Chez la variété Astérix, quelle que soit la présence ou l'absence du CMA, l'évolution de la taille des plantes à 25% de la CC était significativement inférieure à celle des deux autres régimes hydriques. Aucun effet du CMA n'a été observé au sein des régimes hydriques.

L'évolution de la taille des plantes pendant le stress hydrique chez la variété Balsamo n'a pas été influencée significativement par le régime hydrique et la mycorrhization.

Tous régimes confondus, il y a eu une évolution significativement supérieure de la taille des plantes M par rapport aux plantes NM chez El4x_252 pendant le stress hydrique. Le régime hydrique a également eu un effet hautement significatif sur cette évolution (100% > 50% > 25%). En outre, l'interaction régime*mycorrhization était significative. Cela signifie que l'évolution de la taille des

plantes a été impactée différemment par le stress hydrique selon la présence ou l'absence du CMA et *vice-versa*. Cependant, l'analyse post-hoc n'a pas permis de discriminer les moyennes significativement différentes.

Enfin, ce paramètre était significativement supérieur chez les plantes à 100% de la CC par rapport aux deux autres régimes chez Furio_camillo.

Tableau 11 – Évolution (%) de la taille des quatre variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x, Furio_camillo) pendant les 28 jours de stress hydrique et en fonction du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) et de la mycorhization (M et NM).

Traitement	Astérix A	Balsamo A	El4x_252 A	Furio_camillo B
M	42 ± 22,8	31,9 ± 21	50,4 ± 34,5 *	25 ± 23,2
NM	31,4 ± 15,8	38 ± 22,6	26 ± 26 *	17 ± 25,8
100%	53,4 ± 24,4 a	42,1 ± 22,4	70 ± 30 a	41,1 ± 29,6 a
50%	40,5 ± 11,2 a	37,3 ± 23,1	46,3 ± 22 b	16,4 ± 16,7 b
25%	21,4 ± 11,8 b	26,2 ± 18,3	8,1 ± 8,3 c	9,5 ± 8,6 b
100%-M	60,4 ± 29	35 ± 24,8	78,9 ± 28,8	46,2 ± 23,5
100%-NM	41,2 ± 1,8	49,1 ± 19,3	46,2 ± 20,8	30,7 ± 41,4
50%-M	40,9 ± 10,4	31,2 ± 21,3	50,8 ± 21,2	15,5 ± 17,4
50%-NM	39,6 ± 14,4	43,4 ± 25,2	40,1 ± 23,9	19,1 ± 17,7
25%-M	24,7 ± 10,7	28,2 ± 19,7	12,2 ± 2,7	12,8 ± 9,9
25%-NM	16,9 ± 12,9	25,3 ± 18,8	3,9 ± 10,1	4,9 ± 3,7
Effets (p-valeur)				
Régime	< 0,001	0,1272	< 0,0001	< 0,0001
Mycorhization	0,1063	0,3985	0,0199	0,2367
Régime*Mycorhization	0,5199	0,6307	0,0375	0,6438
Table[bloc] (% du total)	7,1	27,1	75,3	0

L'évolution (%) de la taille des plantes pendant le stress hydrique a été calculée comme suit : ((taille récolte – taille avant stress) / taille avant stress) x 100. Les valeurs représentent la moyenne ± écart-type de chaque régime hydrique. Les valeurs suivies d'une lettre différente sont significativement différentes ($p \leq 0,05$), selon le test HSD-Tukey, à la suite du modèle GLM ($p \leq 0,05$) à deux facteurs fixes concernant les différences entre régime hydrique et mycorhization et à trois facteurs fixes concernant les différences entre variétés (modèle complet). L'absence de lettre signifie que, pour chaque facteur, les différents niveaux ne sont pas significativement différents. Les différences entre les niveaux des facteurs variété, régime et mycorhization sont symbolisées par des lettres majuscules (A, B), des lettres minuscules (a, b, c) et des astérisques (*) respectivement. Les effets des différents facteurs et de leur interaction ainsi que les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires sont également repris dans le tableau.

5.2.4. Poids sec aérien total

De manière générale, le PSA (feuilles et épi) à la récolte était compris entre 0,17 g (Astérix NM à 25% de la CC) et 0,48 g (Furio_camillo NM à 100% de la CC) (Figure 24). En outre, à partir du modèle complet (Tableau 10), suivi d'un test HSD-Tukey sur le facteur variété (autres facteurs confondus), il a pu être montré qu'il n'y a pas eu d'effet de la variété sur ce paramètre ($p = 0,1908$).

Chez la variété Astérix, le PSA des plantes à 25% de la CC était significativement inférieur à celui des deux autres régimes. Aucun effet de la mycorhization sur ce paramètre n'a été constaté.

Les plantes à 25% de la CC chez Balsamo avaient un PSA significativement inférieur aux plantes à 100%. Les plantes à 50% de la CC avaient des valeurs intermédiaires non significativement différentes des deux autres régimes hydriques.

De plus, le régime hydrique a eu un effet hautement significatif sur le PSA chez El4x_252 (100% > 50% > 25%).

En outre, le PSA des plantes à 25% de la CC a été significativement inférieur à celui des deux autres régimes chez Furio_camillo. Grâce aux observations régulières effectuées lors de l'expérience, les plantes de cette variété ont été caractérisées comme des plantes à tallage important et des repousses ont été observées lors de la réhydratation.

Enfin, au sein de chaque variété, aucune interaction régime*mycorhization significative n'a été identifiée.

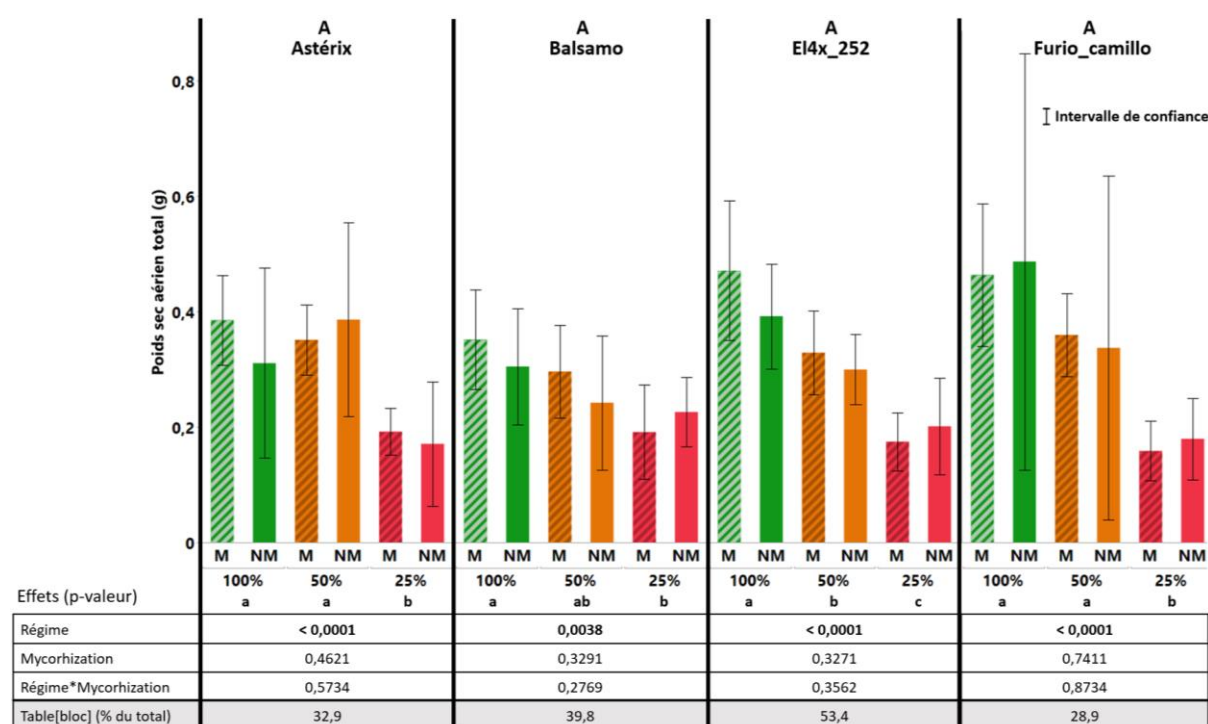


Figure 24 – Poids (g) sec aérien total (épi + feuilles) à la récolte des quatre variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252, Furio_camillo), en fonction du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) et de la mycorhization (M et NM). Le stress hydrique a duré 28 jours et a été suivi d'une période de récupération de 72 heures. Les lettres minuscules (a, b, c) en dessous de chaque régime hydrique symbolisent les comparaisons multiples faites à l'aide du test HSD-Tukey à partir du modèle mixte GLM à deux facteurs fixes ($p \leq 0,05$). La lettre majuscule (A) identique au-dessus de chaque variété signifie qu'il n'y a pas eu de différence significative entre variétés, selon le test HSD-Tukey à partir du modèle complet à trois facteurs fixes ($p \leq 0,05$). Le tableau représente les effets des facteurs et de leur interaction ainsi que les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires.

5.2.5. Poids de l'épi par rapport au poids total de la partie aérienne de la plante

Le poids de l'épi par rapport au poids total de la partie aérienne est exprimé ici en %. De manière générale, ce % a varié entre 37% (Balsamo M à 100% de la CC) et 0% (pas d'épi chez les plantes de la variété Furio_camillo à 25% de la CC) (Tableau 12). Un test HSD-Tukey sur l'effet variété à partir du modèle complet (Tableau 10) a permis d'identifier qu'Astérix et Balsamo se composaient de plantes ayant ce % significativement supérieur à El4x_252 et Furio_camillo. Ce paramètre est également significativement supérieur chez Balsamo par rapport à Astérix (Tableau 12).

Concernant la variété Astérix, ce % était significativement inférieur chez les plantes à 25% de la CC par rapport aux deux autres régimes hydriques. Aucun effet de la mycorhization n'a été observé.

Tous régimes hydriques confondus, cette valeur était significativement supérieure chez les plantes M par rapport aux plantes NM chez Balsamo. Cette différence significative a également été retrouvée au sein du régime à 100% de la CC. Le test HSD-Tukey effectué pour identifier une différence entre les plantes M et NM du régime à 25% de la CC des plantes Balsamo donne une p-valeur égale à 0,0844. De plus, les plantes à 100% de la CC avaient des valeurs plus élevées par rapport aux deux autres régimes hydriques.

En outre, ce paramètre était significativement plus élevé chez les plantes à 50% de la CC de la variété El4x_252 par rapport aux plantes à 25% de la CC. Les plantes à 100% présentaient des données intermédiaires non significativement différentes des deux autres régimes hydriques. Aucun effet de la mycorhization n'a été observé.

Concernant la variété Furio_camillo, l'ensemble des plantes arrosées à 25% de la CC n'ont pas donné d'épi ; ce qui se traduit par une différence significative de ce régime par rapport aux deux autres régimes.

Tableau 12 – Pourcentages (%) de l'épi sur le poids sec aérien total (PSA) à la récolte des quatre variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252, Furio_camillo), en fonction du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) et de la mycorhization (M et NM). Le stress hydrique a duré 28 jours et a été suivi d'une période de récupération de 72 heures.

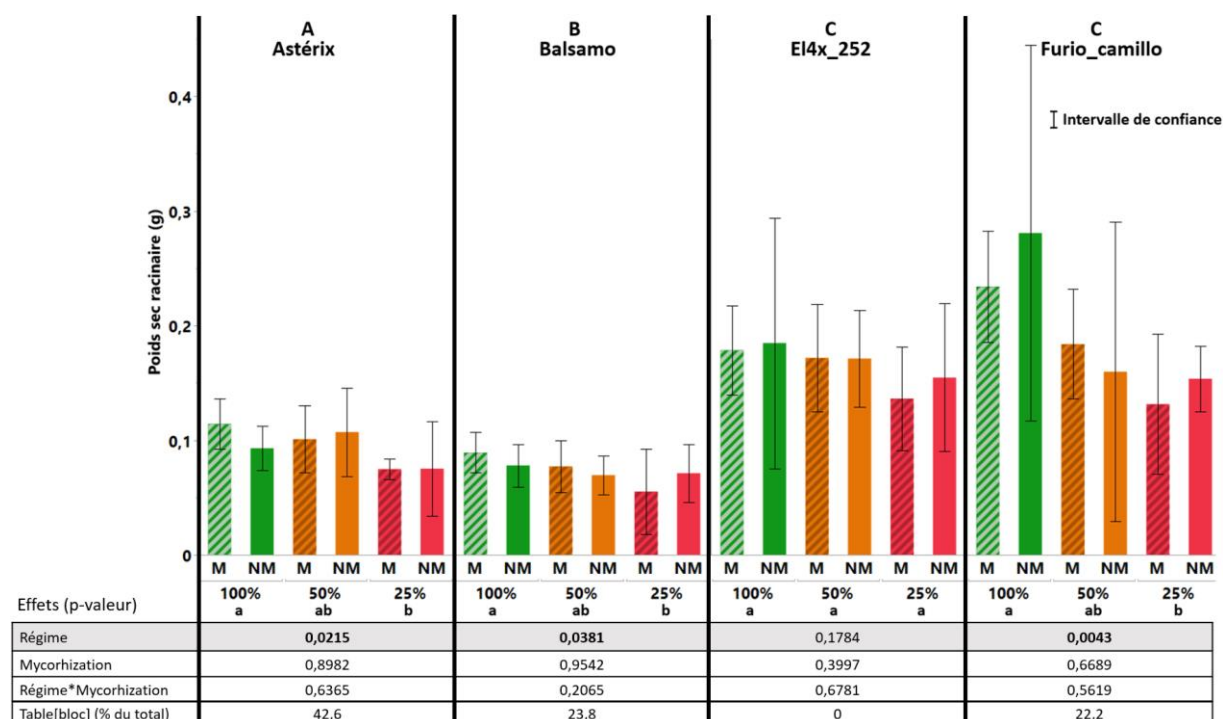
Traitement	Astérix A	Balsamo B	El4x_252 C	Furio_camillo C
M	25,1 ± 10,2	33,7 ± 9,7 *	14,1 ± 11,4	5 ± 9,6
NM	17,6 ± 11,3	20,3 ± 8,3 *	6 ± 7,7	4,9 ± 9,1
100%	26,8 ± 8,2 a	31,2 ± 8,7 a	14 ± 11,4 ab	4,3 ± 7,8 a
50%	26,2 ± 7,6 a	25,9 ± 11 b	16,1 ± 10 a	10,7 ± 12,4 a
25%	14,3 ± 12,4 b	21,8 ± 12,1 b	2,7 ± 5,1 b	0 ± 0 b
100%-M	28,4 ± 9	37,5 ± 8,1 *	17 ± 10,7	4,1 ± 7,6
100%-NM	24 ± 7,1	24,8 ± 2,4 *	6,2 ± 10,7	4,7 ± 9,4
50%-M	28,3 ± 7,5	31,2 ± 13,2	20,1 ± 10,2	9,8 ± 12,9
50%-NM	22,1 ± 7	20,5 ± 4,9	10,4 ± 7,1	13,3 ± 12,6
25%-M	18,1 ± 11,7	31,8 ± 4,4	3,2 ± 5,2	0 ± 0
25%-NM	9 ± 12,4	16,8 ± 11,6	2,2 ± 5,3	0 ± 0
Effets (p-valeur)				
Régime	0,0005	0,0292	0,0068	0,0049
Mycorhization	0,2260	< 0,0001	0,0542	0,7201
Régime*Mycorhization	0,8402	0,6533	0,4347	0,7492
Table[bloc] (% du total)	59,6	0	41,7	0

Les valeurs représentent les moyennes ± écarts-types des différents traitements. Les valeurs suivies d'une lettre différente sont significativement différentes ($p \leq 0,05$), selon le test HSD-Tukey, à la suite du modèle mixte GLM ($p \leq 0,05$) à deux facteurs fixes concernant les différences entre régime hydrique et mycorhization et à trois facteurs fixes concernant les différences entre variétés (modèle complet). L'absence de lettre signifie que, pour chaque facteur, les différents niveaux ne sont pas significativement différents. Les différences entre les niveaux des facteurs variété, régime et mycorhization sont symbolisées par des lettres majuscules (A, B), des lettres minuscules (a, b, c) et des astérisques (*) respectivement. Le tableau reprend également les effets des différents facteurs, de leur interaction et les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires.

5.2.6. Poids sec racinaire

Comme le montre la Figure 25, la biomasse racinaire a fortement varié en fonction des variétés : entre 0,06 g (Balsamo M à 25% de la CC) et 0,28 g (Furio_camillo NM à 100% de la CC). De plus, grâce au modèle complet (Tableau 10), suivi d'un test HSD-Tukey sur le facteur variété, il a pu être montré que le PSR des variétés Furio_camillo et El4x_252 était significativement plus élevé que celui des variétés Astérix et Balsamo, quel que soit le régime hydrique ou l'état de mycorhization appliqués. Ce paramètre était également significativement plus élevé pour Astérix par rapport à Balsamo.

En outre, l'influence du régime hydrique et de la mycorhization sur ce paramètre a évolué différemment au sein des variétés. Chez Astérix, Balsamo et Furio_camillo, quelle que soit la présence ou l'absence de mycorhization, le PSR des plantes à 100% de la CC était significativement supérieur à celui des plantes à 25% de la CC. Le PSR des plantes à 50% de la CC présente des valeurs intermédiaires aux deux autres régimes hydriques. Chez El4x_252, aucun effet significatif du régime hydrique n'a été observé sur le PSR à la récolte.



5.2.7. Ratio entre le poids sec racinaire et le poids sec aérien

Comme le montre la Figure 26, le ratio PSR/PSA était compris entre 0,26 (Balsamo M à 100% de la CC) et 0,93 (Furio-camillo NM à 25% de la CC). De plus, grâce au modèle complet (Tableau 10), suivi d'un test HSD-Tukey sur le facteur variété, il a pu être montré que ce rapport était significativement supérieur chez les variétés El4x_252 et Furio_camillo par rapport aux deux autres variétés.

Pour les variétés Astérix et Furio_camillo, le PSR/PSA des plantes à 25% de la CC était significativement supérieur par rapport aux deux autres régimes hydriques. L'effet du régime hydrique sur ce ratio était hautement significatif ($100\% < 50\% < 25\%$) chez El4x_252. Aucun effet du régime hydrique n'a été observé chez Balsamo.

Enfin, au sein de chaque variété, aucune différence significative entre les plantes M et NM d'un même régime n'a été identifiée, et aucune interaction significative entre les facteurs régime*mycorhization n'a été observée.

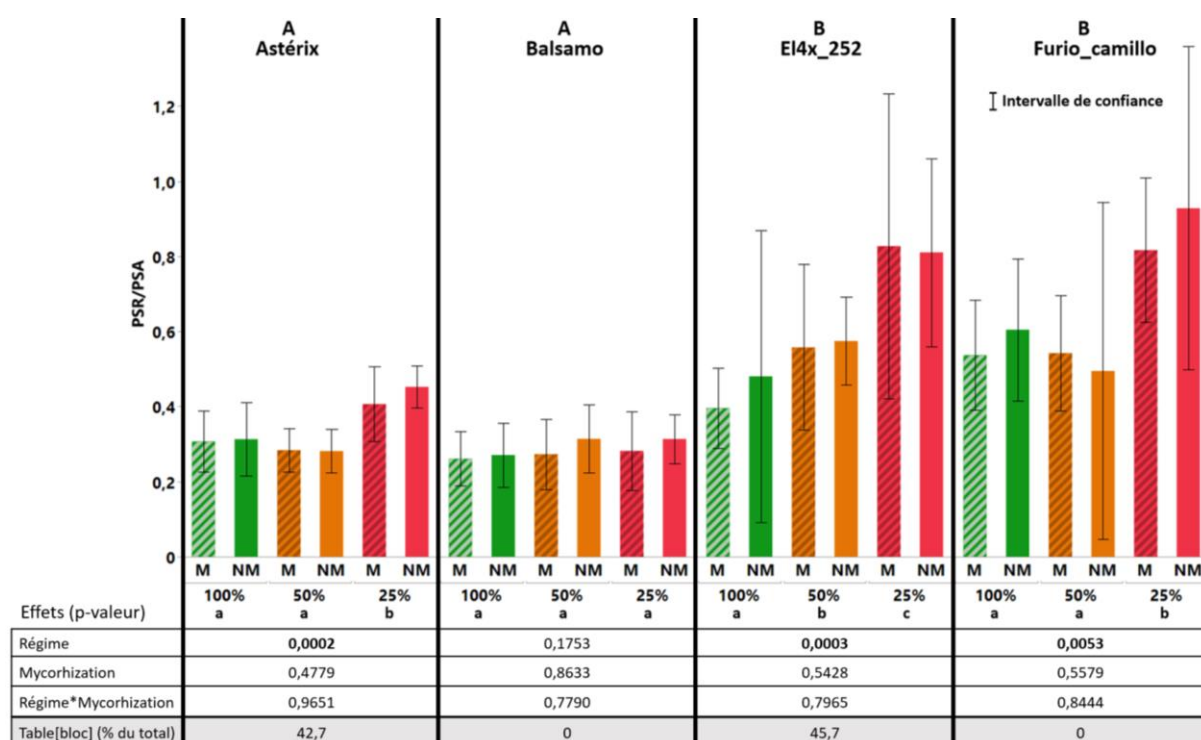


Figure 26 – Ratio entre le poids sec racinaire et le poids sec aérien (PSR/PSA) à la récolte des différentes variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252, Furio_camillo), en fonction du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) et de la mycorhization (M et NM). Le stress hydrique a duré 28 jours et a été suivi d'une période de récupération de 72 heures. Les différences entre les niveaux des facteurs variété et régime hydrique sont symbolisées par les lettres majuscules (A, B, C) et minuscules (a, b, c) respectivement. Ces comparaisons ont été réalisées à l'aide du test HSD-Tukey à partir du modèle mixte GLM ($p \leq 0,05$) à trois facteurs concernant les différences entre variétés (modèle complet) et deux facteurs concernant le régime hydrique. Le tableau reprend les effets des facteurs et de leur interaction ainsi que les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires.

5.3. Paramètres physiologiques

5.3.1. Photosynthèse

La photosynthèse a été évaluée sur la feuille la plus développée de chaque plante ; et ce à trois périodes différentes : avant d'imposer le stress hydrique, soit 14 jours après le transfert en pot (T0), après le stress hydrique de 28 jours (T1) et après la période de réhydratation de 72 heures qui a suivi la période de stress (T2). Les valeurs retenues sont le taux net d'assimilation de CO₂ (A), la conductance stomatique (g_s), le flux de transpiration (E) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i). Les effets des différents facteurs et leurs interactions ont été évalués pour chaque temps séparément.

5.3.1.1. Avant le stress hydrique (T0)

Avant d'imposer le stress hydrique, les plantes de blé se différenciaient seulement par deux facteurs : la variété et la mycorhization. C'est pourquoi ce sont ces deux effets qui ont été testés dans le modèle (Tableau 13).

Tout d'abord, ce modèle indique que le CMA a eu un effet significatif sur tous les paramètres testés. En effet, toutes variétés confondues, les plantes M avaient des A, E et g_s significativement plus élevés que les plantes NM (p = 0,0133 ; 0,0002 ; 0,0007 respectivement). A contrario, ce sont les plantes NM qui avaient des valeurs significativement plus élevées (p = 0,0069) pour l'EUE_i. En outre, il y a eu également un effet de la variété sur EUE_i. Ce paramètre était significativement inférieur pour Astérix par rapport à Balsamo et El4x_252 (p = 0,0439 ; 0,0498 respectivement), plantes M et NM confondues. De plus, le paramètre g_s était significativement supérieur (p = 0,0441) chez Astérix par rapport à El4x_242, bien que l'effet variété sur ce paramètre n'était pas significatif. L'interaction variété*mycorhization n'a été significative pour aucun des paramètres ; ce qui signifie que l'effet du CMA ne dépend pas de la variété et *vice-versa*.

Tableau 13 – Effets des différents facteurs (variété et mycorhization) sur le taux net d'assimilation de CO₂ (A) (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), le flux de transpiration (E) (mmol m⁻² s⁻¹), la conductance stomatique (g_s) (mmol H₂O m⁻² s⁻¹) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) (μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O) des plantes de blé 14 jours après le transfert en pot.

Effets (p-valeur)	A (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	E (mmol m ⁻² s ⁻¹)	g _s (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	EUE _i (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)
Variété	0,5643	0,1622	0,0733	0,0302
Mycorhization	0,0133	0,0002	0,0007	0,0069
Variété*Mycorhization	0,8821	0,8880	0,8268	0,7986
Table[bloc] (% du total)	34,8	15,8	28,3	44,1

Les effets des facteurs variété, mycorhization et de leur interaction ainsi que les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires ont été testés grâce à un modèle mixte GLM (p ≤ 0,05)

En s'intéressant de plus près à l'effet de la mycorhization pour chaque variété de blé sur les paramètres de la photosynthèse (Tableau 14), il a été identifié que pour Astérix et El4x_252, le paramètre g_s était significativement plus élevé chez les plantes M. Le paramètre E était également plus élevé chez les plantes M de la variété El4x_252. Enfin, l'EUE_i était plus élevée chez les plantes NM pour toutes les variétés, excepté Furio_camillo. Chez Furio_camillo, aucune différence significative entre les plantes M et NM n'a été observée sur aucun des paramètres.

Tableau 14 – Effets du CMA *R. irregularis* MUCL 49556 sur le taux net d'assimilation de CO₂ (A) (μmol CO₂ m⁻²s⁻¹), le flux de transpiration (E) (mmol m⁻²s⁻¹), la conductance stomatique (g_s) (mmol H₂O m⁻²s⁻¹) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) (μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O) des quatre variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo) avant d'imposer le stress hydrique, soit 14 jours après le transfert.

Traitement	A (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	E (mmol m ⁻² s ⁻¹)	g _s (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	EUE _i (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)
Astérix				
M	8 ± 2,34	4,12 ± 0,96	215,3 ± 75,2 *	2 ± 0,55 *
NM	7,81 ± 1,74	3,58 ± 0,91	160,9 ± 61,6 *	2,3 ± 0,69 *
Effets (p-valeur)	0,2916	0,0782	0,0042	0,0257
Table[bloc] (% du total)	69,3	16,4	68,6	57,5
Balsamo				
M	8,74 ± 2,77	3,96 ± 1,29	209,9 ± 101,8	2,34 ± 0,74 *
NM	7,42 ± 2,53	3,13 ± 1,42	148,2 ± 64,1	2,73 ± 1,08 *
Effets (p-valeur)	0,1605	0,0516	0,0615	0,0204
Table[bloc] (% du total)	0	27,6	26,3	75
El4x_252				
M	8,25 ± 2,32	3,73 ± 1,1 *	170,1 ± 57,4 *	2,36 ± 0,78 *
NM	6,96 ± 1,94	2,65 ± 0,97 *	120,2 ± 48,2 *	2,83 ± 0,9 *
Effets (p-valeur)	0,1361	0,01	0,0140	0,0349
Table[bloc] (% du total)	25	8,3	22,9	65,7
Furio_camillo				
M	8,13 ± 2,41	3,97 ± 1,4	176 ± 73,5	2,24 ± 0,77
NM	7,51 ± 2,05	3,16 ± 1,03	158 ± 69,3	2,61 ± 0,96
Effets (p-valeur)	0,5018	0,3623	0,6529	0,9022
Table[bloc] (% du total)	45,6	44,1	67,5	50,4

Les données représentent les moyennes ± écarts-types des paramètres A, E, g_s et EUE_i des quatre variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo) en fonction de la mycorhization (M et NM). Les données suivies d'un astérisque (*) sont significativement différentes (p ≤ 0,05), grâce à un test HSD-Tukey depuis le modèle mixte GLM. Les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires sont indiqués.

5.3.1.2. Après le stress hydrique (T1)

En T1, le facteur régime hydrique a été ajouté au modèle car les plantes ont été traitées sous trois régimes hydriques différents pendant 28 jours : arrosage à 100%, à 50% et à 25% de la CC. La mesure a été prise après ces 28 jours de stress.

Tout d'abord, un effet significatif de la variété a été observé concernant les paramètres g_s et EUE_i. À partir du modèle complet (Tableau 15), suivi d'un test HSD-Tukey sur le facteur variété (autres facteurs confondus), il a pu être montré que les plantes de la variété Balsamo ont eu des valeurs de g_s significativement plus faibles par rapport à El4x_252 (p = 0,0279). De plus, le modèle complet montre que le régime hydrique a eu un effet significatif sur tous les paramètres mesurés de l'ensemble des plantes de blé. Ce modèle indique également une interaction variété*régime significative concernant EUE_i signifiant que l'effet du régime sur EUE_i est dépendant des variétés et *vice-versa*. En outre, un effet de la mycorhization a également été identifié pour le paramètre EUE_i. En effet, pour toutes les variétés et régimes confondus, les plantes M avaient une EUE_i plus élevée que les NM.

Tableau 15 – Effets des différents facteurs (variété, régime hydrique et mycorhization) sur le taux net d'assimilation de CO₂ (A) (μmol CO₂ m⁻²s⁻¹), le flux de transpiration (E) (mmol m⁻²s⁻¹), la conductance stomatique (g_s) (mmol H₂O m⁻²s⁻¹) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) (μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O) des plantes de blé après un stress hydrique de 28 jours.

Effets (p-valeur)	A (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	E (mmol m ⁻² s ⁻¹)	g _s (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	EUE _i (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)
Variété	0,0821	0,0507	0,0444	< 0,0001
Régime	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
Mycorhization	0,4420	0,1619	0,0743	0,0451
Variété*Régime	0,8031	0,2521	0,3307	0,0007
Variété*Mycorhization	0,4493	0,1660	0,2080	0,5439
Régime *Mycorhization	0,9937	0,1170	0,3528	0,1295
Variété*Régime *Mycorhization	0,5426	0,2781	0,2706	0,5779
Table[bloc] (% du total)	13,2	15,1	23,7	12,9

Les effets des facteurs variété, régime et mycorhization ainsi que de leurs interactions ont été testés grâce à un modèle mixte GLM (p ≤ 0,05). Les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires sont également indiqués dans le tableau.

Le Tableau 16 reprend dès lors les valeurs de chaque paramètre en fonction du régime hydrique, plantes M et NM confondues, et ce pour chaque variété. En effet, aucun effet significatif du facteur mycorhization (p ≤ 0,05) n'a été observé au sein de chaque variété.

Concernant Astérix, les plantes à 100% de la CC avaient un A, E et g_s significativement supérieurs aux plantes à 50% de la CC. En outre, l'EUE_i était significativement supérieure chez les plantes à 50% de la CC par rapport à celles à 25% de la CC.

Chez Balsamo, il n'y a pas eu d'effet du régime sur l'EUE_i. Les plantes à 50% de la CC avaient un E significativement inférieur aux plantes à 100% et significativement supérieur aux plantes à 25% de la CC. Le paramètre g_s était significativement inférieur chez les plantes à 50% de la CC par rapport à celles à 100% de la CC.

L'ensemble des paramètres d'échanges gazeux foliaires chez El4x_252 ont diminué significativement avec le régime hydrique. L'effet du régime hydrique a été observé à chaque niveau pour A et E, à 50% de la CC pour g_s et à 25% de la CC pour EUE_i.

Enfin, il n'y a pas eu d'effet du régime hydrique sur EUE_i chez Furio_camillo. En outre, les paramètres E et g_s ont diminué significativement à chaque niveau de régime hydrique. Les plantes à 50% de la CC avaient un A significativement supérieur aux plantes à 25% de la CC.

Tableau 16 – Effets du régime hydrique sur le taux net d’assimilation de CO₂ (A) (μmol CO₂ m⁻²s⁻¹), le flux de transpiration (E) (mmol m⁻²s⁻¹), la conductance stomatique (g_s) (mmol H₂O m⁻²s⁻¹) et l’efficacité d’utilisation de l’eau instantanée (EUE_i) (μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O) des quatre variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo) après un stress hydrique de 28 jours.

Traitement	A (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	E (mmol m ⁻² s ⁻¹)	g _s (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	EUE _i (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)
Astérix				
100%	6,58 ± 2,68 a	3,38 ± 1,17 a	180,2 ± 52,9 a	2 ± 0,6 a
50%	2,51 ± 1,81 b	0,75 ± 0,5 b	32,5 ± 22,4 b	3,49 ± 1,61 a
25%	-0,08 ± 1,22 b	3 ± 7,1 b	45,6 ± 80,4 b	-0,71 ± 2,68 b
p-valeur(régime)	0,0001	0,0004	< 0,0001	0,0013
Table[bloc] (% du total)	47,4	4,1	5,3	52,1
Balsamo				
100%	6,42 ± 2,22	2,52 ± 0,82 a	136,6 ± 50,4 a	2,66 ± 0,81
50%	3,86 ± 2,9	1,06 ± 0,79 b	50 ± 43,8 b	3,58 ± 1,33
25%	0,37 ± 0,21	0,1 ± 0,06 c	5,5 ± 3,8 b	2,74 ± 1,88
p-valeur(régime)	NA	< 0,0001	< 0,0001	0,8194
Table[bloc] (% du total)	0	45	32,9	0
El4x_252				
100%	7,91 ± 2,94 a	3,89 ± 1,21 a	198,9 ± 54,9 a	2,13 ± 0,81 a
50%	4,91 ± 1,93 b	1,6 ± 1,14 b	76,4 ± 64,3 b	3,78 ± 1,56 a
25%	0,73 ± 0,84 c	0,31 ± 0,29 c	15 ± 14,3 b	-2,12 ± 7,94 b
p-valeur (régime)	< 0,0001	0,0025	0,0022	0,0005
Table[bloc] (% du total)	30,9	67,2	8,6	9,9
Furio_camillo				
100%	7,17 ± 3,15 a	3,38 ± 1,24 a	184,4 ± 67,8 a	2,31 ± 0,95
50%	4,29 ± 2,46 a	1,36 ± 1,33 b	60,8 ± 68,4 b	4,69 ± 3,35
25%	0,67 ± 1,16 b	0,18 ± 0,06 c	7,9 ± 3,4 c	3,23 ± 6,62
p-valeur (régime)	0,0004	< 0,0001	< 0,0001	0,2484
Table[bloc] (% du total)	18,2	29,8	40,6	0

Les données représentent les moyennes ± écarts-types des paramètres A, E, g_s et EUE_i des différentes variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo) en fonction du régime hydrique (100%, 50%, 25% de la CC). Les données suivies d’une lettre minuscule (a, b, c) sont significativement différentes (p ≤ 0,05), grâce à un test HSD-Tukey depuis le modèle mixte GLM à un facteur. Le tableau représente également les effets du facteur régime hydrique ainsi que les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires.

5.3.1.3. Après récupération (T2)

Les paramètres de la photosynthèse ont également été mesurés juste avant la récolte, soit après 72 heures de réhydratation.

En considérant le modèle complet (Tableau 17), l’effet variété a été significatif pour l’ensemble des paramètres. Il est donc intéressant de directement regarder le comportement de chaque facteur (régime et mycorhization) sur les paramètres photosynthétiques pour chaque variété prise indépendamment. Ce modèle complet permet également d’identifier un effet significatif de l’interaction variété*mycorhization et de la triple interaction variété*régime*mycorhization pour le paramètre EUE_i. L’effet du CMA sur EUE_i est donc dépendant des variétés et du régime hydrique.

Tableau 17 – Effets des trois facteurs (variété, régime et mycorhization) sur le taux net d'assimilation de CO₂ (A) (μmol CO₂ m⁻²s⁻¹), le flux de transpiration (E) (mmol m⁻²s⁻¹), la conductance stomatique (g_s) (mmol H₂O m⁻²s⁻¹) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) (μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O) après une période de réhydratation de 72 heures.

Effets (p-valeur)	A (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	E (mmol m ⁻² s ⁻¹)	g _s (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	EUE _i (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)
Variété	0,0002	< 0,0001	0,0003	0,0191
Régime	< 0,0001	0,2019	0,1172	< 0,0001
Mycorhization	0,8126	0,6815	0,5145	0,6941
Variété*Régime	0,6051	0,5193	0,0670	0,0182
Variété*Mycorhization	0,0276	0,6069	0,2515	0,0022
Régime*Mycorhization	0,7586	0,5849	0,9969	0,8320
Variété*Régime*Mycorhization	0,0619	0,7203	0,7202	0,0006
Table[bloc] (% du total)	54,5	63,7	37,9	25,4

Le tableau représente les effets des facteurs et de leur interaction ainsi que les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires.

Pour la variété Astérix (Tableau 18), les paramètres A, g_s et EUE_i étaient significativement plus élevés chez les plantes M par rapport aux plantes NM, tous régimes hydriques confondus. Pour ces mêmes paramètres, les plantes à 25% de la CC ont eu des valeurs significativement inférieures (p = 0,0356 ; 0,0039 ; 0,0165 pour A, g_s et EUE_i respectivement) aux plantes à 100% de la CC. De plus, l'EUE_i des plantes M à 25% de la CC était significativement plus élevée (p = 0,0053) par rapport aux plantes NM.

Tableau 18 – Effets du CMA *R. irregularis* MUCL 49556 et du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) sur le taux net d'assimilation de CO₂ (A) (μmol CO₂ m⁻²s⁻¹), le flux de transpiration (E) (mmol m⁻²s⁻¹), la conductance stomatique (g_s) (mmol H₂O m⁻²s⁻¹) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) (μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O) des plantes de blé de la variété Astérix après une période de récupération de 72 heures.

Astérix				
Traitement	A (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	E (mmol m ⁻² s ⁻¹)	g _s (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	EUE _i (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)
M	1,71 ± 1,08 *	0,6 ± 0,45	87,4 ± 70,5 *	1,73 ± 1,22 *
NM	0,98 ± 1,75 *	0,56 ± 0,46	66,4 ± 73,1 *	0,15 ± 3,73 *
100%	1,7 ± 1,16 a	0,69 ± 0,43	113 ± 79 a	1,61 ± 1,22 a
50%	1,65 ± 1,3 ab	0,53 ± 0,51	74,4 ± 67,8 b	1,53 ± 1,39 a
25%	0,63 ± 1,71 b	0,52 ± 0,37	31,5 ± 13,6 b	-0,29 ± 4,8 b
100%-M	1,42 ± 0,71	0,6 ± 0,43	112,6 ± 73	1,4 ± 1,07
100%-NM	2,19 ± 1,74	0,86 ± 0,44	113,6 ± 101	1,99 ± 1,54
50%-M	2,06 ± 1,4	0,55 ± 0,58	91,2 ± 77,2	1,86 ± 1,59
50%-NM	0,82 ± 0,52	0,48 ± 0,44	40,8 ± 26,5	0,87 ± 0,57
25%-M	1,53 ± 0,9	0,71 ± 0,26	35,6 ± 13	2,03 ± 0,6 *
25%-NM	-1,15 ± 1,63	0,13 ± 0,14	23,2 ± 14,5	-4,95 ± 7 *
Effets (p-valeur)				
Régime hydrique	0,0440	0,0717	0,0047	0,0155
Mycorhization	0,0348	0,2582	0,0551	0,0057
Régime*Mycorhization	0,0123	0,0610	0,0514	0,0052
Table[bloc] (% du total)	55,5	60,1	82,8	20,3

Les valeurs représentent les moyennes ± écarts-types des différents traitements. Les différences entre les niveaux M et NM tous régimes confondus et au sein de chaque régime sont symbolisées par des astérisques (*). Les différences entre les différents niveaux du régime hydrique sont symbolisées par les lettres majuscules minuscules (a, b, c). Ces différences ont été testées à partir du modèle mixte GLM à l'aide d'un test HSD-Tukey (p ≤ 0,05). En cas d'absence de lettres, cela signifie que, pour chaque facteur, les différents niveaux ne sont pas significativement différents (p ≤ 0,05). Le tableau reprend également les effets des différents facteurs, de leur interaction et les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires.

Concernant la variété Balsamo (Tableau 19), l'interaction régime*mycorhization était significative pour A et EUE_i ; ce qui signifie que l'effet du CMA dépend du régime hydrique et *vice-versa*. En effet,

les valeurs des plantes M à 25% de la CC étaient significativement inférieures ($p = 0,0006$) aux plantes NM, alors qu'elles sont restées identiques à 100% et 50% de la CC. En outre, il est intéressant de remarquer que pour cette variété, les plantes à 25% de la CC ne font plus la photosynthèse mais transpirent (valeurs négatives).

La variété El4x_252 n'a montré aucune différence significative entre les plantes M et NM. De plus, le régime hydrique n'a été que faiblement marqué (significatif pour le paramètre A seulement : $p = 0,0446$).

Enfin, aucun facteur ou interaction n'a été identifié chez la variété Furio_camillo. Dès lors, les tableaux concernant les variétés El4x_252 et Furio_camillo sont repris en Annexe 2 car il semblait moins pertinent de les présenter ici.

Tableau 19 – Effets du CMA *R. irregularis* MUCL 49556 et du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) sur le taux net d'assimilation de CO_2 (A) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), le flux de transpiration (E) ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), la conductance stomatique (g_s) ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) des plantes de blé de la variété Balsamo après une période de récupération de 72 heures.

Balsamo				
Traitement	A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	g_s ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	EUE_i ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$)
M	$0,9 \pm 2,44 *$	$0,41 \pm 0,33$	$99,2 \pm 83,2$	$0,09 \pm 4,11 *$
NM	$0,69 \pm 1,34 *$	$0,45 \pm 0,44$	$45,5 \pm 52,6$	$0,55 \pm 1,82 *$
100%	$1,54 \pm 1,06 \text{ a}$	$0,4 \pm 0,24$	$77,7 \pm 71,7$	$1,57 \pm 0,97 \text{ a}$
50%	$1,28 \pm 1,75 \text{ a}$	$0,42 \pm 0,46$	$86,7 \pm 87,1$	$1,19 \pm 1,64 \text{ a}$
25%	$-1,22 \pm 1,97 \text{ b}$	$0,49 \pm 0,47$	$29,7 \pm 22,2$	$-2,89 \pm 4,46 \text{ b}$
100%-M	$2,11 \pm 0,92$	$0,4 \pm 0,27$	$106,4 \pm 86,3$	$1,81 \pm 0,72$
100%-NM	$0,85 \pm 0,8$	$0,41 \pm 0,23$	$43,3 \pm 28,9$	$1,27 \pm 1,22$
50%-M	$1,34 \pm 1,67$	$0,37 \pm 0,43$	$117,7 \pm 92,7$	$1,44 \pm 0,85$
50%-NM	$1,21 \pm 1,98$	$0,47 \pm 0,52$	$61 \pm 80,8$	$0,98 \pm 2,17$
25%-M	$-4,04 \pm 0,82 *$	$0,54 \pm 0,22$	$31,4 \pm 12,1$	$-8,44 \pm 4,9 *$
25%-NM	$-0,086 \pm 0,19 *$	$0,47 \pm 0,56$	$29,1 \pm 26,4$	$-0,67 \pm 1,51 *$
Effets (p-valeur)				
Régime	< 0,0001	0,2836	0,2989	< 0,0001
Mycorhization	0,0426	0,9347	0,1196	0,0046
Régime*Mycorhization	0,0049	0,7352	0,7775	0,0005
Table[bloc] (% du total)	53,1	65,3	10,3	10,6

Les valeurs représentent les moyennes $\pm$ écarts-types des différents traitements. Les différences entre les niveaux M et NM tous régimes confondus et au sein de chaque régime sont symbolisées par des astérisques (*). Les différences entre les différents niveaux du régime hydrique sont symbolisées par les lettres majuscules minuscules (a, b, c). Ces différences ont été testées à partir du modèle mixte GLM à l'aide d'un test HSD-Tukey ($p \leq 0,05$). En cas d'absence de lettres, cela signifie que, pour chaque facteur, les différents niveaux ne sont pas significativement différents ($p \leq 0,05$). Le tableau reprend également les effets des différents facteurs, de leur interaction et les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires.

5.3.2. Potentiel hydrique

Le potentiel hydrique (en bar) a été mesuré après le stress hydrique de 28 jours (T1) et après la période de réhydratation qui a duré 72 heures (T2). La Figure 27 montre la différence de ψ ($\Delta\psi$) avant et après la période de récupération calculée de la manière suivante : ψ après récupération – ψ avant récupération. De la sorte, si une valeur se trouve au-dessus de la barre des zéros sur la figure, cela signifie que le ψ a augmenté grâce à la réhydratation et que la plante a récupéré. Il est important de

rappeler que le ψ est exprimé en valeurs négatives. Un ψ qui augmente signifie qu'il se rapproche de zéro ; un ψ faible correspond à une valeur négative élevée.

En préambule, il est à noter que le nombre d'échantillons par traitement était très variable. Lorsque $n = 0$, cela signifie qu'aucune feuille chlorophyllienne n'a pu être prélevée pour la mesure en T1 et/ou en T2 car la plante était trop stressée et asséchée ; cela s'observe notamment à 25% de la CC chez Astérix (NM) et Balsamo (M et NM).

En outre, chez les plantes NM de la variété Astérix, la $\Delta\psi$ se trouve au-dessus de la barre des zéros ; ce qui signifie que le ψ après réhydratation a augmenté contrairement aux plantes M où le ψ a diminué. Cette constatation n'a pas pu être prouvée statistiquement à cause de l'absence d'échantillon pour le niveau M du facteur mycorhization.

De plus, chez Balsamo aucun des facteurs n'est significatif. Il est également observé que la $\Delta\psi$ chez les plantes à 50% de la CC est négative ce qui signifie que le ψ a diminué après réhydratation.

En revanche, le régime a eu un effet significatif sur la $\Delta\psi$ chez les variétés El4x_252 et Furio_camillo. En effet, ce paramètre était significativement plus élevé chez les plantes à 25% de la CC par rapport aux plantes à 50% de la CC. Cette différence se constate au niveau de ψ avant réhydratation (l'Annexe 3 reprend les moyennes $\pm$ écarts-types du ψ avant (T1) et après réhydratation (T2)). De plus, un effet significatif de la mycorhization a été observé chez Furio_camillo. Cependant, l'analyse post-hoc n'a pas permis de discriminer les moyennes significativement différentes ($p = 0,0885$).

Enfin, il est également intéressant de remarquer que la réhydratation n'a pas toujours permis d'augmenter le potentiel hydrique (valeurs négatives de $\Delta\psi$).

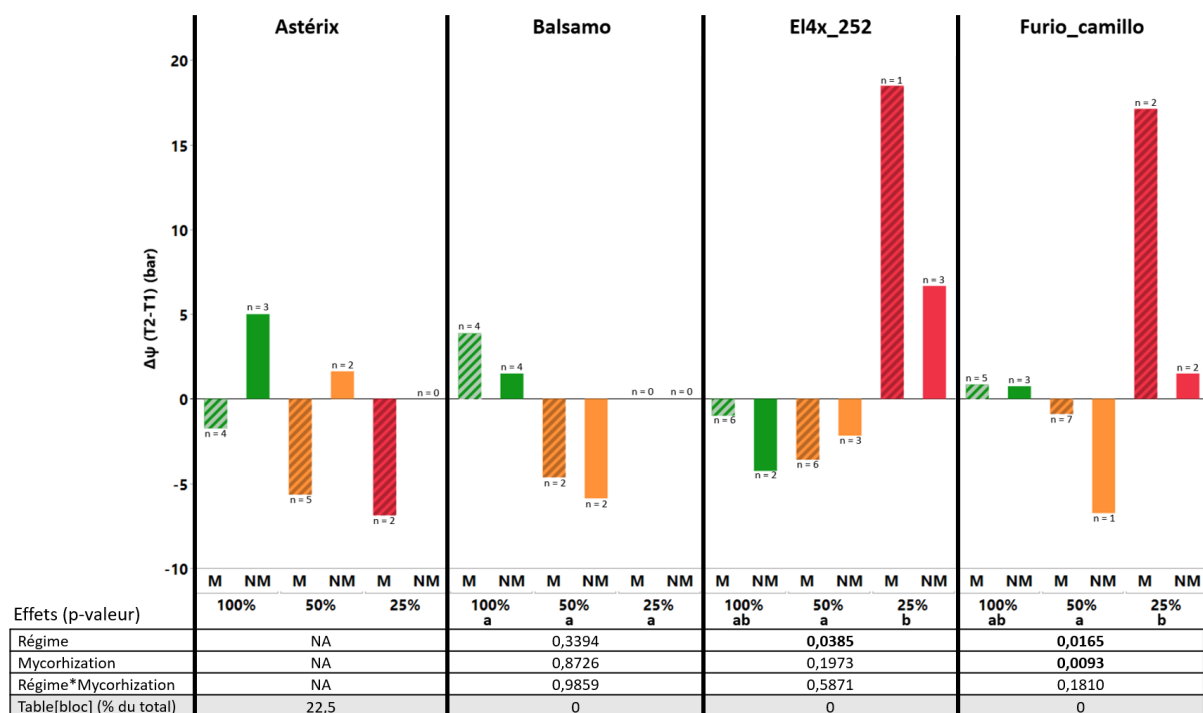


Figure 27 – Différences entre le potentiel hydrique (bar) avant et après récupération (ψ après récupération – ψ avant récupération) après le stress hydrique de 28 jours, pour chaque variété (Astérix, Balsamo, El4x_252, Furio_camillo), et en fonction du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) et de la mycorrhization (M et NM). Les lettres en dessous de chaque régime hydrique symbolisent les comparaisons multiples faites à l'aide du test HSD-Tukey à partir du modèle mixte GLM ($p \leq 0,05$). Le nombre de répétitions par traitement est symbolisé par la lettre « n ». Pour chaque variété, des lettres différentes signifient que les valeurs pour les régimes hydriques correspondant sont significativement différentes ($p \leq 0,05$). Le tableau représente les effets des facteurs et de leur interaction ainsi que les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires. Aucune statistique descriptive n'a pu être réalisée sur Astérix en raison d'une absence d'échantillon pour un niveau de facteur (NM à 25% de la CC). Aucun intervalle n'a pu être indiqué en raison du manque d'échantillons prélevés.

6. Discussion et propositions d'amélioration

L'objectif de ce mémoire était d'évaluer l'effet de l'association mycorhizienne sur la tolérance de quatre génotypes de blé dur à la sécheresse et sur leur capacité de récupération après cette période de stress. Différents paramètres de croissance, de photosynthèse et d'utilisation de l'eau dans la plante ont été mesurés. Les plantes de blé ont été soumises à trois régimes hydriques : la capacité au champ (CC), 50% de la CC et 25% de la CC. Les variétés de blé ont été sélectionnées d'après les résultats obtenus lors d'une expérience menée dans le cadre du projet européen SolACE sur base (1) du pourcentage de colonisation racinaire par le CMA *R. irregularis* MUCL 41833, (2) de leur tolérance à la sécheresse. Selon cette expérience, Astérix et EI4x_252 sont des variétés tolérantes au stress hydrique tandis que Balsamo et Furio_camillo sont sensibles. Toujours dans ce cadre, les % de colonisation obtenus ont varié de 45% (Astérix et Balsamo) à 70% environ (EI4x_252 et Furio_camillo).

Dans le cadre de ce mémoire, la souche de CMA *R. irregularis* MUCL 49556 a été utilisée ; et les résultats sur les % de colonisation et niveaux de tolérance à la sécheresse obtenus ont été différents par rapport à l'expérience du projet SolACE.

6.1. Résultats du prétest concernant le prélèvement du Pi

Les résultats du prétest ont révélé que les plantes arrosées avec de l'eau uniquement (à 25% et à 100% de la CC) ou arrosées à 25% de la CC avec la solution de Hoagland^{low-Pi} ont prélevé deux fois moins de Pi que les plantes arrosées à 100% de la CC avec la solution de Hoagland^{low-Pi}, lors de la phase de récupération. Cela suggère que les plantes semblent perdre leur capacité à prélever le Pi lorsqu'il n'y a pas ou peu d'apport de ce nutriment pendant la phase de stress (soit 28 jours). Contrairement à l'expérience finale, la solution de Hoagland^{low-Pi} n'a pas été concentrée quatre fois plus en Pi pour les plantes à 25% de la CC lors du prétest ; ce qui veut dire que la quantité de Pi y était quatre fois moins élevée que chez les plantes à 100% de la CC.

Pour faire face à une carence en P, les plantes adaptent leur morphologie racinaire afin d'améliorer l'acquisition du Pi présent dans le sol (Richardson *et al.*, 2009; Yuan *et al.*, 2016). Les poils absorbants jouent un rôle considérable dans le prélèvement du Pi (Brewster *et al.*, 1976; Itoh et Barber, 1983; Gahoonia et Nielsen, 1997; Singh Gahoonia *et al.*, 1997). Ainsi, Yuan *et al.* (2016) ont démontré qu'en cas de carence en P, un apport de Pi augmente la longueur et la densité des poils absorbants. C'est pourquoi le prélèvement du Pi plus faible chez les plantes nourries à l'eau ou faiblement à la solution de Hoagland^{low-Pi} pourrait s'expliquer par un développement insuffisant des poils absorbants. Cela suggère que la période de récupération de 72 heures durant laquelle de la solution de Hoagland^{low-Pi} a circulé en continu n'aurait pas suffi à ces plantes pour acquérir une longueur et une densité des poils absorbants permettant de prélever aussi efficacement le Pi que les plantes arrosées à la solution Hoagland^{low-Pi} à 100% de la CC.

Dès lors, l'obtention de ces résultats a permis d'améliorer le protocole en cours d'expérience, puisqu'il a été décidé, lors de l'expérience finale, d'apporter les minéraux (via la solution de Hoagland^{low-Pi}) aux plantes en cours de stress, au lieu de les arroser à l'eau déminéralisée ; ainsi qu'ajuster les concentrations en Pi pour les plantes stressées.

Améliorations expérimentales sur la mesure du prélèvement en Pi

Les résultats préliminaires discutés ci-dessus ne sont représentés que par deux répétitions, ce qui n'a pas permis de conclure statistiquement qu'il y avait une différence significative entre traitements. Dès lors, il serait intéressant d'approfondir ce qui a été observé. Par exemple, l'expérience pourrait être recommencée en utilisant un nombre plus élevé de répétitions (entre 6 et 10) par traitement et en faisant circuler la solution nutritive plusieurs fois au cours de l'expérience (ex : 3 x 72 heures) afin d'analyser après combien de temps la plante peut récupérer cette capacité de prélèvement du Pi. Il serait également intéressant de mesurer l'expression des gènes codant pour les AQP et les transporteurs de Pi, afin de mieux évaluer comment les plantes récupèrent. En effet, les AQPs jouent un rôle primordial dans le transport de l'eau et des nutriments dans la plante (Bárcana *et al.*, 2014). Enfin, étudier comment les plantes de blé adaptent la morphologie de leurs racines et notamment la longueur et densité des poils absorbants en fonction de la concentration en Pi dans le substrat serait également intéressant pour confirmer l'hypothèse énoncée plus haut.

Il est à signaler que contrairement à ce qui était prévu, l'analyse du prélèvement du Pi n'a pas pu être réalisée durant l'expérience finale à cause d'une erreur de manipulation. En effet, la solution de Hoagland ^{low-Pi} ne s'avérait contenir aucune trace de Pi (analyse en T0). Ce constat quoique très décevant, permet d'élaborer quelques conseils pour les scientifiques qui voudraient reconduire cette expérience. Il est en effet nécessaire d'analyser les solutions mères de la solution de Hoagland ^{low-Pi} avant même de démarrer la circulation en système semi-hydroponique pour être certain du contenu en Pi et éviter une perte considérable d'heures de travail. Cette mesure aurait été intéressante car il a été prouvé que le CMA améliore la résistance des plantes face à la sécheresse notamment en améliorant la nutrition phosphatée (Wu et Zou, 2017). Dès lors, si l'expérience avait pu être réalisée, il aurait pu être attendu d'observer une amélioration du prélèvement du Pi chez les plantes mycorhizées par rapport aux plantes non mycorhizées comme l'avait observé Pauline Van Gansberghe (2021) lors de son mémoire sur le blé tendre mené au laboratoire de Mycologie de l'UCLouvain, et précédemment observé par Garcés-Ruiz *et al.* (2017) et Le Pioufle *et al.* (2019) chez le maïs. Un meilleur prélèvement du Pi n'est pas toujours lié à un développement racinaire plus élevé chez les plantes mycorhizées comme l'a constaté Le Pioufle *et al.* (2019), mais peut être lié à une amélioration de l'expression des transporteurs de Pi fongiques (Colpaert *et al.*, 1999). Il aurait pu également être observé que, au sein d'un même régime hydrique, les plantes mycorhizées stressées prélèvent plus rapidement le Pi que les plantes non mycorhizées. Enfin, cette mesure aurait pu montrer des différences entre variétés. En effet, selon (Quiroga *et al.*, 2017), un effet neutre du CMA chez les variétés résistantes et un effet plutôt positif chez les variétés sensibles auraient pu être observés. En revanche, d'autres paramètres morphologiques et physiologiques ont pu être analysés dans ce mémoire.

6.2. Effets du régime hydrique sur la colonisation racinaire du CMA *R. irregularis* MUCL 49556 sur les racines de blé

Les %CT, %CA et %CV des plantes à la CC sont plus faibles (Fiorilli *et al.*, 2022), similaires (Al-Karaki, 1998) ou plus élevés (Singh *et al.*, 2012) par rapport à d'autres études menées sur le blé dur. Ces études n'ont pas utilisé les mêmes variétés de blé dur. En revanche, l'étude menée sur la souche MUCL 41833, sur laquelle se basait cette expérience, a utilisé les mêmes variétés. Pourtant, les pourcentages de colonisation sont également différents concernant El4x_252 et Furio_camillo.

Le %CT mesuré à la récolte n'a pas été impacté par le régime hydrique, et ce, pour l'ensemble des variétés. Ces résultats sont cohérents avec d'autres études menées sur le maïs (Quiroga *et al.*, 2017) et le blé tendre (Bryla et Duniway, 1997), bien que des résultats opposés ont été observés sur le blé dur et tendre (Al-Karaki, 1998; Augé, 2001; Beltrano et Ronco, 2008). Cela suggère que le CMA a été capable de se développer dans le système racinaire des plantes sous les différents régimes hydriques, suggérant une certaine tolérance à la sécheresse. En revanche, le régime hydrique a fortement impacté le %CA chez Balsamo ainsi que le %CV chez les plantes à 25% de la CC par rapport à celles à 50% de la CC chez Furio_camillo. Une diminution du %CA due au stress hydrique a également été observée dans d'autres études menées sur le trèfle et le blé tendre respectivement (Braunberger *et al.*, 1994; Beltrano et Ronco, 2008). Ainsi, Beltrano et Ronco (2008) ont montré que la phase de réhydratation n'a pas permis de rétablir la formation d'arbuscules chez le blé, probablement parce que les arbuscules sont liés aux cellules racinaires et que leur contenu est assimilé par l'hôte plus rapidement en conditions de stress (Kaspari, 1973; Beltrano et Ronco, 2008). Autrement dit, la sécheresse a pu provoquer la réallocation des ressources de la plante au détriment du champignon. En conséquence, le CMA continue à produire des vésicules pour assurer le stockage et la reproduction dans le cas de Balsamo. La diminution significative du %CV chez les plantes à 25% de la CC chez Furio_camillo est cohérente avec les résultats de Le Pioufle et Declerck (2018) et Martínez-García *et al.* (2012). Ces résultats suggèrent que le CMA favorise les échanges avec l'hôte végétal via la production d'arbuscules au détriment de la production de vésicules et ainsi maintient le transfert de l'eau et des nutriments à la plante (Le Pioufle et Declerck, 2018).

Les %CT, %CV et %CA chez les variétés Astérix et El4x_252 n'ont pas été affectés par la sécheresse, contrairement aux autres variétés. Ces différents résultats nous amènent également à remarquer que les différents pourcentages de colonisation n'ont pas été impactés par le stress hydrique à 50% de la CC, à l'exception du %CA chez Balsamo. C'est pourquoi l'impact de la sécheresse sur les structures du CMA a varié dans cette étude en fonction des variétés et de l'intensité du stress, comme l'ont également observé Augé (2001), Zhu *et al.* (2001), Clark *et al.* (2009) et Martínez-García *et al.* (2012).

Améliorations expérimentales sur la mesure du % de colonisation

Contrairement aux résultats obtenus dans le cadre du projet SolACE, aucune de ces variétés ne montre un % de colonisation significativement différent en raison d'une forte variabilité des réponses. Il n'est donc pas possible de classer ces quatre variétés sur une échelle d'intensité de colonisation comme espéré au départ. Il est également important de mettre en évidence que la souche de CMA utilisée dans cette expérience n'est pas la même que celle utilisée dans le cadre du projet SolACE, sur lequel nous nous basons ici (MUCL 41833 SolACE >> MUCL 49556 mémoire). De plus, les conditions de croissance étaient différentes. Il est donc difficile de comparer ces deux expériences.

La variabilité des réponses concernant le % de colonisation est due au fait que certaines plantes n'ont été colonisées que très faiblement par le CMA (< 5%). Plusieurs hypothèses peuvent expliquer la variabilité des pourcentages de colonisation :

- les plantules ont été précolonisées dans deux bacs différents, ce qui a pu rendre la colonisation racinaire hétérogène entre les bacs. Cependant, cette hypothèse peut être rapidement écartée car la colonisation des plantes de maïs évaluée avant le semis du blé était relativement homogène dans les deux bacs (52 et 67%). On aurait pu néanmoins n'utiliser qu'un seul bac de précolonisation, mais cela n'aurait pas pu être possible en pratique en raison du trop grand nombre de plantes de blé nécessaires. Imaginer des bacs plus grands n'aurait

pas spécialement été une bonne alternative non plus car un bac plus grand peut induire plus d'hétérogénéité au sein du même bac.

- l'expérience étant organisée en trois blocs, la promiscuité avec les plantes de maïs mycorhizées n'était peut-être pas homogène pour tous les blocs (Figure 12). Cependant, le système conçu pour faire développer l'inoculum (Figure 11) a été pensé pour éviter ce doute-là.
- l'évaluation de la colonisation avant transfert sur une plantule par bac et par variété montrait déjà une très grande hétérogénéité (de 0 à 76%). L'idéal aurait été d'évaluer la colonisation d'un plus grand nombre de plantules de blé par variété avant le transfert, pour être certain que cette colonisation soit homogène. Cette étape n'était pas faisable dans la pratique à cause du nombre insuffisant de semences à disposition. Pour pallier ce problème, les plantules sont restées deux semaines supplémentaires dans les bacs de précolonisation par rapport à ce qui avait été planifié au départ, pour essayer de diminuer cette hétérogénéité. Néanmoins, comme évoquée précédemment, l'évaluation de la colonisation n'a été réalisée qu'à la récolte en raison d'un nombre insuffisant de plantes.

Dès lors, la piste d'amélioration qui paraît la plus faisable si l'expérience était à refaire est de semer deux fois plus de plantules de blé dans le substrat, ce qui permettrait d'évaluer la colonisation à plusieurs reprises avant transfert ou en tout cas sur un nombre plus élevé de plantules afin d'être certain d'un taux de colonisation suffisant et homogène avant transfert.

De plus, je conseillerais d'éviter d'avoir une expérience avec plusieurs blocs « homogènes » car les conditions climatiques ont empêché en pratique de bien réguler ces conditions, même en serres. Je conseille également de garder la terre de lave pour le transfert en pot. Cela a simplifié le transfert, sans doute augmenté la colonisation racinaire et a limité la perte de plantes liée au stress après transfert.

6.3. Différences morphologiques et physiologiques entre les variétés en conditions normales

Les plantes de la variété Furio_camillo étaient significativement plus petites que les autres variétés. Or, son tallage fort développé permet à cette variété de bien développer sa biomasse aérienne. En effet, aucune différence significative sur le PSA n'a été observée entre les variétés. En outre, Furio_camillo et El4x_252 présentaient une biomasse racinaire significativement plus élevée qu'Astérix et Balsamo, ce qui pourrait être un avantage en conditions de sécheresse. Un système racinaire plus développé favorise la colonisation d'un plus grand volume de sol et rend plus accessible les réserves d'eau présentes dans le substrat (Benlaribi *et al.*, 1990). Le ratio PSR/PSA permet d'identifier quelle partie de la plante a été privilégiée pour l'allocation des ressources. Pour l'ensemble des variétés, le PSA était supérieur au PSR. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Benlaribi *et al.* (1990). Ce ratio était supérieur chez El4x_252 et Furio_camillo ; ce qui signifie que davantage de C a été alloué aux racines chez ces variétés par rapport aux autres variétés, quel que soit le niveau du régime hydrique.

De plus, le pourcentage de l'épi sur le PSA a été calculé afin d'estimer le rendement du grain potentiel qui pourrait être obtenu ; même si le stade auquel ont été prélevées les plantes était trop précoce et que ce paramètre ne reprend pas toutes composantes du rendement du blé (Leterme *et al.*, 1994). Or, il semblerait que la précocité à l'épiaison assure une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau

et *in fine* un meilleur rendement en grains. Cela peut être un critère de sélection afin d'améliorer la résistance du blé au stress hydrique (González *et al.*, 1999). C'est en effet ce qui a été constaté lors de cette expérience, où Balsamo suivi d'Astérix avait un poids de l'épi supérieur et donc potentiellement un meilleur rendement par rapport aux deux autres variétés et c'est également chez ces deux variétés que l'émergence de l'épi a été observée en premier (données non présentées). En revanche, Furio_camillo ne semble pas être intéressante dans un cadre agronomique car l'émergence de l'épi était trop tardive ; et cela s'est traduit par un poids de l'épi et donc un rendement potentiel le plus faible. Néanmoins, la g_s était plus élevée et l'EUE_i plus faible chez Astérix par rapport à El4x_252, en T0 ; ce qui suggère que les plantes de la variété El4x_252 régulent mieux l'ouverture de leurs stomates afin de minimiser la perte d'eau par rapport à Astérix. Ces résultats indiquent que l'hypothèse énoncée plus haut n'est pas toujours vérifiée puisque l'épiaison plus précoce et le poids de l'épi supérieur chez Astérix ne sont pas liés à une EUE_i plus élevée par rapport à El4x_252. Cela suggère également que le poids de l'épi après 80 jours n'est peut-être pas assez représentatif du rendement potentiel. En effet, chaque composante du rendement est importante (Leterme *et al.*, 1994).

En outre, les résultats concernant les paramètres d'échanges gazeux foliaires sont cohérents avec la littérature. Il est connu qu'une g_s plus faible peut restreindre l'absorption du CO₂ (A) tandis qu'une g_s élevée favorise des taux plus élevés de A au détriment d'une plus grande perte d'eau par transpiration (E) (Farquhar et Sharkey, 1982; Barradas et Jones, 1996). Or, la régulation des stomates sous diverses conditions environnementales est influencée notamment par la taille et la densité de ces derniers, caractéristiques variant en fonction des variétés de blé (Li *et al.*, 2017 – étude sur le blé tendre). C'est pourquoi ces résultats suggèrent déjà une différence entre variétés en conditions normales concernant la régulation de la photosynthèse.

6.4. Effets du stress hydrique sur les différentes variétés de blé dur

En réponse au déficit hydrique, les valeurs de A, E et g_s ont diminué chez l'ensemble des variétés, dès le stress modéré ; ce qui suggère que celles-ci modulent leurs mécanismes de croissance et ainsi ferment leurs stomates afin de conserver l'eau au détriment de la photosynthèse et donc de leur croissance (Farquhar et Sharkey, 1982; Barradas et Jones, 1996; Shi *et al.*, 2010; Aroca *et al.*, 2012; Quiroga *et al.*, 2017). Une diminution de la croissance due à la sécheresse est en effet souvent observée lors d'études menées sur le blé dur (Al Khateeb *et al.*, 2017; Jallouli *et al.*, 2019; Fiorilli *et al.*, 2022). Cette hypothèse est également confirmée dans cette expérience puisqu'il y a eu une diminution induite par la sécheresse de la plupart des paramètres de croissance de chaque variété de blé dur (Tableau 20). Cependant, l'hypothèse suggérant que les plantes ont fermé leurs stomates afin de conserver l'eau n'est pas toujours vraie car malgré la diminution de la g_s chez Astérix et El4x_252, une diminution de l'EUE_i a été observée à 25% de la CC ; suggérant que ces variétés possèdent une stratégie de conservation de l'eau moins efficace que les deux autres variétés lors d'un déficit hydrique fort.

La diminution de la taille et du PSA à cause de la sécheresse a été marquée dès la réduction de l'apport en eau à 50% de la CC chez El4x_252, tandis qu'elle a été observée seulement à 25% chez Astérix et Furio_camillo. Pas de diminution de la taille mais bien du PSA a été observée à 25% chez Balsamo. En outre, El4x_252 et Furio_camillo, en plus d'avoir un poids de l'épi à CC plus faible que les autres variétés, ont vu également ce paramètre fortement affecté par le régime hydrique. A 25% de la CC, plus aucun épi n'a été observé chez Furio_camillo. Chez Balsamo, ce paramètre a été affecté à 50% de la CC mais plus à 25% de la CC. La littérature rapporte aussi souvent que le rendement du blé dur est

affecté par la sécheresse (Ali Dib *et al.*, 1992; Solomon *et al.*, 2003; Habash *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2015; Fiorilli *et al.*, 2022). Elle rapporte également que le développement d'épis courts, à barbes peu développées, est une des stratégies des plantes pour limiter les pertes d'eau (Febrero *et al.*, 1990). En outre, une diminution du PSR a été observée chez les plantes à 25% de la CC par rapport aux plantes à CC chez Astérix, Balsamo et Furio_camillo, tandis qu'aucun effet de la sécheresse n'a été identifié sur ce paramètre chez El4x_252, suggérant que les racines de cette variété n'étaient pas sensibles au stress hydrique. De plus, son PSR était déjà important avant le stress, ce qui est cohérent avec l'étude de Fakhri *et al.* (2010) suggérant qu'un génotype au système racinaire bien développé verra une moindre diminution de ce dernier pendant une sécheresse. Enfin, le ratio PSR/PSA a augmenté avec le stress hydrique chez toutes les variétés à l'exception de Balsamo. Lors de leur expérience sur différents génotypes de blé dur, Benlaribi *et al.* (1990) ont observé que le rapport PSR/PSA diminuait avec le stress hydrique ; et que cette réduction était d'autant plus importante que lorsque ce rapport était élevé en absence de stress ; ce qui est à l'opposé de nos résultats. En outre, ils sont cohérents à l'étude menée par Fakhri *et al.* (2010) suggérant que l'effet du stress sur le blé dur avait tendance à augmenter le PSR mais que le taux de variation variait de 4% à 75% en fonction des variétés, comme l'a également observé (Ali Dib *et al.*, 1992).

En résumé, Astérix a été caractérisée par des plantes à croissance élevée et avec un potentiel de rendement assez bon. Cependant, ce sont des plantes qui ont été impactées par un stress hydrique modéré concernant les paramètres morphologiques et fort concernant les paramètres d'échanges gazeux foliaires. De plus, la régulation des stomates afin de minimiser l'eau ne semble pas efficiente chez cette variété à partir de 25% de la CC. Dès lors, cette variété semble tolérante à un stress modéré (à 50% de la CC) mais sensible lorsque le stress hydrique est fort (à 25% de la CC). De plus, le maintien de l'EUE_i pendant le stress hydrique peut en partie expliquer pourquoi Balsamo semble résistante au stress hydrique et parvient à continuer sa croissance dans ces conditions. Cependant, le poids de l'épi a été très touché par la sécheresse mais reste cependant supérieur aux autres variétés. Dès lors, malgré une certaine sensibilité au stress hydrique, cette variété semble tout de même assez résistante à la sécheresse et reste, en conditions de stress hydrique, la variété la plus intéressante d'un point de vue agronomique. En outre, il semblerait qu'El4x_252 ne soit une variété ni intéressante pour un bon rendement agronomique (faible poids de l'épi) en conditions normales de précipitations, ni résistante en cas de sécheresse puisque ses paramètres morphologiques et physiologiques ont été impactés dès la sécheresse modérée ; d'autant plus que son développement racinaire important ne lui semble pas être bénéfique. Quant à Furio_camillo, elle pourrait être caractérisée comme une variété possédant une stratégie d'évitement à la sécheresse. En effet, sa taille réduite, son tallage important, la quasi-absence d'épis chez les plantes stressées, son développement racinaire élevé, son maintien du ψ ainsi que son EUE_i non impactée en T1 ; expliqueraient, selon (Ali Dib *et al.*, 1992), une aptitude de la plante à extraire l'eau du sol et une capacité à limiter les pertes d'eau par transpiration.

Ces résultats sont différents par rapport à ceux obtenus dans le cadre du projet SolACE sur lequel se basait le choix de ces quatre variétés. Pour rappel, les résultats du projet SolACE indiquaient une sensibilité au stress hydrique pour Balsamo et Furio_camillo et une tolérance pour Astérix et El4x_252. Ces niveaux de tolérance au stress étaient basés uniquement sur le rendement ; ce qui n'a pas pu être analysé ici mais qui semble cohérent concernant le poids de l'épi de la variété Balsamo.

Tableau 20 – Résumé des effets morphologiques et physiologiques du stress hydrique de 28 jours (taille à la récolte, poids sec aérien (PSA) et racinaire (PSR), pourcentage de l'épi sur le poids sec aérien total (Epi), potentiel hydrique (ψ) pendant la récupération, taux net d'assimilation de CO_2 (A), flux de transpiration (E), conductance stomatique (g_s) et efficience d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) chez les variétés de blé dur Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo.

Paramètres	Astérix	Balsamo	El4x_252	Furio_camillo
Taille	-	=	--	-
PSA	-	-	--	-
Epi	-	--	-	-
PSR	-	-	=	-
ψ	/	=	-	-
A	--	/	--	-
E	--	--	--	--
g_s	--	--	--	--
EUE _i	-	=	-	=

Les signes (=), (-) et (--) correspondent respectivement à un effet neutre du stress hydrique, négatif à partir de 25% de la CC et négatif à partir de 50% de la CC. Le signe « / » signifie que les statistiques n'ont pas pu être réalisées sur le paramètre correspondant.

Propositions d'amélioration pour une meilleure détermination des paramètres de mesure avec l'IRGA

Il est important de constater qu'en T2, les valeurs de l'ensemble des paramètres d'échanges gazeux foliaires des plantes à 100% de la CC sont plus faibles par rapport à T0 et T1, contrairement à ce qui était attendu ; ce qui signifie que les conditions ont changé entre T1 et T2. En vérifiant les données enregistrées par l'IRGA, il a pu être identifié que les valeurs du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR en anglais) étaient plus faibles en T2. Il ne s'agit pas d'une erreur de mesure ou de calcul puisque les valeurs sont plus faibles pour l'ensemble des blocs (pendant les trois semaines consécutives). Dès lors, deux autres hypothèses peuvent expliquer cela :

- pendant la mesure en T2, le système semi-hydroponique était en train d'alimenter les plantes. L'appareil n'a donc pas pu être posé à plat, ce qui a peut-être empêché la feuille dans la chambre de bien capter la lumière.
- les mesures en T2 ont été réalisées un peu plus tôt au matin que celles en T0 et T1 en raison d'une journée chargée en mesures (jour de récolte). Au petit matin, les rayons du soleil étaient moins puissants, ce qui explique les valeurs de PAR plus faibles et une photosynthèse moins importante.

Si je devais refaire cette mesure, et si le temps ne manquait pas, je déposerais l'appareil pour les mesures en T2 comme pour les autres, après avoir arrêté la pompe alimentant le système. S'il n'y avait pas de timing précis et différents blocs, je prendrais la mesure lorsque les conditions climatiques sont identiques (PAR élevé).

Propositions d'amélioration pour une meilleure détermination des paramètres de la mesure du ψ

Aucune donnée n'a pu être interprétée statistiquement concernant ce paramètre. A refaire, je ferais l'expérimentation autrement. Tout d'abord, il est nécessaire de s'assurer que les bombonnes d'N sont bien remplies plusieurs semaines avant la première mesure. En effet, pour les premières mesures (bloc 1), il n'y avait pas assez de pression dans la bombonne, ce qui a rendu difficile l'acquisition de données pour les plantes stressées. Certaines données manquantes ne représentent donc pas toujours une absence de feuilles chlorophylliennes ou un ψ très faible. Deuxièmement, il est important de commencer la mesure très tôt au matin pour finir à l'aube afin que l'état hydrique soit à son

maximum pour l'ensemble des mesures. En effet, cette mesure prenant du temps (48 plantes) ; les premières et dernières plantes d'un même traitement n'avaient pas le même bilan hydrique foliaire lors de la mesure. Heureusement, le dispositif expérimental en serres établi afin de répartir les plantes aléatoirement a permis que ce biais soit réparti équitablement sur l'ensemble des traitements. En outre, il aurait été intéressant d'analyser le ψ avant d'imposer le stress hydrique comme pour les paramètres de la photosynthèse. Cependant, cela peut impacter la croissance de la plante puisque cette manipulation est destructrice (prélèvement d'une feuille à chaque mesure).

6.5. Effets du CMA sur la tolérance au stress hydrique des quatre variétés de blé

Le Tableau 21 résume l'effet du CMA sur les paramètres mesurés de l'ensemble des variétés de blé étudiées. Tout d'abord, à 100% de la CC, la présence du CMA a été bénéfique pour la croissance des plantes chez Balsamo et El4x_252. L'amélioration de la croissance en l'absence de déficit hydrique a également été constatée dans plusieurs études (Augé, 2001 ; Beltrano et Ronco, 2008). De plus, la biomasse aérienne et racinaire n'a pas été affectée par la présence du CMA ; ce qui signifie que ce paramètre ne dépend pas de la symbiose MA pour aucune des quatre variétés. Cela ne veut pas forcément indiquer que le CMA n'améliore pas la nutrition phosphatée de la plante (Colpaert *et al.*, 1999; Konečný *et al.*, 2019). En revanche, la littérature rapporte souvent des résultats contraires, c'est-à-dire un accroissement de la biomasse en présence de CMA (Augé, 2001; Al-Karaki *et al.*, 2004; Beltrano et Ronco, 2008; Smith et Read, 2008; Pellegrino, 2015). De plus, le poids de l'épi des plantes mycorhizées était supérieur à celui des plantes non mycorhizées chez Balsamo ; ce qui suggère que le CMA pourrait potentiellement apporter un meilleur rendement chez cette variété lorsqu'elle ne se trouve pas en situation de déficit hydrique. La littérature rapporte en effet que la symbiose MA, grâce à l'amélioration de la nutrition minérale (Smith et Read, 2008 ; Wang *et al.*, 2017), améliore la croissance des plantes et *in fine* le rendement (Pellegrino, 2015; Zhang *et al.*, 2019).

En outre, la colonisation racinaire par le CMA a été identifiée comme augmentant la résistance à la sécheresse du blé dur (Al-Karaki, 1998; Al-Karaki et Clark, 1998; Augé, 2001; Bernardo *et al.*, 2017), du blé tendre (Allen et Boosalis, 1983; Ellis *et al.*, 1985; Augé, 2001; Al-Karaki *et al.*, 2004; Bernardo *et al.*, 2017), ainsi que celle d'autres espèces (Ruiz-Lozano et Azcón, 1995; Augé, 2001). La symbiose MA permet souvent d'augmenter ou de maintenir la croissance de la plante-hôte pendant une sécheresse (Augé, 2001; Beltrano et Ronco, 2008; Quiroga *et al.*, 2017). Or, ce bénéfice n'a été constaté chez aucune des plantes mycorhizées stressées lors de cette expérience ; ce qui est néanmoins cohérent avec l'étude de Clark *et al.* (2009). L'absence d'amélioration de croissance chez les plantes mycorhizées stressées ne signifie pas nécessairement que le CMA n'a pas contribué à une meilleure nutrition minérale, notamment en Pi (Li *et al.*, 2006; Konečný *et al.*, 2019).

En T0, aucun effet du CMA n'a été observé sur A pour l'ensemble des variétés mycorhizées, contrairement à ce qui est souvent retrouvé dans la littérature (Augé, 2001; Ruiz-Lozano *et al.*, 2012; Augé *et al.*, 2015; Plouznikoff *et al.*, 2016). En revanche, de nombreuses études ont montré que la symbiose MA pouvait moduler le comportement des stomates, structures régulant le flux d'assimilation de CO₂ et la perte d'eau, et joue ainsi un rôle essentiel dans le maintien de la productivité de la plante sous déficit hydrique. Or, comme énoncé dans l'état de l'art, ce résultat n'est pas obtenu si la déshydratation racinaire est complète. Dans ce cas-là, il y a production de signaux chimiques, incluant des cytokinines et de l'ABA, induisant la fermeture des stomates (Plouznikoff *et al.*, 2016). En effet, la plante-hôte possède un contrôle sur le CMA. Lors de cette étude, une amélioration de g_s a été constatée chez les plantes mycorhizées de la variété Astérix et El4x_252 avant

d'imposer le stress hydrique ainsi que pendant la période de récupération chez Astérix, tous régimes confondus. Aucun effet du CMA n'a été observé juste après le stress, suggérant que le déficit hydrique était trop important comme le propose Plouznikoff *et al.* (2016). Chez Balsamo et Furio_camillo, aucun effet n'a été constaté sur la g_s des plantes mycorhizées, comme l'ont également observé Bryla et Duniway (1997). En revanche, il semblerait que la souche MUCL 49556 ait un effet négatif sur l'EUE_i des plantes mycorhizées des variétés Astérix, Balsamo et El4x_252 en conditions normales mais également chez Balsamo après la période de récupération. Or, pour assurer sa survie et sa productivité dans ces conditions, une plante doit optimiser le prélèvement de l'eau afin de minimiser la perte d'eau. Cependant, cette diminution de l'EUE_i ne semble pas avoir affectée la croissance des plantes mycorhizées.

La réponse des plantes-hôte face à la présence du CMA dépend dès lors des variétés (Quiroga *et al.*, 2017; León *et al.*, 2020); ce qui fait varier également les bénéfices apportés à la plante par le CMA (Powell *et al.*, 2009; Werner et Kiers, 2015; Zhang *et al.*, 2019). Aucun effet du CMA sur les plantes mycorhizées stressées chez El4x_252 et Furio_camillo n'a été observé, contrairement aux deux autres variétés. De plus, Quiroga *et al.* (2017) ont suggéré que la symbiose MA apporte une amélioration des paramètres physiologiques chez les plantes sensibles au stress hydrique par rapport aux plantes résistantes. C'est en effet ce qui a été observé lors de cette expérience. D'une part, Astérix, variété sensible au stress à 25% de la CC, se composaient de plantes mycorhizées à ce niveau de régime hydrique avec une EUE_i significativement supérieure aux plantes non mycorhizées. D'autre part, Balsamo, variété où l'EUE_i n'a pas été impactée par le stress à 25% de la CC, se composaient de plantes mycorhizées avec une EUE_i significativement inférieure aux plantes non mycorhizées à 25% de la CC également.

En résumé, il n'y a pas eu d'effet du CMA sur les paramètres morphologiques des plantes de la variété Astérix. En revanche, des effets positifs ont été observés après la phase de récupération concernant les paramètres d'échanges gazeux foliaires. En effet, la symbiose MA a permis d'améliorer la g_s et ainsi augmenter l'EUE_i des plantes afin de continuer la photosynthèse ; comme l'ont observé Ruiz-Lozano *et al.* (2012) et Le Pioufle (2020). En outre, Balsamo, variété plutôt résistante au stress hydrique, répond positivement à la présence du CMA en absence de déficit hydrique mais négativement sous conditions de stress. Étant donné que le %CA diminue avec le stress hydrique chez cette variété, une hypothèse à cette réponse négative du CMA serait qu'il y a eu un déséquilibre ou un arrêt des échanges entre le CMA et la plante à cause du stress hydrique. En effet, le mécanisme d'échange de C et Pi entre la plante-hôte et le CMA est simultanée (Wang *et al.*, 2017). La littérature rapporte que les plantes détectent le flux de Pi arrivant depuis les arbuscules jusqu'à leurs cellules. À la suite de cette détection (mécanisme encore inconnu), les plantes apportent du C aux arbuscules. Dès lors, si le champignon n'apporte pas assez de Pi à la plante, il ne recevra pas en retour assez de C pour son développement (Wang *et al.*, 2017). Sous conditions de stress hydrique, il semblerait qu'une plus forte allocation du C soit allouée à la survie de la plante, plutôt que vers le CMA au détriment du développement des arbuscules ; cela en raison d'un manque de Pi dans le substrat qui n'a pas pu être transporté du CMA vers les cellules de la plante. Concernant El4x_252, l'amélioration de la g_s par le CMA n'a pas permis d'augmenter l'EUE_i en conditions normales de précipitation. Aucun effet du CMA n'a été observé sur les plantes stressées. Or, cette variété a été identifiée comme la variété la plus sensible au stress hydrique. Bien que les différentes structures du CMA n'ont pas été affectées par le déficit hydrique, il semblerait que le CMA n'apporte pas d'effet bénéfique à cette variété en conditions de sécheresse. Cette observation indique que l'hypothèse énoncée par Quiroga *et al.* (2017) n'est pas toujours vérifiée. Enfin, Furio_camillo est une variété résistante au stress hydrique, qui ne semble pas répondre à la présence du CMA sur l'ensemble des paramètres mesurés, à l'exception du ψ . Or, la

mesure sur le ψ n'est pas assez fiable pour permettre d'affirmer qu'il y ait eu effectivement un effet positif du CMA sur ce paramètre pendant la phase de récupération chez cette variété.

Dès lors, ces résultats nous amènent à remarquer que la réponse à l'inoculation du blé dur peut varier en fonction de la souche et de l'association plante-champignon, comme l'a ont observé Graham et Abbott (2000). Or, bien que de nombreuses études ont été menées avec *R. irregularis*, aucune d'entre elles n'a été réalisée avec la souche MUCL 49556 ; ce qui ne nous permet pas de confronter nos résultats.

Tableau 21 – Résumé des effets morphologiques et physiologiques du CMA *R. irregularis* MUCL 49556 (taille à la récolte, poids sec aérien (PSA) et racinaire (PSR), pourcentage de l'épi sur le poids sec aérien total (Epi), potentiel hydrique pendant la récupération (ψ), taux net d'assimilation de CO_2 (A), flux de transpiration (E), conductance stomatique (g_s) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) chez les variétés de blé dur Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo.

Paramètres	Astérix	Balsamo	El4x_252	Furio_camillo
Taille	=	+	=	=
Evolution taille	=	=	+	=
PSA	=	=	=	=
Epi	=	+	=	=
PSR	=	=	=	=
ψ	/	=	=	+
A (T0 T2)	= +	= -	= =	= =
E (T0 T2)	= =	= =	+ =	= =
g_s (T0 T2)	+ +	= =	+ =	= =
EUE_i (T0 T2)	- +	- -	- =	= =

Les signes (=), (-) et (+) correspondent respectivement à un effet neutre, négatif et positif du CMA sur les quatre variétés de blé. Les signes (+) sur les paramètres morphologiques représentent un effet positif du CMA à 100% de la CC. Concernant les paramètres physiologiques, les signes à gauche et à droite de la barre verticale « | » représentent l'effet du CMA avant d'imposer le stress hydrique (T0) et après la période de récupération (T2) respectivement.

6.6. Retour sur les objectifs et les résultats apportés par ce mémoire

L'objectif de ce mémoire était d'étudier l'effet d'un CMA sur la capacité de tolérance et de récupération après un stress hydrique de quatre variétés de blé dur sur base (1) de leur pourcentage de colonisation racinaire par le CMA, (2) de leur tolérance à la sécheresse en fonction de différents paramètres morphologiques et physiologiques mesurés avant et après une période de déficit hydrique et après une période de récupération. L'objectif final était de caractériser quel génotype répondrait davantage à la colonisation mycorhizienne et aurait une meilleure performance agronomique dans des conditions de sécheresse. Les questions sous-jacentes auxquelles nous voulions répondre étaient :

- est-ce que le CMA peut aider des variétés sensibles, mais aussi moins sensibles, à mieux tolérer un stress hydrique ?
- est-ce que l'effet du CMA augmente si la variété est sensible comme le rapporte Quiroga *et al.* (2017) ?
- est-ce que le pourcentage de colonisation racinaire influence l'effet du CMA sur la tolérance du blé à la sécheresse, et *vice-versa* ?

La réponse à la première question est illustrée grâce à la variété Astérix. En effet, chez cette variété, le CMA a permis d'améliorer la tolérance des plantes stressées à 25% de la CC. En revanche, la variété Furio_camillo qui semble adopter des stratégies de tolérance au stress hydrique, n'a pas été affectée par le stress hydrique. Balsamo, également tolérante au stress a été impactée négativement par le CMA concernant l' EUE_i des plantes à 25% de la CC. Cela nous amène à répondre à la deuxième question. Dans cette étude, l'effet du CMA a plus été bénéfique chez Astérix, plante plus sensible au stress hydrique que Balsamo et Furio_camillo. Cependant, cela dépend des variétés et de l'association plante-champignon puisque chez la variété El4x_252, la plus sensible au stress hydrique, aucun effet

du CMA n'a été observé. La dernière question a également été répondue, grâce à l'exemple de Balsamo où le %CA a été affectée par le CMA et c'est probablement pour cette raison qu'aucun effet positif sur la résistance au stress n'a été observé. Encore une fois, ces effets ont varié en fonction des variétés.

De plus, il a été très intéressant d'imposer différents niveaux de régime hydrique. Cela a permis d'observer que les variétés de blé avaient différents niveaux de tolérance au stress hydrique en fonction de l'intensité de ce stress.

Ce mémoire a permis de mettre en évidence que la combinaison des variétés de blé plutôt sensibles au stress hydrique avec la présence du CMA est une solution qui semble permettre dans certains cas d'aborder notre gestion de l'eau dans l'agriculture de manière plus efficiente et mérite l'intérêt des scientifiques. Dès lors, il paraît intéressant de continuer cette recherche. Premièrement, cette expérience mérite d'être reconduite en suivant les pistes d'amélioration. Deuxièmement, si les différentes hypothèses sont confirmées, l'expérience pourrait être réalisée en conditions non contrôlées (champ) afin de confirmer les hypothèses énoncées sur le rendement par rapport au poids de l'épi mais également le degré de sensibilité des variétés au stress hydrique. Il serait également intéressant d'évaluer leur capacité de récupération après une période de sécheresse en champ, pendant une période plus longue.

7. Conclusion

Ces derniers mois, nous vivons une période de sécheresse historique en Europe et ce phénomène risque de s'intensifier dans le futur. Ce manque d'eau affecte sérieusement l'agriculture car elle impacte les différents stades physiologiques des plantes et induit des pertes de rendements considérables. Ces périodes de sécheresse, qui seront de plus en plus fréquentes dans les années à venir, rendent la sécurité alimentaire encore plus incertaine. Pourtant, il est nécessaire que la production suive la courbe de demande alimentaire croissante. Le blé est la deuxième céréale la plus produite au monde et représente une base importante de notre régime alimentaire. Malheureusement, au stade actuel, cette culture est fortement impactée par la sécheresse.

Pour faire face à ces problèmes de sécheresse, différents moyens sont déjà mis en œuvre. Parmi eux, l'utilisation de microorganismes tels que les CMA fait preuve d'un intérêt grandissant. En effet, naturellement présents dans nos écosystèmes, ces champignons en association symbiotique avec les plantes, permettent d'améliorer la productivité de ces dernières, notamment en conditions de sécheresse. La sélection d'espèces résistantes au déficit hydrique fait également partie de la solution. La combinaison de ces deux méthodes est une solution plus résiliente que l'irrigation, qui mérite l'intérêt des scientifiques.

L'objectif de ce mémoire était d'évaluer l'effet du CMA *R. irregularis* MUCL 49556 sur la tolérance à la sécheresse et sur la capacité de récupération après cette période de stress de quatre variétés de blé dur possédant différents niveaux de tolérance au déficit hydrique, et ce grâce à l'analyse de différents paramètres morphologiques et physiologiques chez les plantes.

Aucune différence significative n'a été observée entre les variétés concernant le pourcentage de colonisation racinaire par le CMA. En revanche, des impacts de la sécheresse ont été observés sur les structures du CMA chez Balsamo et Furio_camillo. Ces impacts ont sans doute eu un effet sur l'influence du CMA dans la tolérance des plantes au stress hydrique. En outre, un effet positif du CMA a été observé après la période de récupération sur les paramètres d'échanges gazeux foliaires chez la variété Astérix, sensible à un stress hydrique fort ; mais cela ne s'est pas traduit par une amélioration de la croissance chez les plantes mycorhizées. Un effet positif du CMA en conditions normales de précipitations a été observé sur la taille et le poids de l'épi chez Balsamo, variété résistante au stress hydrique. Cependant, un effet négatif du CMA sur A et EUE_i après la période de récupération a été observé chez cette variété. En l'absence de stress hydrique, un effet positif du CMA sur la croissance de El4x_252, variété sensible au stress hydrique, a été observé. Aucun effet du champignon n'a été observé sur les plantes de la variété Furio_camillo, qui semble avoir adopté une stratégie de résistance au stress hydrique.

D'un point de vue agronomique, les variétés Astérix et Balsamo semblent les plus intéressantes à sélectionner pour produire du blé dur en régions plus arides en raison de leurs performances de croissance et leur potentiel de rendement. La variété Astérix a particulièrement été mise en évidence pour son intérêt à être associée au CMA *R. irregularis* MUCL 49556 car ce dernier permet d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée des plantes en conditions de stress hydrique fort.

Les résultats de ce mémoire permettent néanmoins de constater la complexité des interactions hôte-champignon-environnement, bien que les conditions de cette expérience aient été « contrôlées » en serres. En effet, certaines questions ont pu être éclairées dans ce mémoire mais les réponses n'ont pas toujours été vérifiées chez toutes les variétés.

8. Bibliographie

- Abdelmoneim, T. S., Moussa, T. A., Almaghrabi, O. A., Alzahrani, H. S., & Abdelbagi, I. (2014). Increasing plant tolerance to drought stress by inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi. *Life Sci J*, 11, 10-17.
- Akiyama, K., Matsuzaki, K., & Hayashi, H. (2005). Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435(7043), 824-827. <https://doi.org/10.1038/nature03608>
- Al Khateeb, W., Al Shalabi, A., Schroeder, D., & Musallam, I. (2017). Phenotypic and molecular variation in drought tolerance of Jordanian durum wheat (*Triticum durum* Desf.) landraces. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 23(2), 311-319. <https://doi.org/10.1007/s12298-017-0434-y>
- Ali Dib, T., Monneveux, P., & Araus, J. (1992). Adaptation à la sécheresse et notion d'idéotype chez le blé dur. II. Caractères physiologiques d'adaptation. *Agronomie*, 12(5), 381-393.
- Al-Karaki, G., McMichael, B., & Zak, J. (2004). Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza*, 14(4), 263-269.
- Al-Karaki, G. N. (1998). Benefit, cost and water-use efficiency of arbuscular mycorrhizal durum wheat grown under drought stress. *Mycorrhiza*, 8(1), 41-45. <https://doi.org/10.1007/s005720050209>
- Al-Karaki, G. N., & Clark, R. B. (1998). Growth, mineral acquisition, and water use by mycorrhizal wheat grown under water stress. *Journal of Plant Nutrition*, 21(2), 263-276. <https://doi.org/10.1080/01904169809365401>
- Allen, M. F., Allen, M. F., & Allen, M. F. (1991). *The Ecology of Mycorrhizae*. Cambridge University Press.
- Allen, M. F., & Boosalis, M. G. (1983). Effects of Two Species of V a Mycorrhizal Fungi on Drought Tolerance of Winter Wheat. *New Phytologist*, 93(1), 67-76. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1983.tb02693.x>
- Ansari, F. A., Jabeen, M., & Ahmad, I. (2021). *Pseudomonas azotoformans* FAP5, a novel biofilm-forming PGPR strain, alleviates drought stress in wheat plant. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 18(12), 3855-3870. <https://doi.org/10.1007/s13762-020-03045-9>
- Armada, E., Azcón, R., López-Castillo, O. M., Calvo-Polanco, M., & Ruiz-Lozano, J. M. (2015). Autochthonous arbuscular mycorrhizal fungi and *Bacillus thuringiensis* from a degraded Mediterranean area can be used to improve physiological traits and performance of a plant of agronomic interest under drought conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 90, 64-74. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.03.004>
- Aroca, R., Porcel, R., & Ruiz-Lozano, J. M. (2012). Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, 63(1), 43-57. <https://doi.org/10.1093/jxb/err266>
- Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11(1), 3-42.

- Augé, R. M., Moore, J. L., Cho, K., Stutz, J. C., Sylvia, D. M., Al-Agely, A. K., & Saxton, A. M. (2003). Relating foliar dehydration tolerance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. *Journal of Plant Physiology*, 160(10), 1147-1156. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-01154>
- Augé, R. M., Schekel, K. A., & Wample, R. L. (1987). Leaf water and carbohydrate status of VA mycorrhizal rose exposed to drought stress. *Plant and soil*, 99(2), 291-302.
- Augé, R. M., Toler, H. D., & Saxton, A. M. (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions : A meta-analysis. *Mycorrhiza*, 25(1), 13-24. <https://doi.org/10.1007/s00572-014-0585-4>
- Azcón-Aguilar, C., & Barea, J. M. (1997). Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens – an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza*, 6(6), 457-464. <https://doi.org/10.1007/s005720050147>
- Bansal, M., & Mukerji, K. G. (1994). Positive correlation between VAM-induced changes in root exudation and mycorrhizosphere mycoflora. *Mycorrhiza*, 5(1), 39-44. <https://doi.org/10.1007/BF00204018>
- Barbier, G., Chabannes, J., & Marquis, A. (1948). Utilisation des engrais phosphatés par les plantes, après leur absorption dans le sol. *Plant and Soil*, 1(1), 11-17.
- Barradas, V. L., & Jones, H. G. (1996). Responses of CO₂ assimilation to changes in irradiance : Laboratory and field data and a model for beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Experimental Botany*, 47(5), 639-645. <https://doi.org/10.1093/jxb/47.5.639>
- Bárzana, G., Aroca, R., Bienert, G. P., Chaumont, F., & Ruiz-Lozano, J. M. (2014). New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 27(4), 349-363.
- Bearden, B. N., & Petersen, L. (2000). Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on soil structure and aggregate stability of a vertisol. *Plant and Soil*, 218(1), 173-183.
- Bellasio, C., & Griffiths, H. (2014). The Operation of Two Decarboxylases, Transamination, and Partitioning of C₄ Metabolic Processes between Mesophyll and Bundle Sheath Cells Allows Light Capture To Be Balanced for the Maize C₄ Pathway. *Plant Physiology*, 164(1), 466-480. <https://doi.org/10.1104/pp.113.228221>
- Beltrano, J., & Ronco, M. G. (2008). Improved tolerance of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) to drought stress and rewatering by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus claroideum* : Effect on growth and cell membrane stability. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20(1), 29-37. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000100004>
- Benlaribi, M., Monneveux, P., & Grignac, P. (1990). Étude des caractères d'enracinement et de leur rôle dans l'adaptation au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf). *Agronomie*, 10(4), 305-322.
- Bernardo, L., Carletti, P., Badeck, F. W., Rizza, F., Morcia, C., Ghizzoni, R., Rouphael, Y., Colla, G., Terzi, V., & Lucini, L. (2019). Metabolomic responses triggered by arbuscular mycorrhiza enhance tolerance to water stress in wheat cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 137, 203-212. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.02.007>

- Bernardo, L., Morcia, C., Carletti, P., Ghizzoni, R., Badeck, F. W., Rizza, F., Lucini, L., & Terzi, V. (2017). Proteomic insight into the mitigation of wheat root drought stress by arbuscular mycorrhizae. *Journal of Proteomics*, 169, 21-32. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2017.03.024>
- Berta, G., Fusconi, A., & Trotta, A. (1993). VA mycorrhizal infection and the morphology and function of root systems. *Environmental and Experimental Botany*, 33(1), 159-173. [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(93\)90063-L](https://doi.org/10.1016/0098-8472(93)90063-L)
- Bird, I. F., Cornelius, M. J., & Keys, A. J. (1977). Effects of Temperature on Photosynthesis by Maize and Wheat. *Journal of Experimental Botany*, 28(3), 519-524. <https://doi.org/10.1093/jxb/28.3.519>
- Boudreau, A., & Ménard, G. (1992). *Le Blé : Éléments fondamentaux et transformation*. Presses Université Laval.
- Braunberger, P. G., Abbott, L. K., & Robson, A. D. (1994). The effect of rain in the dry-season on the formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas in the growing season of annual clover-based pastures. *New Phytologist*, 127(1), 107-114. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04264.x>
- Brewster, J. L., Bhat, K. K. S., & Nye, P. H. (1976). The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics. *Plant and Soil*, 44(2), 295-328. <https://doi.org/10.1007/BF00015884>
- Brundrett, M. C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154(2), 275-304. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>
- Brundrett, M. C., & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108-1115.
- Bryla, D. R., & Duniway, J. M. (1997). Effects of mycorrhizal infection on drought tolerance and recovery in safflower and wheat. *Plant and Soil*, 197(1), 95-103. <https://doi.org/10.1023/A:1004286704906>
- Calabrese, S., Cusant, L., Sarazin, A., Niehl, A., Erban, A., Brulé, D., Recorbet, G., Wipf, D., Roux, C., Kopka, J., Boller, T., & Courty, P.-E. (2019). Imbalanced Regulation of Fungal Nutrient Transports According to Phosphate Availability in a Symbiocosm Formed by Poplar, Sorghum, and *Rhizophagus irregularis*. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2019.01617>
- Cao, X., Ma, L. Q., Chen, M., Singh, S. P., & Harris, W. G. (2002). Impacts of Phosphate Amendments on Lead Biogeochemistry at a Contaminated Site. *Environmental Science & Technology*, 36(24), 5296-5304. <https://doi.org/10.1021/es020697j>
- Cavagnaro, T. R. (2008). The role of arbuscular mycorrhizas in improving plant zinc nutrition under low soil zinc concentrations : A review. *Plant and Soil*, 304(1), 315-325. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9559-7>
- Chagnon, P.-L., Bradley, R. L., Maherali, H., & Klironomos, J. N. (2013). A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*, 18(9), 484-491. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.001>
- Chauvet, M. (2018). *Encyclopédie des plantes alimentaires* (Belin).

- Clark, N. M., Rillig, M. C., & Nowak, R. S. (2009). Arbuscular mycorrhizal fungal abundance in the Mojave Desert : Seasonal dynamics and impacts of elevated CO₂. *Journal of Arid Environments*, 73(9), 834-843. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.03.004>
- Coelho, L., Mignoni, D. S., Silva, F. S., & Braga, M. R. (2019). Seed exudates of *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. Stimulate the asymbiotic phase of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora albida* Becker & Hall. *Hoehnea*, 46.
- Colpaert, J. V., Tichelen, K. K. V., Assche, J. a. V., & Laere, A. V. (1999). Short-term phosphorus uptake rates in mycorrhizal and non-mycorrhizal roots of intact *Pinus sylvestris* seedlings. *The New Phytologist*, 143(3), 589-597. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00471.x>
- Conrath, U. (2006). Systemic Acquired Resistance. *Plant Signaling & Behavior*, 1(4), 179-184. <https://doi.org/10.4161/psb.1.4.3221>
- Conrath, U., Pieterse, C. M. J., & Mauch-Mani, B. (2002). Priming in plant–pathogen interactions. *Trends in Plant Science*, 7(5), 210-216. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02244-6](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02244-6)
- Cooper, K. M., & Tinker, P. B. (1978). Translocation and Transfer of Nutrients in Vesicular-Arbuscular Mycorrhizas. *New Phytologist*, 81(1), 43-52. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1978.tb01602.x>
- Cramer, M. D., & Lewis, O. A. M. (1993). The Influence of Nitrate and Ammonium Nutrition on the Growth of Wheat (*Triticum aestivum* and Maize (*Zea mays*) Plants. *Annals of Botany*, 72(4), 359-365. <https://doi.org/10.1006/anbo.1993.1119>
- Daniels, B. A., & Trappe, J. M. (1980). Factors Affecting Spore Germination of the Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungus, *Glomus Epigaeus*. *Mycologia*, 72(3), 457-471. <https://doi.org/10.1080/00275514.1980.12021207>
- De Jaeger, N., Declerck, S., & De La Providencia, I. E. (2010). Mycoparasitism of arbuscular mycorrhizal fungi : A pathway for the entry of saprotrophic fungi into roots: Mycoparasitism of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00903.x>
- Declerck, S., D'or, D., Bivort, C., & Souza, F. A. de. (2004). Development of extraradical mycelium of *Scutellospora reticulata* under root-organ culture : Spore production and function of auxiliary cells. *Mycological Research*, 108(1), 84-92. <https://doi.org/10.1017/S0953756203008761>
- Declerck, S. (2020). Interactions sol-plante-rhizosphère. Cours magistral donné à l'Université Catholique de Louvain.
- Deloire, A., Pellegrino, A., & Rogiers, S. (2020). A few words on grapevine leaf water potential : Original language of the article: English. *IVES Technical Reviews, Vine and Wine*. <https://doi.org/10.20870/IVES-TR.2020.3620>
- Denčić, S., Kastori, R., Kobiljski, B., & Duggan, B. (2000). Evaluation of grain yield and its components in wheat cultivars and landraces under near optimal and drought conditions. *Euphytica*, 113(1), 43-52.
- Desprez-Loustau, M.-L., Marçais, B., Nageleisen, L.-M., Piou, D., & Vannini, A. (2006). Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Annals of Forest Science*, 63(6), 597-612. <https://doi.org/10.1051/forest:2006040>

- Dickson. (2004). The Arum–Paris continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*—Wiley Online Library. <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2004.01095.x>
- Driver, J. D., Holben, W. E., & Rillig, M. C. (2005). Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(1), 101-106. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.06.011>
- Dugassa, G. D., von Alten, H., & Schönbeck, F. (1996). Effects of arbuscular mycorrhiza (AM) on health of *Linum usitatissimum* L. infected by fungal pathogens. *Plant and Soil*, 185(2), 173-182. <https://doi.org/10.1007/BF02257522>
- European Environment Agency. (2020). Water and agriculture : towards sustainable solutions. Rapport n°17/2020. <https://www.eea.europa.eu/publications/water-and-agriculture-towards-sustainable-solutions>
- Egerton-Warburton, L. M., Querejeta, J. I., & Allen, M. F. (2007). Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *Journal of Experimental Botany*, 58(6), 1473-1483. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm009>
- Ellis, J. R., Larsen, H. J., & Boosalis, M. G. (1985). Drought resistance of wheat plants inoculated with vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant and Soil*, 86(3), 369-378. <https://doi.org/10.1007/BF02145457>
- Etesami, H., & Jeong, B. R. (2021). Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi, Phosphate–Solubilizing Bacteria, and Silicon to P Uptake by Plant : A Review. *Frontiers in Plant Science*, 12, 1355.
- Etesami, H., Jeong, B. R., & Rizwan, M. (2020). The Use of Silicon in Stressed Agriculture Management. In *Metalloids in Plants*, 381-431. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119487210.ch19>
- Fakhri, M. E., Mahboub, S., & Benchekroun, M. (2010). Effet du stress hydrique sur les caractéristiques d'enracinement du blé dur (*Triticum Durum*. Desf). 7.
- FAO. (2015). Produire plus avec moins en pratique : Le maïs, le riz, le blé : Guide pour une production céréalière durable. FAO. <https://www.fao.org/documents/card/fr/c/4950f4f7-0097-48ae-acf9-020dc6e522ff/>
- FAO. (2021a). Crop Prospects and Food Situation #4, December 2021. FAO. <https://doi.org/10.4060/cb7877en>
- FAO. (2021b). L'état des ressources en terres et en eau pour l'alimentation et l'agriculture dans le monde - Des systèmes au bord de la rupture. Rapport de synthèse 2021. Rome. <https://doi.org/10.4060/cb7654fr>
- FAO. (2022a). Bulletin de la FAO sur l'offre et la demande de céréales | Situation alimentaire mondiale | Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture. <https://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/fr/>
- FAO. (2022b). Drought | Land & Water | Food and Agriculture Organization of the United Nations | Land & Water | Food and Agriculture Organization of the United Nations. <https://www.fao.org/land-water/water/drought/en/>

- FAO. (2022c). Water Management | Land & Water | Food and Agriculture Organization of the United Nations | Land & Water | Food and Agriculture Organization of the United Nations. <https://www.fao.org/land-water/water/water-management/en/>
- Fardeau, J., Morel, C., & Boniface, R. (1991). Cinétiques de transfert des ions phosphate du sol vers la solution du sol : Paramètres caractéristiques. *Agronomie*, 11(9), 787-797. <https://doi.org/10.1051/agro:19910909>
- Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1), 317-345. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>
- Febrero A, Bort J, Brown RH, Araus JL (1990). The role of durum wheat ear as photosynthetic organ during grain filling. *Advanced trends in photosynthesis*. Mallorca
- Feng, G., Zhang, F. S., Li, X.-L., Tian, C. Y., Tang, C., & Rengel, Z. (2002). Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza*, 12(4), 185-190. <https://doi.org/10.1007/s00572-002-0170-0>
- Filho, J. A. C., Pascholati, S. F., & Sabrinho, R. R. (2016a). Mycorrhizal Association and Their Role in Plant Disease Protection. In K. R. Hakeem & M. S. Akhtar (Éds.), *Plant, Soil and Microbes : Volume 2 : Mechanisms and Molecular Interactions* (p. 95-143). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29573-2_6
- Filho, J. A. C., Pascholati, S. F., & Sabrinho, R. R. (2016b). Mycorrhizal Association and Their Role in Plant Disease Protection. In K. R. Hakeem & M. S. Akhtar (Éds.), *Plant, Soil and Microbes : Volume 2 : Mechanisms and Molecular Interactions* (p. 95-143). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29573-2_6
- Fiorilli, V., Maghrebi, M., Novero, M., Votta, C., Mazzarella, T., Buffoni, B., Astolfi, S., & Vigani, G. (2022). Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis Differentially Affects the Nutritional Status of Two Durum Wheat Genotypes under Drought Conditions. *Plants*, 11(6), 804. <https://doi.org/10.3390/plants11060804>
- Fusconi, A. (2014). Regulation of root morphogenesis in arbuscular mycorrhizae : What role do fungal exudates, phosphate, sugars and hormones play in lateral root formation? *Annals of Botany*, 113(1), 19-33. <https://doi.org/10.1093/aob/mct258>
- Gahoonia, T. S., & Nielsen, N. E. (1997). Variation in root hairs of barley cultivars doubled soil phosphorus uptake. *Euphytica*, 98(3), 177-182. <https://doi.org/10.1023/A:1003113131989>
- Garcés-Ruiz, M., Calonne-Salmon, M., Plouznikoff, K., Misson, C., Navarrete-Mier, M., Cranenbrouck, S., & Declerck, S. (2017). Dynamics of Short-Term Phosphorus Uptake by Intact Mycorrhizal and Non-mycorrhizal Maize Plants Grown in a Circulatory Semi-Hydroponic Cultivation System. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1471. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01471>
- García-Garrido, J. M., Lenzemo, V., Castellanos-Morales, V., Steinkellner, S., & Vierheilig, H. (2009). Strigolactones, signals for parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 19(7), 449-459. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0265-y>
- Gate, P. (1995). Les stades de développement à un et deux nœuds chez le blé. *Perspectives Agricoles (France)*, 201, 34-35.

- Gbongue, L.-R., Lalaymia, I., Zeze, A., Delvaux, B., & Declerck, S. (2019). Increased Silicon Acquisition in Bananas Colonized by *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 Reduces the Incidence of *Pseudocercospora fijiensis*. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1977. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01977>
- Genre, A., Chabaud, M., Timmers, T., Bonfante, P., & Barker, D. G. (2005). Arbuscular Mycorrhizal Fungi Elicit a Novel Intracellular Apparatus in *Medicago truncatula* Root Epidermal Cells before Infection[W]. *The Plant Cell*, 17(12), 3489-3499. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.035410>
- Gholamhoseini, M., Ghalavand, A., Dolatabadian, A., Jamshidi, E., & Khodaei-Joghan, A. (2013). Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on growth, yield, nutrient uptake and irrigation water productivity of sunflowers grown under drought stress. *Agricultural Water Management*, 117, 106-114. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2012.11.007>
- Giovannetti, M., Avio, L., & Sbrana, C. (2010). Fungal Spore Germination and Pre-symbiotic Mycelial Growth – Physiological and Genetic Aspects. In H. Koltai & Y. Kapulnik (Éds.), *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function* (p. 3-32). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9489-6_1
- González, A., Martín, I., & Ayerbe, L. (1999). Barley yield in water-stress conditions : The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field Crops Research*, 62(1), 23-34. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(99\)00002-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(99)00002-7)
- Graham, J. H., & Abbott, L. K. (2000). Wheat responses to aggressive and non-aggressive arbuscular mycorrhizal fungi. 12.
- Graham, J. H., Leonard, R. T., & Menge, J. A. (1981). Membrane-Mediated Decrease in Root Exudation Responsible for Phosphorus Inhibition of Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Formation. *Plant Physiology*, 68(3), 548-552. <https://doi.org/10.1104/pp.68.3.548>
- Grover, M., Ali, S. Z., Sandhya, V., Rasul, A., & Venkateswarlu, B. (2011). Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 27(5), 1231-1240.
- Habash, D. Z., Baudo, M., Hindle, M., Powers, S. J., Defoin-Platel, M., Mitchell, R., Saqi, M., Rawlings, C., Latiri, K., Araus, J. L., Abdulkader, A., Tuberosa, R., Lawlor, D. W., & Nachit, M. M. (2014). Systems Responses to Progressive Water Stress in Durum Wheat. *PLOS ONE*, 9(9), e108431. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108431>
- Hajiboland, R., Aliasgharzadeh, N., Laiegh, S. F., & Poschenrieder, C. (2010). Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *Plant and Soil*, 331(1), 313-327. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0255-z>
- Hancock, J. F. (2004). *Plant Evolution and the Origin of Crop Species*.
- Hardoim, P. R., van Overbeek, L. S., & van Elsas, J. D. (2008). Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends in microbiology*, 16(10), 463-471.
- Harrison, M. J. (1997). The Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. In G. Stacey & N. T. Keen (Éds.), *Plant-Microbe Interactions* (p. 1-34). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6019-7_1
- Harrison, M. J. (2005). Signaling in the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Annual Review of Microbiology*, 59(1), 19-42. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.58.030603.123749>

- IGC. (s.d.). Consulté le 28 février 2022, à l'adresse <https://www.igc.int/en/default.aspx>
- IPCC. (2022). Rapports du GIEC. Klimaat | Climat. <https://climat.be/changements-climatiques/changements-observees/rapports-du-giec>
- Itoh, S., & Barber, S. A. (1983). A numerical solution of whole plant nutrient uptake for soil-root systems with root hairs. *Plant and Soil*, 70(3), 403-413. <https://doi.org/10.1007/BF02374895>
- Jakobsen, I., Abbott, L. K., & Robson, A. D. (1992). External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. *New Phytologist*, 120(3), 371-380. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01077.x>
- Jallouli, S., Ayadi, S., Landi, S., Capasso, G., Santini, G., Chamekh, Z., Zouari, I., Ben Azaiez, F. E., Trifa, Y., & Esposito, S. (2019). Physiological and Molecular Osmotic Stress Responses in Three Durum Wheat (*Triticum Turgidum* ssp *Durum*) Genotypes. *Agronomy*, 9(9), 550. <https://doi.org/10.3390/agronomy9090550>
- Javot, H., Penmetsa, R. V., Terzaghi, N., Cook, D. R., & Harrison, M. J. (2007). A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(5), 1720-1725. <https://doi.org/10.1073/pnas.0608136104>
- Jia, Y., Gray, V. M., & Straker, C. J. (2004). The Influence of *Rhizobium* and Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Nitrogen and Phosphorus Accumulation by *Vicia faba*. *Annals of Botany*, 94(2), 251-258. <https://doi.org/10.1093/aob/mch135>
- Jia, Y., van der Heijden, M. G. A., Wagg, C., Feng, G., & Walder, F. (2021). Symbiotic soil fungi enhance resistance and resilience of an experimental grassland to drought and nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 109(9), 3171-3181. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13521>
- Jia-Dong, H., Tao, D., Hui-Hui, W., Ying-Ning, Z., Qiang-Sheng, W., & Kamil, K. (2019). Mycorrhizas induce diverse responses of root TIP aquaporin gene expression to drought stress in trifoliolate orange. *Scientia Horticulturae*, 243, 64-69. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.08.010>
- Jin, J., Lauricella, D., Armstrong, R., Sale, P., & Tang, C. (2015). Phosphorus application and elevated CO₂ enhance drought tolerance in field pea grown in a phosphorus-deficient vertisol. *Annals of Botany*, 116(6), 975-985. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu209>
- Johnson, N. C., Graham, J.-H., & Smith, F. A. (1997). Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism–parasitism continuum*. *New Phytologist*, 135(4), 575-585. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x>
- Jones, J. D. G., & Dangl, J. L. (2006). The plant immune system. *Nature*, 444(7117), 323-329. <https://doi.org/10.1038/nature05286>
- Kanwal, S., Ilyas, N., Batool, N., & Arshad, M. (2017). Amelioration of drought stress in wheat by combined application of PGPR, compost, and mineral fertilizer. *Journal of Plant Nutrition*, 40(9), 1250-1260. <https://doi.org/10.1080/01904167.2016.1263322>
- Kaspari, H. (1973). Elektronenmikroskopische Untersuchung zur Feinstruktur der endotrophen Tabakmykorrhiza. *Archiv für Mikrobiologie*, 92(3), 201-207. <https://doi.org/10.1007/BF00411200>

- Keymer, A., Pimprikar, P., Wewer, V., Huber, C., Brands, M., Bucerius, S. L., Delaux, P.-M., Klingl, V., Röpenack-Lahaye, E. von, Wang, T. L., Eisenreich, W., Dörmann, P., Parniske, M., & Gutjahr, C. (2017). Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. *eLife*, 6, e29107. <https://doi.org/10.7554/eLife.29107>
- Khayatnezhad, M., & Gholamin, R. (2020). Study of durum wheat genotypes' response to drought stress conditions. *Helix-The Scientific Explorer| Peer Reviewed Bimonthly International Journal*, 10(05), 98-103.
- Kishor, PBK., Hong, Z., Miao, G. H., Hu, CAA., & Verma, DPS. (1995). Overexpression of [delta]-Pyrroline-5-Carboxylate Synthetase Increases Proline Production and Confers Osmotolerance in Transgenic Plants. *Plant Physiology*, 108(4), 1387-1394. <https://doi.org/10.1104/pp.108.4.1387>
- Konečný, J., Hršelová, H., Bukovská, P., Hujšlová, M., & Jansa, J. (2019). Correlative evidence for co-regulation of phosphorus and carbon exchanges with symbiotic fungus in the arbuscular mycorrhizal *Medicago truncatula*. *PLOS ONE*, 14(11), e0224938. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224938>
- Kumar, A., Choudhary, A. K., & Suri, V. K. (2015). Influence of AM-fungi and applied phosphorus on growth indices, production efficiency, phosphorus-use efficiency and fruit-succulence in okra (*Abelmoschus esculentus*)–pea (*Pisum sativum*) cropping system in an acid Alfisol. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 85(8), 1030-1037.
- Kumar Ray, G., Ranjan Kumar, R., & Bagati, S. (2021). Abiotic stress tolerance mechanisms in plants (Narendra Publishing House).
- Lanfranco, L., Fiorilli, V., & Gutjahr, C. (2018). Partner communication and role of nutrients in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 220(4), 1031-1046. <https://doi.org/10.1111/nph.15230>
- Langridge, P. (2017a). Achieving sustainable cultivation of wheat (Vol. 1).
- Langridge, P. (2017b). Achieving sustainable cultivation of wheat (Vol. 2).
- Lau, J. A., & Lennon, J. T. (2012). Rapid responses of soil microorganisms improve plant fitness in novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(35), 14058-14062.
- Le Pioufle, O., & Declerck, S. (2018). Reducing water availability impacts the development of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 and its ability to take up and transport phosphorus under in vitro conditions. *Frontiers in Microbiology*, 9. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2018.01254>
- Le Pioufle, O., Ganoudi, M., Calonne-salmon, M., Ben Dhaou, F., & Declerck, S. (2019). *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 improves phosphorus uptake and water use efficiency in maize plants during recovery from drought stress. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2019.00897>
- Le Pioufle, O. (2020). Impact of water availability on arbuscular mycorrhizal fungi and role of these root symbionts in plant adaptation to drought. *Thèse. Université Catholique de Louvain*. 255
- Le Stum, H., Bonjean, A., Bouquery, J.-M., Ruch, O., Soppelsa, C., Greccourt, benoît, & Valluis, B. (2017). *Le blé (France Agricole)*.

- Leterme, P., Manichon, H., Roger-Estrade, J. & Buisson, O. (1994). Analyse intégrée des rendements du blé tendre et de leurs causes de variation dans un réseau de parcelles d'agriculteurs du Thymerais. *Agronomie*, 14(6), 341-361
- León, D. G. de, Vahter, T., Zobel, M., Koppel, M., Edesi, L., Davison, J., Al-Quraishy, S., Hozzein, W. N., Moora, M., Oja, J., Vasar, M., & Õpik, M. (2020). Different wheat cultivars exhibit variable responses to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi from organic and conventional farms. *PLOS ONE*, 15(5), e0233878. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233878>
- Les Presses Agronomiques de Gembloux. (1990). Le froment d'hiver conduite de sa culture.
- Li, H., Smith, S. E., Holloway, R. E., Zhu, Y., & Smith, F. A. (2006). Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses. *New Phytologist*, 172(3), 536-543. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01846.x>
- Li, L., Staden, J. van, & Jäger, A. K. (1998). Effects of plant growth regulators on the antioxidant system in seedlings of two maize cultivars subjected to water stress. *Plant Growth Regulation*, 25(2), 81-87.
- Li, T., Lin, G., Zhang, X., Chen, Y., Zhang, S., & Chen, B. (2014). Relative importance of an arbuscular mycorrhizal fungus (*Rhizophagus intraradices*) and root hairs in plant drought tolerance. *Mycorrhiza*, 24(8), 595-602. <https://doi.org/10.1007/s00572-014-0578-3>
- Li, Y., Li, H., Li, Y., & Zhang, S. (2017). Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. *The Crop Journal*, 5(3), 231-239. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2017.01.001>
- Linderman, R. G. (1991). Mycorrhizal interactions in the rhizosphere. In D. L. Keister & P. B. Cregan (Éds.), *The Rhizosphere and Plant Growth : Papers presented at a Symposium held May 8–11, 1989, at the Beltsville Agricultural Research Center (BARC), Beltsville, Maryland* (p. 343-348). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3336-4_73
- Liu, J.-H., Wang, W., Wu, H., Gong, X., & Moriguchi, T. (2015). Polyamines function in stress tolerance : From synthesis to regulation. *Frontiers in Plant Science*, 6, 827. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00827>
- Liu, W., Zhang, Y., Jiang, S., Deng, Y., Christie, P., Murray, P. J., Li, X., & Zhang, J. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi in soil and roots respond differently to phosphorus inputs in an intensively managed calcareous agricultural soil. *Scientific reports*, 6(1), 1-11.
- Lokhandwala, A., & Hoeksema, J. D. (2019). Priming by Arbuscular Mycorrhizal Fungi of Plant Antioxidant Enzyme Production : A Meta-analysis. In *Annual Plant Reviews online* (p. 1069-1084). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0680>
- Maillet, F., Poinot, V., André, O., Puech-Pagès, V., Haouy, A., Gueunier, M., Cromer, L., Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A., Martinez, E. A., Driguez, H., Bécard, G., & Dénarié, J. (2011). Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature*, 469(7328), 58-63. <https://doi.org/10.1038/nature09622>
- Martínez-García, L. B., de Dios Miranda, J., & Pugnaire, F. I. (2012). Impacts of changing rainfall patterns on mycorrhizal status of a shrub from arid environments. *European Journal of Soil Biology*, 50, 64-67. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.12.005>

- Marulanda, A., Azcón, R., & Ruiz-Lozano, J. M. (2003). Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. *Physiologia Plantarum*, 119(4), 526-533. <https://doi.org/10.1046/j.1399-3054.2003.00196.x>
- Marulanda, A., Porcel, R., Barea, J. M., & Azcón, R. (2007). Drought tolerance and antioxidant activities in lavender plants colonized by native drought-tolerant or drought-sensitive *Glomus* species. *Microbial ecology*, 54(3), 543.
- Mbodj, D., Effa-Effa, B., Kane, A., Manneh, B., Gantet, P., Laplaze, L., Diedhiou, A. G., & Grondin, A. (2018). Arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice : Establishment, environmental control and impact on plant growth and resistance to abiotic stresses. *Rhizosphere*, 8, 12-26. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2018.08.003>
- Meidner, H. (1962). The Minimum Intercellular-space CO₂-Concentration (T) of Maize Leaves and its Influence on Stomatal Movements. *Journal of Experimental Botany*, 13(2), 284-293. <https://doi.org/10.1093/jxb/13.2.284>
- Miller, R. M., Jastrow, J. D., & Reinhardt, D. R. (1995). External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecologia*, 103(1), 17-23.
- Mohammad, M. J., Hamad, S. R., & Malkawi, H. I. (2003). Population of arbuscular mycorrhizal fungi in semi-arid environment of Jordan as influenced by biotic and abiotic factors. *Journal of Arid Environments*, 53(3), 409-417. <https://doi.org/10.1006/jare.2002.1046>
- Moradi Tarnabi, Z., 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. <https://doi.org/10.1007/s12298-019-00727-8>
- Morandi, D. (1996). Occurrence of phytoalexins and phenolic compounds in endomycorrhizal interactions, and their potential role in biological control. *Plant and Soil*, 185(2), 241-251. <https://doi.org/10.1007/BF02257529>
- Nagy, R., Drissner, D., Amrhein, N., Jakobsen, I., & Bucher, M. (2009). Mycorrhizal phosphate uptake pathway in tomato is phosphorus-repressible and transcriptionally regulated. *New Phytologist*, 181(4), 950-959. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02721.x>
- Neumann, E., Schmid, B., Römheld, V., & George, E. (2009). Extraradical development and contribution to plant performance of an arbuscular mycorrhizal symbiosis exposed to complete or partial rootzone drying. *Mycorrhiza*, 20(1), 13-23. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0259-9>
- Nezhadahmadi, A., Prodhan, Z. H., & Faruq, G. (2013). Drought Tolerance in Wheat. *The Scientific World Journal*, 2013, e610721. <https://doi.org/10.1155/2013/610721>
- OECD. (2021). Perspectives Agricoles de l'OCDE et de la FAO [Data set]. OECD Publishing. <https://doi.org/10.1787/agr-outl-data-fr>
- Paszkowski U. (2006). A journey through signaling in arbuscular mycorrhizal symbioses. <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/j.1469-8137.2006.01840.x>
- Paszkowski, U., Kroken, S., Roux, C., & Briggs, S. P. (2002). Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis.

- Proceedings of the National Academy of Sciences, 99(20), 13324-13329.
<https://doi.org/10.1073/pnas.202474599>
- Paz, C., Öpik, M., Bulascoschi, L., Bueno, C. G., & Galetti, M. (2021). Dispersal of Arbuscular Mycorrhizal Fungi : Evidence and Insights for Ecological Studies. *Microbial Ecology*, 81(2), 283-292.
<https://doi.org/10.1007/s00248-020-01582-x>
- Pellegrino, E. (2015). Responses of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi : A meta-analysis of field studies from 1975 to 2013. *Soil Biology*, 8.
- Peterson, R. L., & Massicotte, H. B. (2004). Exploring structural definitions of mycorrhizas, with emphasis on nutrient-exchange interfaces. *Canadian Journal of Botany*, 82(8), 1074-1088.
<https://doi.org/10.1139/b04-071>
- Petipas, R. H., González, J. B., Palmer, T. M., & Brody, A. K. (2017). Habitat-specific AMF symbioses enhance drought tolerance of a native Kenyan grass. *Acta Oecologica*, 78, 71-78.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.12.005>
- PlantUse. (s. d.). *Triticum turgidum*—PlantUse. Consulté 10 mars 2022, à l'adresse
https://uses.plantnet-project.org/fr/Triticum_turgidum#subsp._durum
- Plouznikoff, K., Declerck, S., & Calonne-Salmon, M. (2016). Mitigating Abiotic Stresses in Crop Plants by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. In C. M. F. Vos & K. Kazan (Éds.), *Belowground Defence Strategies in Plants* (p. 341-400). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-42319-7_15
- Powell, J. R., Parrent, J. L., Hart, M. M., Klironomos, J. N., Rillig, M. C., & Maherali, H. (2009). Phylogenetic trait conservatism and the evolution of functional trade-offs in arbuscular mycorrhizal fungi. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1676), 4237-4245. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1015>
- Pozo, M. J., Cordier, C., Dumas-Gaudot, E., Gianinazzi, S., Barea, J. M., & Azcón-Aguilar, C. (2002). Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on defence responses to *Phytophthora* infection in tomato plants. *Journal of Experimental Botany*, 53(368), 525-534.
<https://doi.org/10.1093/jexbot/53.368.525>
- Pozo, M. J., Verhage, A., García-Andrade, J., García, J. M., & Azcón-Aguilar, C. (2009). Priming Plant Defence Against Pathogens by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. In C. Azcón-Aguilar, J. M. Barea, S. Gianinazzi, & V. Gianinazzi-Pearson (Éds.), *Mycorrhizas—Functional Processes and Ecological Impact* (p. 123-135). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-87978-7_9
- Pritchard, S. G., & Amthor, J. S. (2005). *Crops and environmental change*.
- Priyadharsini, P., & Muthukumar, T. (2015). Insight into the Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Sustainable Agriculture. In P. Thangavel & G. Sridevi (Éds.), *Environmental Sustainability : Role of Green Technologies* (p. 3-37). Springer India. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2056-5_1
- Querejeta, J. I., Allen, M. F., Alguacil, M. M., & Roldán, A. (2007). Corrigendum to : Plant isotopic composition provides insight into mechanisms underlying growth stimulation by AM fungi in a semiarid environment. *Functional Plant Biology*, 34(9), 860-860.
https://doi.org/10.1071/fp07061_co

- Querejeta, J. I., Allen, M. F., Caravaca, F., & Roldán, A. (2006). Differential modulation of host plant $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ by native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid environment. *New Phytologist*, 169(2), 379-387. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01599.x>
- 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. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01056>
- Requena, N., Perez-Solis, E., Azcón-Aguilar, C., Jeffries, P., & Barea, J.-M. (2001). Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Applied and environmental microbiology*, 67(2), 495-498.
- Reynolds, M. P., Lewis, J. M., Ammar, K., Basnet, B. R., Crespo-Herrera, L., Crossa, J., Dhugga, K. S., Dreisigacker, S., Juliana, P., Karwat, H., Kishii, M., Krause, M. R., Langridge, P., Lashkari, A., Mondal, S., Payne, T., Pequeno, D., Pinto, F., Sansaloni, C., ... Braun, H. J. (2021). Harnessing translational research in wheat for climate resilience. *Journal of Experimental Botany*, 72(14), 5134-5157. Scopus. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab256>
- Richardson, A. E., Barea, J.-M., McNeill, A. M., & Prigent-Combaret, C. (2009). Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant and Soil*, 321(1), 305-339. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9895-2>
- Rillig, M. C., Maestre, F. T., & Lamit, L. J. (2003). Microsite differences in fungal hyphal length, glomalin, and soil aggregate stability in semiarid Mediterranean steppes. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(9), 1257-1260.
- Rodriguez, D., Goudriaan, J., Oyarzabal, M., & Pomar, M. C. (1996). Phosphorus nutrition and water stress tolerance in wheat plants. *Journal of Plant Nutrition*, 19(1), 29-39. <https://doi.org/10.1080/01904169609365104>
- Ruiz-Lozano, J., & Azcón, R. (1995). Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status—Ruiz-Lozano—1995—*Physiologia Plantarum*—Wiley Online Library. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1399-3054.1995.tb00865.x>
- Ruiz-Lozano, J., Porcel, R., Bárzana, G., Azcón, R., & Aroca, R. (2012). Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis to Plant Drought Tolerance : State of the Art. In R. Aroca (Ed.), *Plant Responses to Drought Stress : From Morphological to Molecular Features* (p. 335-362). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_13
- Ruth, B., Khalvati, M., & Schmidhalter, U. (2011). Quantification of mycorrhizal water uptake via high-resolution on-line water content sensors. *Plant and Soil*, 342(1), 459-468. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0709-3>
- Sahraoui, A. L. (2013). La Mycorhize à arbuscules : Quels bénéfices pour l'homme et son environnement dans on contexte de développement durable? Synthèse: *Revue des Sciences et de la Technologie*, 26, 06-19.
- Sanchez-Blanco, J., Ferrandez, T., Morales, A., Morte, A., & Alarcon, J. J. (2003). Variations in water status, gas exchange, and growth in *Rosmarinus officinalis* plants infected with *Glomus*

deserticola under drought conditions—ScienceDirect.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0176161704706318>

- Sankar, B., Jaleel, C. A., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Somasundaram, R., & Panneerselvam, R. (2008). Relative efficacy of water use in five varieties of *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench. Under water-limited conditions. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 62(1), 125-129. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2007.09.025>
- Savary, R., Masclaux, F. G., Wyss, T., Droh, G., Cruz Corella, J., Machado, A. P., Morton, J. B., & Sanders, I. R. (2018). A population genomics approach shows widespread geographical distribution of cryptic genomic forms of the symbiotic fungus *Rhizophagus irregularis*. *The ISME Journal*, 12(1), 17-30. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.153>
- Scholander P. F., Hammel H. T., Brandstreet E. T. & Hemmingsen E. (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346
- Sharp, R. E., & Davis, W. J. (1989). Regulation of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. In *Plants Under Stress : Biochemistry, Physiology and Ecology and Their Application to Plant Improvement*. Cambridge University Press.
- Sharpley, A. (1997). Phosphorus availability. Publication dans USDA ARS. Consulté le 2 décembre 2022, en ligne sur <https://www.ars.usda.gov/research/publications/publication/?seqNo115=84257>
- Shi, J.-F., Mao, X.-G., Jing, R.-L., Pang, X.-B., Wang, Y.-G., & Chang, X.-P. (2010). Gene expression profiles of response to water stress at the jointing stage in wheat. *Agricultural Sciences in China*, 9(3), 325-330.
- Sieberer, B. J., Chabaud, M., Fournier, J., Timmers, A. C. J., & Barker, D. G. (2012). A switch in Ca²⁺ spiking signature is concomitant with endosymbiotic microbe entry into cortical root cells of *Medicago truncatula*. *The Plant Journal*, 69(5), 822-830. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2011.04834.x>
- SillonBelge. (2020, septembre 24). Le blé dur, une opportunité crédible dans la diversification de nos grandes cultures? Le Sillon Belge. Consulté le 10 mars 2022, en ligne sur <https://www.sillonbelge.be/6557/article/2020-09-24/le-ble-dur-une-opportunite-credibile-dans-la-diversification-de-nos-grandes>
- Silva, I. R. da, Mello, C. M. A. de, Ferreira Neto, R. A., Silva, D. K. A. da, Melo, A. L. de, Oehl, F., & Maia, L. C. (2014). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi along an environmental gradient in the Brazilian semiarid. *Applied Soil Ecology*, 84, 166-175. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.07.008>
- Singh, A. K., Hamel, C., DePauw, R. M., & Knox, R. E. (2012). Genetic variability in arbuscular mycorrhizal fungi compatibility supports the selection of durum wheat genotypes for enhancing soil ecological services and cropping systems in Canada. *Canadian Journal of Microbiology*, 58(3), 293-302. <https://doi.org/10.1139/w11-140>
- Singh, D. K., Sale, P. W. G., Pallaghy, C. K., & Singh, V. (2000). Role of proline and leaf expansion rate in the recovery of stressed white clover leaves with increased phosphorus concentration. *New Phytologist*, 146(2), 261-269. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00643.x>
- Singh, D., Mathimaran, N., Boller, T., & Kahmen, A. (2019). Bioirrigation : A common mycorrhizal network facilitates the water transfer from deep-rooted pigeon pea to shallow-rooted finger

- millet under drought. *Plant and Soil*, 440(1), 277-292. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04082-1>
- Singh Gahoonia, T., Care, D., & Nielsen, N. E. (1997). Root hairs and phosphorus acquisition of wheat and barley cultivars. *Plant and Soil*, 191(2), 181-188. <https://doi.org/10.1023/A:1004270201418>
- Smirnoff, N. (1998). Plant resistance to environmental stress. *Current Opinion in Biotechnology*, 9(2), 214-219. [https://doi.org/10.1016/S0958-1669\(98\)80118-3](https://doi.org/10.1016/S0958-1669(98)80118-3)
- Smith, F. A., & Smith, S. E. (1997). Tansley Review No. 96 Structural diversity in (vesicular)–arbuscular mycorrhizal symbioses. *The New Phytologist*, 137(3), 373-388. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00848.x>
- Smith, S. E., & Gianinazzi-Pearson, V. (1988). Physiological Interactions Between Symbionts in Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 39(1), 221-244. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.39.060188.001253>
- Smith, S. E., Jakobsen, I., Grønlund, M., & Smith, F. A. (2011). Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition : Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition. *Plant Physiology*, 156(3), 1050-1057. <https://doi.org/10.1104/pp.111.174581>
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press.
- Smith, S. E., Smith, F. A., & Jakobsen, I. (2004). Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses : The contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New phytologist*, 162(2), 511-524.
- Solomon, K. F., Labuschagne, M. T., & Bennie, A. T. P. (2003). Responses of Ethiopian durum wheat (*Triticum turgidum* var durum L.) genotypes to drought stress. *South African Journal of Plant and Soil*, 20(2), 54-58. <https://doi.org/10.1080/02571862.2003.10634908>
- Spollen, W. G., Sharp, R. E., Saab, I. N., & Wu, Y. (1993). Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials. In *Water Deficits, Plant Responses From Cell to Community*.
- Statista Research Department. (2022). Principaux pays producteurs de blé Monde 2021. Statista. <https://fr.statista.com/statistiques/559831/principaux-pays-producteurs-de-ble-dans-le-monde/>
- Stürmer, S. L., Bever, J. D., & Morton, J. B. (2018). Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) : A phylogenetic perspective on species distribution patterns. *Mycorrhiza*, 28(7), 587-603.
- Symanczik, S., Courty, P.-E., Boller, T., Wiemken, A., & Al-Yahya'ei, M. N. (2015). Impact of water regimes on an experimental community of four desert arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) species, as affected by the introduction of a non-native AMF species. *Mycorrhiza*, 25(8), 639-647. <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0638-3>
- Toler, H. D., Morton, J. B., & Cumming, J. R. (2005). Growth and Metal Accumulation of Mycorrhizal Sorghum Exposed to Elevated Copper and Zinc. *Water, Air, and Soil Pollution*, 164(1), 155-172. <https://doi.org/10.1007/s11270-005-2718-z>

- Turpin, N., Vernier, F., & Joncour, F. (1997). Transferts de nutriments des sols vers les eaux—Influence des pratiques agricoles—Synthèse bibliographique. *Ingénieries eau-agriculture-territoires*, 11, 3-16.
- United Nations. (2021a). Global Population Growth and Sustainable Development.
- United Nations. (2021b). Population Division | . <https://www.un.org/development/desa/pd/>
- USDA. (2022). Area, Yield and Production. https://ipad.fas.usda.gov/cropexplorer/util/new_get_psd_data.aspx?regionid=sasia
- Van Gansberghe, P. (2021). Effets de *Rhizophagus irregularis* et de *Bacillus velezensis*, seuls ou combinés, sur le développement du blé infecté ou non par *Zymoseptoria tritici* en conditions semi-hydroponiques. Mémoire. Université Catholique de Louvain. 113.
- Vurukonda, S. S. K. P., Vardharajula, S., Shrivastava, M., & SkZ, A. (2016). Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*, 184, 13-24. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.003>
- Wakelin, S. A., Gomez-Gallego, M., Jones, E., Smaill, S., Lear, G., & Lambie, S. (2018). Climate change induced drought impacts on plant diseases in New Zealand. *Australasian Plant Pathology*, 47(1), 101-114. <https://doi.org/10.1007/s13313-018-0541-4>
- Wang, E., Yu, N., Bano, S. A., Liu, C., Miller, A. J., Cousins, D., Zhang, X., Ratet, P., Tadege, M., Mysore, K. S., Downie, J. A., Murray, J. D., Oldroyd, G. E. D., & Schultze, M. (2014). A H⁺-ATPase That Energizes Nutrient Uptake during Mycorrhizal Symbioses in Rice and *Medicago truncatula*. *The Plant Cell*, 26(4), 1818-1830. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.120527>
- Wang, W., Shi, J., Xie, Q., Jiang, Y., Yu, N., & Wang, E. (2017). Nutrient Exchange and Regulation in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Molecular Plant*, 10(9), 1147-1158. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>
- Wang, Y., Zhou, L., Ping, X., Jia, Q., & Li, R. (2018). Ten-year variability and environmental controls of ecosystem water use efficiency in a rainfed maize cropland in Northeast China. *Field Crops Research*, 226, 48-55. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.07.006>
- Werner, G. D. A., & Kiers, E. T. (2015). Partner selection in the mycorrhizal mutualism. *New Phytologist*, 205(4), 1437-1442. <https://doi.org/10.1111/nph.13113>
- Whipss, J. M. (2004). Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/b04-082>
- World Population Prospects—Population Division—United Nations. (s. d.). Consulté 3 mars 2022, à l'adresse <https://population.un.org/wpp/>
- Wright, S. F., Franke-Snyder, M., Morton, J. B., & Upadhyaya, A. (1996). Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant and Soil*, 181(2), 193-203. <https://doi.org/10.1007/BF00012053>
- Wu, G.-Q., Liang, N., Feng, R.-J., & Zhang, J.-J. (2013). Evaluation of salinity tolerance in seedlings of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) cultivars using proline, soluble sugars and cation accumulation criteria. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(9), 2665-2674. <https://doi.org/10.1007/s11738-013-1298-6>

- Wu, Q.-S., He, J.-D., Srivastava, A. K., Zou, Y.-N., & Kuča, K. (2019). Mycorrhizas enhance drought tolerance of citrus by altering root fatty acid compositions and their saturation levels. *Tree Physiology*, 39(7), 1149-1158. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz039>
- Wu, Q.-S., Liu, C.-Y., Zhang, D.-J., Zou, Y.-N., He, X.-H., & Wu, Q.-H. (2016). Mycorrhiza alters the profile of root hairs in trifoliate orange. *Mycorrhiza*, 26(3), 237-247.
- Wu, Q.-S., & Zou, Y.-N. (2017). Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Tolerance of Drought Stress in Plants. In Q.-S. Wu (Éd.), *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (p. 25-41). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-10-4115-0_2
- Wu, Q.-S., Zou, Y.-N., & He, X.-H. (2011). Differences of hyphal and soil phosphatase activities in drought-stressed mycorrhizal trifoliate orange (*Poncirus trifoliata*) seedlings. *Scientia Horticulturae*, 129(2), 294-298. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.03.051>
- Yang, C., Ellouze, W., Navarro-Borrell, A., Taheri, A. E., Klabi, R., Dai, M., Kabir, Z., & Hamel, C. (2014). Management of the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in Sustainable Crop Production. In Z. M. Solaiman, L. K. Abbott, & A. Varma (Éds.), *Mycorrhizal Fungi : Use in Sustainable Agriculture and Land Restoration* (p. 89-118). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-45370-4_7
- Yang, C., Hamel, C., Schellenberg, M. P., Perez, J. C., & Berbara, R. L. (2010). Diversity and Functionality of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Three Plant Communities in Semiarid Grasslands National Park, Canada. *Microbial Ecology*, 59(4), 724-733. <https://doi.org/10.1007/s00248-009-9629-2>
- Yang, S.-Y., Grønlund, M., Jakobsen, I., Grotemeyer, M. S., Rentsch, D., Miyao, A., Hirochika, H., Kumar, C. S., Sundaresan, V., Salamin, N., Catausan, S., Mattes, N., Heuer, S., & Paszkowski, U. (2012). Nonredundant Regulation of Rice Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis by Two Members of the PHOSPHATE TRANSPORTER1 Gene Family. *The Plant Cell*, 24(10), 4236-4251. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.104901>
- Yuan, H. M., Blackwell, M., Mcgrath, S., George, T. S., Granger, S. H., Hawkins, J. M. B., Dunham, S., & Shen, J. B. (2016). Morphological responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) roots to phosphorus supply in two contrasting soils. *The Journal of Agricultural Science*, 154(1), 98-108. <https://doi.org/10.1017/S0021859615000702>
- Zadoks, J. C., Chang, T. T., & Konzak, C. F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14(6), 415-421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>
- Zafar-ul-Hye, M., Danish, S., Abbas, M., Ahmad, M., & Munir, T. M. (2019). ACC Deaminase Producing PGPR *Bacillus amyloliquefaciens* and *Agrobacterium fabrum* along with Biochar Improve Wheat Productivity under Drought Stress. *Agronomy*, 9(7), 343. <https://doi.org/10.3390/agronomy9070343>
- Zargar, S. M., Gupta, N., Nazir, M., Mahajan, R., Malik, F. A., Sofi, N. R., Shikari, A. B., & Salgotra, R. K. (2017). Impact of drought on photosynthesis : Molecular perspective. *Plant Gene*, 11, 154-159. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2017.04.003>
- Zhang, L., Feng, G., & Declerck, S. (2018). Signal beyond nutrient, fructose, exuded by an arbuscular mycorrhizal fungus triggers phytate mineralization by a phosphate solubilizing bacterium. *The ISME Journal*, 12(10), 2339-2351. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0171-4>

- Zhang, S., Lehmann, A., Zheng, W., You, Z., & Rillig, M. C. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain yields : A meta-analysis. *New Phytologist*, 222(1), 543-555. <https://doi.org/10.1111/nph.15570>
- Zhang, Y., Yao, Q., Li, J., Hu, Y., & Chen, J. (2014). Growth Response and Nutrient Uptake of *Eriobotrya japonica* Plants Inoculated with Three Isolates of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Under Water Stress Condition. *Journal of Plant Nutrition*, 37(5), 690-703. <https://doi.org/10.1080/01904167.2013.868478>
- Zhao, C., Liu, B., Piao, S., Wang, X., Lobell, D. B., Huang, Y., Huang, M., Yao, Y., Bassu, S., & Ciais, P. (2017). Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(35), 9326-9331.
- Zhu, Y.-G., Smith, S. E., Barritt, A. R., & Smith, F. A. (2001). Phosphorus (P) efficiencies and mycorrhizal responsiveness of old and modern wheat cultivars. *Plant and Soil*, 237(2), 249-255. <https://doi.org/10.1023/A:1013343811110>
- Zou, Y. -N., Wu, Q. -S., & Kuča, K. (2021). Unravelling the role of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating the oxidative burst of plants under drought stress. *Plant Biology*, 23(S1), 50-57. <https://doi.org/10.1111/plb.13161>

9. Annexes

4.1. Annexe 1 : Préparation de la solution Hoagland réduite de 90% en Pi (Hoagland lowPi)

Trois solutions mères (A, B et C) ont été préparées séparément afin de garder une bonne solubilité des éléments.

Solution A	g/L
NH ₄ NO ₃ (ammonium nitrate) (90)	8,00
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O (calcium nitrate) (677)	82,60
KNO ₃ (potassium nitrate) (47)	35,70
KCl (potassium chloride) (42)	4,51
K ₂ SO ₄ (potassium sulfate) (1019)	10,54

Dissolve in 800 ml of H₂O type II

Adjust pH at 5.3

Adjust volume to 1 liter with H₂O type II

Solution B	g/L
KNO ₃ (potassium nitrate) (47)	5,000
KH ₂ PO ₄ (potassium dihydrogenophosphate) (53)	2,740
MgSO ₄ ·7H ₂ O (magnesium sulfate heptahydrate) (32)	12,040
MnSO ₄ ·H ₂ O (manganese sulfate monohydrate) (35)	0,053
H ₃ BO ₃ (boric acid) (125)	0,140
CuSO ₄ ·5H ₂ O (copper sulfate pentahydrate) (20)	0,015
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ·4H ₂ O (ammonium molybdate tetrahydrate) (111)	0,008
ZnSO ₄ ·7H ₂ O (zinc sulfate heptahydrate) (74)	0,060

Dissolve in 800 ml of H₂O type II

Adjust pH at 4.4

Adjust volume to 1 liter with H₂O type II

Solution C	g/L
C ₁₀ H ₁₂ FeN ₂ NaO ₈ (Fe-EDTA) (122)	1,9

To prepare 1 liter volume of solution

10 ml of solution A

10 ml of solution B

10 ml of solution C

Dissolve completely in 800 ml of H₂O type II

Adjust pH at 5.6

Adjust volume to 1 liter with H₂O type II

4.2. Annexe 2 : Paramètres d'échanges gazeux foliaires après la période de récupération (T2) chez El4x_252 et Furio_camillo

Tableau 22 - Effets du CMA *R. irregularis* MUCL 49556 et du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) sur le taux net d'assimilation de CO₂ (A) (μmol CO₂ m⁻²s⁻¹), la conductance stomatique (g_s) (mmol H₂O m⁻²s⁻¹), le flux de transpiration (E) (mmol m⁻²s⁻¹) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) (μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O) des plantes de blé de la variété El4x_252 après une période de récupération de 72 heures.

El4x_252				
Traitement	A (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	E (mmol m ⁻² s ⁻¹)	g _s (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	EUE _i (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)
M	2,31 ± 1,85	0,96 ± 0,94	119,2 ± 61,5	0,97 ± 1,7
NM	1,92 ± 2,28	1,33 ± 1,42	122,1 ± 84,9	0,57 ± 1,74
100%	2,5 ± 1,72 ab	0,89 ± 0,78	125,2 ± 77,2	1,55 ± 0,98
50%	2,67 ± 2,01 a	1,4 ± 1,3	128,9 ± 74	1,04 ± 0,66
25%	1,03 ± 2,08 b	0,99 ± 1,35	103,1 ± 62,2	-0,41 ± 2,62
100%-M	2,79 ± 1,72	1,02 ± 0,86	138,1 ± 76,3	1,72 ± 1,1
100%-NM	1,72 ± 1,78	0,52 ± 0,42	90,6 ± 83,1	1,12 ± 0,47
50%-M	2,71 ± 1,68	1,21 ± 1,18	116,3 ± 40,7	1,05 ± 0,7
50%-NM	2,62 ± 2,62	1,68 ± 1,55	146,7 ± 109	1,03 ± 0,68
25%-M	0,64 ± 1,77	0,42 ± 0,48	86,5 ± 58,1	-0,64 ± 2,94
25%-NM	1,34 ± 2,45	1,45 ± 1,7	116,4 ± 68,7	-0,24 ± 2,67
Effets (p-valeur)				
Régime	0,0446	0,4772	0,5243	0,0502
Mycorhization	0,9712	0,8664	0,9140	0,7915
Régime*Mycorhization	0,9752	0,7783	0,5214	0,8477
Table[bloc] (% du total)	46,8	75	40,4	21,6

Les valeurs représentent les moyennes ± écarts-types des différents traitements. Les différences entre les différents niveaux du régime hydrique sont symbolisées par les lettres minuscules (a, b, c) et ont été testées à partir du modèle mixte GLM à l'aide d'un test HSD-Tukey ($p \leq 0,05$). En cas d'absence de lettres, cela signifie que, pour chaque facteur, les différents niveaux ne sont pas significativement différents ($p \leq 0,05$). Le tableau reprend également les effets des différents facteurs, de leur interaction et les pourcentages des effets dû aux facteurs aléatoires.

Tableau 23 – Effets du CMA *R. irregularis* MUCL 49556 et des différents régimes hydriques (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) sur le taux net d'assimilation de CO₂ (A) (μmol CO₂ m⁻²s⁻¹), la conductance stomatique (g_s) (mmol H₂O m⁻²s⁻¹), le flux de transpiration (E) (mmol m⁻²s⁻¹) et l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (EUE_i) (μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O) des plantes de blé Furio_camillo après une période de récupération de 72 heures.

Furio_camillo				
Traitement	A (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	E (mmol m ⁻² s ⁻¹)	g _s (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	EUE _i (μmol CO ₂ mol ⁻¹ H ₂ O)
M	2,45 ± 2,19	1,34 ± 1,4	177,6 ± 159,3	0,73 ± 2,48
NM	1,76 ± 1,22	0,85 ± 0,82	110,8 ± 70,6	1,54 ± 2,13
100%	2,25 ± 1,28	1,18 ± 0,89	129,5 ± 62,1	1,08 ± 0,39
50%	2,4 ± 2,18	1,23 ± 1,76	134 ± 102,7	1,73 ± 2,03
25%	1,99 ± 2,51	1,14 ± 1,07	221 ± 226	-0,06 ± 3,79
100%-M	2,2 ± 1,33	1,3 ± 0,91	131 ± 58,8	1,1 ± 0,4
100%-NM	2,37 ± 1,36	0,93 ± 0,92	126,3 ± 77,8	1,03 ± 0,44
50%-M	2,8 ± 2,32	1,51 ± 2	151,8 ± 107	1,32 ± 0,76
50%-NM	1,34 ± 1,63	0,5 ± 0,6	86,4 ± 89,6	2,83 ± 4,02
25%-M	2,3 ± 3,12	1,16 ± 1,17	274,2 ± 264,5	-0,55 ± 4,69
25%-NM	1,36 ± 0,19	1,11 ± 1,06	114,6 ± 62,6	0,91 ± 0,56
Effets (p-valeur)				
Régime	0,4338	0,6398	0,5827	0,2478
Mycorhization	0,4004	0,7766	0,1678	0,3778
Régime*Mycorhization	0,8099	0,8782	0,7419	0,6556
Table[bloc] (% du total)	50,5	61,9	8,6	31,5

Les valeurs représentent les moyennes ± écarts-types des différents traitements. Pour chaque facteur, les différents niveaux ne sont pas significativement différents ($p \leq 0,05$). Cela a été testé à l'aide du modèle mixte GLM à l'aide d'un test HSD-Tukey ($p \leq 0,05$). C'est pourquoi aucune lettre n'est indiquée dans ce tableau. Le tableau reprend également les effets des différents facteurs, de leur interaction et les pourcentages des effets dû aux facteurs aléatoires.

4.3. Annexe 3 : Moyennes $\pm$ écarts-types du potentiel hydrique des plantes avant et après réhydratation

Tableau 24 – Potentiel hydrique des plantes des quatre variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo) en fonction du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) et de la mycorhization (M et NM) après le stress hydrique de 28 jours.

Traitement	Astérix	Balsamo	El4x_252	Furio_camillo
M	-7,23 $\pm$ 3,16 n = 11	-12,41 $\pm$ 11,35 n = 6	-10,77 $\pm$ 8,04 n = 13	-11,73 $\pm$ 7,93 n = 14
NM	-12,25 $\pm$ 5,52 n = 5	-9,87 $\pm$ 3,13 n = 6	-15,75 $\pm$ 12,14 n = 8	-8,29 $\pm$ 2,93 n = 6
100%	-9,14 $\pm$ 5,67 n = 7	-11,97 $\pm$ 9,91 n = 8	-8,91 $\pm$ 4,27 n = 8	-9,19 $\pm$ 3,58 n = 8
50%	-9,36 $\pm$ 3,91 n = 7	-9,5 $\pm$ 1,62 n = 4	-9,03 $\pm$ 2,67 n = 9	-7,91 $\pm$ 2,33 n = 8
25%	-5,62 $\pm$ 0,88 n = 2	n = 0	-28,37 $\pm$ 13,25 n = 4	-19,31 $\pm$ 11,63 n = 4
100%-M	-6,25 $\pm$ 0,25 n = 4	-13,94 $\pm$ 14,3 n = 4	-9,12 $\pm$ 4,97 n = 6	-9,85 $\pm$ 4,05 n = 5
100%-NM	-13 $\pm$ 7,55 n = 3	-10 $\pm$ 3,81 n = 4	-8,25 $\pm$ 1,77 n = 2	-8,08 $\pm$ 3,02 n = 3
50%-M	-8,65 $\pm$ 4,45 n = 5	-9,37 $\pm$ 1,59 n = 2	-8,37 $\pm$ 1,72 n = 6	8,39 $\pm$ 2,03 n = 7
50%-NM	-11,12 $\pm$ 1,94 n = 2	-9,62 $\pm$ 2,3 n = 2	-10,33 $\pm$ 4,16 n = 3	-4,5 n = 1
25%-M	-5,62 $\pm$ 0,88 n = 2	n = 0	-35 n = 1	-28,12 $\pm$ 9,72 n = 2
25%-NM	n = 0	n = 0	-26,17 $\pm$ 15,3 n = 3	-10,5 $\pm$ 0,71 n = 2

Tableau 25 – Potentiel hydrique des plantes des quatre variétés de blé (Astérix, Balsamo, El4x_252 et Furio_camillo) en fonction du régime hydrique (100% de la CC, 50% de la CC et 25% de la CC) et de la mycorhization (M et NM) après la période de récupération de 72 heures (T2).

Traitement	Astérix	Balsamo	El4x_252	Furio_camillo
M	-10,75 $\pm$ 6,31 n = 20	-11,17 $\pm$ 5,54 n = 12	-13,39 $\pm$ 8,44 n = 19	-11,46 $\pm$ 6,44 n = 23
NM	-10,52 $\pm$ 8,98 n = 10	-12,82 $\pm$ 9,67 n = 17	-14,96 $\pm$ 9,39 n = 13	-10,81 $\pm$ 7,82 n = 12
100%	-7,32 $\pm$ 1,85 n = 11	-9,25 $\pm$ 3,81 n = 12	-9,98 $\pm$ 3,54 a n = 11	-9 $\pm$ 3,18 n = 12
50%	-11,56 $\pm$ 6,19 n = 12	-11,42 $\pm$ 6,76 n = 12	-11,44 $\pm$ 4 a n = 12	-9,34 $\pm$ 2,94 n = 11
25%	-14,43 $\pm$ 11,52 n = 7	-20,8 $\pm$ 13,3 n = 5	-22,44 $\pm$ 12 b n = 9	-15,21 $\pm$ 10,01 n = 12
100%-M	-7,14 $\pm$ 1,98 n = 7	-10 $\pm$ 4,89 n = 6	-9,72 $\pm$ 3,75 n = 8	-9,75 $\pm$ 3,5 n = 8
100%-NM	-7,62 $\pm$ 1,83 n = 4	-8,5 $\pm$ 2,59 n = 6	-10,67 $\pm$ 3,51 n = 3	-7,5 $\pm$ 1,96 n = 4
50%-M	-12,87 $\pm$ 7,07 n = 8	-12,33 $\pm$ 6,35 n = 6	-11,32 $\pm$ 4 n = 7	-8,94 $\pm$ 3,39 n = 8
50%-NM	-8,94 $\pm$ 3,17 n = 4	-10,5 $\pm$ 7,62 n = 6	-11,6 $\pm$ 4,46 n = 5	-10,42 $\pm$ 0,72 n = 3
25%-M	-12,4 $\pm$ 7,98 n = 5	NA	-24,37 $\pm$ 12,47 n = 4	-16,28 $\pm$ 9,22 n = 7
25%-NM	-19,5 $\pm$ 21,92 n = 2	-20,8 $\pm$ 13,25 n = 5	-20,9 $\pm$ 12,9 n = 5	-13,7 $\pm$ 11,98 n = 5
Effets (p-valeur)				
Régime hydrique	0,1003	NA	0,0010	0,0983
Mycorhization	0,4684	NA	0,7442	0,6142
Régime*Mycorhization	0,4380	NA	0,9398	0,7947
Table[bloc] (% du total)	0	8,9	30,3	4,2

Les valeurs représentent les moyennes $\pm$ écarts-types des différents traitements. Les différences entre les différents niveaux du régime hydrique sont symbolisées par les lettres minuscules (a, b, c) et ont été testées à partir du modèle mixte GLM à l'aide d'un test HSD-Tukey ($p \leq 0,05$). En cas d'absence de lettres, cela signifie que, pour chaque facteur, les différents niveaux ne sont pas significativement différents ($p \leq 0,05$). Le nombre « n » indique le nombre de répétitions par traitement effectué. Le tableau reprend également les effets des différents facteurs, de leur interaction et les pourcentages des effets dus aux facteurs aléatoires.

Effets du champignon mycorhizien à arbuscules *Rhizophagus irregularis* sur la résistance à la sécheresse chez le blé dur

Comparaisons de géotypes avec différents niveaux de résistance au stress hydrique

Présenté par Pauline Bontemps

L'agriculture est l'un des secteurs les plus affectés par les périodes de sécheresse. Ces dernières peuvent provoquer une perte de rendement importante aux cultures, rendant la sécurité alimentaire de plus en plus incertaine. Le blé est la deuxième céréale la plus produite au monde et représente une base importante de notre régime alimentaire. Cependant, la sécheresse menace de plus en plus cette plante cultivée car elle affecte sérieusement ses différents stades végétatifs et reproductifs, pouvant induire des pertes considérables.

Pour faire face à ces problèmes de sécheresse, différents moyens sont déjà mis en œuvre. Parmi eux, l'utilisation de microorganismes tels que les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) fait preuve d'un intérêt grandissant. En effet, naturellement présents dans nos écosystèmes, ces champignons en association symbiotique avec les plantes, permettent d'améliorer la productivité de ces dernières, notamment en conditions de sécheresse. La sélection d'espèces résistantes fait également partie de la solution. La combinaison de ces deux méthodes semble être une solution plus résiliente que l'irrigation car elle permet de réduire l'utilisation de l'eau par l'agriculture.

Le projet SolACE a pour objectif d'aider l'agriculture européenne à faire face aux problèmes de sécheresse par le biais du développement de nouveaux géotypes résistants ainsi que par des innovations dans la gestion des agroécosystèmes afin d'améliorer l'efficacité de l'utilisation de l'eau, de l'azote et du phosphore. Dans le cadre de ce projet, ce mémoire s'intéresse plus particulièrement à l'optimisation de l'utilisation de l'eau grâce aux CMA chez le blé dur. L'objectif de ce mémoire est d'évaluer l'effet du CMA *R. irregularis* MUCL 49556 sur la capacité de résistance et de récupération à la sécheresse de quatre géotypes de blé dur ayant différents niveaux de tolérance au stress hydrique.

La variété Astérix, sensible à une forte sécheresse, a particulièrement été mise en évidence pour son intérêt à être associée au CMA *R. irregularis* MUCL 49556 car ce dernier permet d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée des plantes en conditions de stress hydrique fort. De plus, un effet positif du CMA en conditions normales de précipitations a été observé sur la taille et le poids de l'épi chez Balsamo, variété résistante au stress hydrique. Cependant, un effet négatif du CMA sur l'efficacité de la photosynthèse après la période de récupération a été observé chez cette variété. En l'absence de stress hydrique, un effet positif du CMA sur la croissance de El4x_252, variété plutôt sensible au stress hydrique, a été observé. Aucun effet du CMA n'a été observé sur les plantes de la variété Furio_camillo.

D'un point de vue agronomique, les variétés Astérix et Balsamo semblent les plus intéressantes à sélectionner pour produire du blé dur en conditions de sécheresse en raison de leurs performances de croissance et leur potentiel de rendement dans ces conditions.

Ce mémoire a permis de mettre en évidence que la combinaison des variétés de blé dur plutôt sensibles au stress hydrique avec la présence du CMA est une solution qui semble nous permettre d'aborder notre gestion de l'eau dans l'agriculture de manière plus efficiente. En revanche, ce mémoire a également mis en évidence la complexité des interactions hôte-champignon-environnement, bien que les conditions de cette expérience aient été « contrôlées » en serres. En effet, les réponses apportées dans ce mémoire n'ont pas toujours été vérifiées chez toutes les variétés.