

La Mycorhize à arbuscules : quels bénéfices pour l'homme et son environnement dans un contexte de développement durable ?

Anissa Lounès-Hadj Sahraoui

Unité de Chimie Environnementale et Interactions sur le Vivant (UCEIV).

Université du Littoral Côte d'Opale (ULCO), Université Lille Nord de France,
50, Rue Ferdinand Buisson. F-62228 Calais, FRANCE.

Article invité

ملخص

إن الميكوريزا التي تمثل حالة تعايش تكافلي بين جذور النباتات والفطريات الجذرية تظهر كعنصر أساسي لخدمات النظم البيئية التي تقدمها الطبيعة للمجتمع البشري. والواقع أن هذا التعايش الميكوريزي يلعب دوراً أساسياً في تخزين ثاني أكسيد الكربون، في دورة المواد الغذائية، وفي التنوع الحيوي النباتي وإنتاجية النظم البيئية الطبيعية والزراعية. لهذا السبب ونظراً لأهمية التنمية المستدامة، في الوقت الحالي فإن استخدام الميكوريزا يعتبر تحدياً كبيراً، ليس فقط من أجل زراعة تسمح بالحد من المدخلات الكيميائية لتحسين نوعية وكمية إنتاج المحاصيل ولكن أيضاً لإدارة ومعالجة التربة المتدهورة محترمة بذلك صحة الإنسان والبيئة. إن التعايش الميكوريزي وخاصة الشجرية منه الذي تخص أكثر من 80% من النباتات البرية وتقريباً كل النباتات المزروعة، يؤدي إلى نمو أفضل ومقاومة أحسن للضغوطات المختلفة الحيوية وغير الحيوية للشريك النباتي. يهدف هذا العرض لتقديم حوصلة على المعرفة الحالية حول الفوائد الكثيرة التي تقدمها الفطريات الميكوريزية للنباتات وبالتالي الخدمات التي تعود بالفائدة على الإنسان وبيئته في إطار التنمية المستدامة.

الكلمات المفتاحية: الميكوريزا الشجرية – التنمية المستدامة – التسميد الحيوي – الحماية الحيوية – المعالجة النباتية

Résumé

Les mycorhizes (symbioses mutualistes entre les racines des plantes et les champignons mycorrhiziens) apparaissent comme un acteur clé des services écosystémiques rendus par la nature à la société humaine. En effet, ces symbioses mycorrhiziennes jouent un rôle primordial dans la bioséquestration du carbone, le cycle des nutriments, la biodiversité végétale et la productivité des écosystèmes naturels et agricoles. C'est pourquoi, à l'heure du développement durable, l'utilisation des mycorhizes représente un des enjeux majeurs, non seulement, pour une agriculture limitant les intrants chimiques et permettant une optimisation qualitative et quantitative de la production végétale mais aussi pour une gestion et une remédiation des sols dégradés respectueuses de la santé de l'homme et de son environnement. La symbiose mycorrhizienne et plus particulièrement celle à arbuscules qui concerne plus de 80% des plantes terrestres et la presque totalité des plantes cultivées, conduit à une meilleure croissance et à une meilleure résistance à divers stress biotiques et abiotiques pour le partenaire végétal. Cette revue fait le point sur les connaissances actuelles sur les nombreux bénéfices apportés par la mycorhization arbusculaire aux plantes et les services que peuvent rendre les mycorhizes arbusculaires pour l'homme et son environnement dans un contexte de développement durable.

Mots clés : Mycorhizes à arbuscules - Développement durable - Biofertilisation - Bioprotection - Phytoremédiation

Abstract

Mycorrhizae (mutualistic symbiosis between plant roots and mycorrhizal fungi) appear as a key ecosystem services provided by nature to human society. Indeed, mycorrhizal symbioses play several important roles in biosequestration carbon, nutrient cycling, plant biodiversity and productivity of natural and agricultural ecosystems. That is why, nowadays, the use of mycorrhizae represents a major challenge, not only for low input sustainable agriculture for optimizing both quality and quantity of crop production but also for the management and the remediation of degraded soils with the respect of human health and the environment. Mycorrhizal symbiosis, and specifically arbuscular mycorrhization, which occurs with more than 80% of terrestrial plants and the majority of crops, improves the plant growth and resistance to biotic and abiotic stresses. This review aims to give an up-to-date glance into current knowledge of the benefits provided by the arbuscular mycorrhizal fungi to plants. The potential applications of mycorrhizae in developing more sustainable agriculture (biofertilization, biocontrol) and phytoremediation strategies (polluted soil phytomanagement) are underlined.

Keywords: arbuscular mycorrhizae, sustainable development, biofertilisation, biocontrol, phytoremediation

Auteur correspondant : lounes@univ-littoral.fr

1. INTRODUCTION

Les plantes vasculaires terrestres sont capables d'établir des symbioses avec de nombreux micro-organismes. Au niveau des racines, les plantes peuvent s'associer avec des champignons mycorhiziens pour donner ce qu'on appelle des mycorhizes, du grec "myco", qui signifie champignon et "rhiza," qui veut dire racine. Ces symbioses sont très répandues dans les différents écosystèmes terrestres, aussi bien dans les zones arides que dans les zones tempérées [1].

Trois principaux types d'associations mycorhiziennes sont répertoriés: les ectomycorhizes, les endomycorhizes et les ectendomycorhizes. Les formes les plus répandues sont les endomycorhizes à arbuscules. En effet, ces symbioses ont été recensées chez 80% des plantes terrestres [2]. Elles sont établies entre les racines des plantes et des champignons appartenant au phylum des Glomeromycota [3] encore appelés champignons mycorhizogènes à arbuscules (CMA). Ces CMA, très anciens, ont coévolué avec les plantes depuis au moins 460 millions d'années, permettant probablement la colonisation des terres émergées par les plantes supérieures grâce à l'amélioration de leur nutrition et à certaines adaptations [4].

L'interaction mycorhizienne se caractérise par un transfert bi-directionnel de nutriments. Le CMA étant hétérotrophe pour le carbone, les substances carbonées nécessaires à ses besoins énergétiques proviennent de la plante. L'estimation du carbone transféré de la plante vers le champignon mycorhizien varie de 4 à 20% du carbone total chez la plante [5].

Les CMA, en échange du carbone fourni par la plante, améliorent la nutrition hydrique et minérale de celle-ci. Ces échanges nutritionnels réciproques sont au centre de l'association mycorhizienne et agissent en tant que composants régulateurs assurant le bon fonctionnement de cette symbiose mutualiste [6]. Ils permettent non seulement une meilleure croissance des deux partenaires symbiotiques mais également une meilleure résistance de la plante aux stress environnementaux biotiques et abiotiques. A l'heure du développement durable, les mycorhizes apparaissent comme un acteur clé des services écosystémiques (transfert de nutriments du sol à la plante, et de plante à plante...) rendus par la nature à la société humaine. Dans ce contexte, l'utilisation des mycorhizes représente un des enjeux majeurs, non seulement, pour une agriculture

plus durable visant à réduire l'usage des pesticides et permettant une optimisation de la production végétale (qualitative et quantitative) mais aussi pour un phytomanagement (revégétalisation, remédiation) des sols pollués, en adéquation avec le développement durable. En effet, la mycorhization arbusculaire procure de nombreux avantages aux végétaux et à l'environnement dont (1) une meilleure stabilisation du sol, (2) une biofertilisation, (3) une bioprotection, (4) une augmentation du rendement et de la qualité des produits végétaux et (5) une amélioration de l'efficacité de la phytoremédiation des sols pollués. Les applications potentielles des mycorhizes qui découlent de ces bénéfices, peuvent intégrer soient des actions préventives et/ou curatives entrant dans le cadre de la lutte contre la pollution de l'environnement, et en particulier contre la pollution des sols.

2. BIOSTABILISATION DU SOL

Les CMA ont un effet bénéfique sur la structure du sol. Les hyphes des CMA, présents en quantité importante dans les sols, possèdent la propriété d'agir sur la macroaggrégation des constituants du sol et donc sur sa stabilité [7]. En effet, ces hyphes produisent une glycoprotéine extracellulaire, la glomaline, à laquelle des microaggrégats (d'un diamètre inférieur à 250 μm) s'attachent pour former des macroaggrégats stables (supérieur à 250 μm) [8, 9]. Cette stabilité du sol permet de lutter contre l'érosion, la perte de nutriments et de la matière organique par lixiviation, entraînant ainsi une augmentation de la pénétration de l'air et de l'eau dans le sol et une hausse dans la productivité.

3. BIOFERTILISATION

Le rôle majeur des CMA est l'amélioration des nutriments hydrique et minérale de la plante grâce à des transferts de l'eau et des éléments minéraux, en particulier le phosphore et l'azote, du CMA vers la plante hôte. Il en résulte une amélioration de la croissance des plantes mycorhizées. En effet, l'élongation des hyphes extra-racinaires augmente la surface de contact entre les minéraux du sol et la racine. De plus, ils peuvent explorer des zones non accessibles pour les plantes non mycorhizées pour y prélever l'eau et les nutriments et les transférer à la plante hôte [10].

3. 1 Transfert du phosphore

La plupart des sols contiennent de grandes quantités de phosphore organique ou inorganique estimées entre 200 et 3000 mg/kg de sol [11]. La majeure partie du phosphore est le plus souvent sous forme d'orthophosphate inorganique adsorbé aux autres constituants cationiques du sol pour former des complexes CaPO_4 avec le calcium, à pH élevé, et des complexes FePO_4 ou AlPO_4 avec le fer ou l'aluminium, à pH faible, ainsi que sous forme de molécules organiques comme la lécithine [6,12]. De plus, contrairement à de nombreux autres nutriments minéraux, le phosphore est très peu mobile dans les sols [13]. Sous l'action du prélèvement racinaire, il se crée rapidement des zones d'appauvrissement autour des racines. Une faible proportion (généralement inférieure à 1%) est immédiatement disponible pour les plantes, qui ont des difficultés à acquérir cet élément alors que leurs besoins sont grands [14]. En effet, le phosphore est un élément indispensable à la vie de la plante. Ce composé entre dans la synthèse de nombreuses molécules telles que l'ATP, les nucléotides monophosphate, les phospholipides, certaines enzymes et co-enzymes [15]. Le phosphore est également stocké dans les vacuoles sous forme d'inositol-hexa-phosphates (phytates) qui sont d'excellents chélateurs des cations tels que le Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Fe^{2+} et Zn^{2+} [16]. La formation et l'hydrolyse de liaisons pyrophosphates est un mécanisme central dans la régulation de l'énergie cellulaire [15].

Ainsi, les plantes ont élaboré diverses stratégies augmentant leur capacité d'absorption du phosphore ou sa disponibilité dans les sols [17]. La première consiste en l'augmentation de l'interface racine/sol afin d'accéder à une plus grande quantité de phosphore directement disponible. La deuxième stratégie consiste pour la plante à libérer le phosphore des complexes formés avec les cations en sécrétant des molécules comme le malate ou le citrate qui entrent en compétition avec le phosphore ou encore des phosphatases capables de minéraliser le phosphore des composés organiques [13]. À côté de ces deux stratégies permettant à la plante de prélever directement le phosphore du sol, la méthode de prélèvement du phosphore la plus commune consiste en la voie dite « mycorhizienne », via le mycélium extra-racinaire du CMA [14]. Pour accéder aux pools de phosphore du sol inaccessibles aux plantes, les CMA seraient capables d'hydrolyser le phosphore organique en

phosphore inorganique pour le rendre disponible dans le sol à la plante ou encore le transférer directement à la plante hôte [18], en échange des glucides provenant de la plante et transférés vers le CMA à travers l'interface mycorhizienne [1, 19]. D'ailleurs, les cellules végétales contenant des structures mycorhiziennes contiennent une quantité de phosphore supérieure aux autres cellules racinaires. Le prélèvement du phosphore par le mycélium extra-racinaire se fait contre un gradient de concentration. Le processus d'absorption étant énergie dépendant, le phosphore entre dans le cytoplasme via des symports Pi:H^+ de haute affinité [13]. Trois transporteurs du phosphore ont été identifiés chez les CMA, *GvPT*, *GiPT* et *GmosPT* chez *Glomus versiforme*, *Glomus intraradices* et *Glomus mosseae* respectivement [20-22].

3. 2 Transfert de l'azote

Comme le phosphore, l'azote est un composant vital pour le CMA et la plante. Il entre dans la formation des phospholipides, des coenzymes et des acides aminés. L'azote est présent sous deux formes dans le sol: organique et minérale (nitrites, nitrates et ions ammonium). Le mycélium du CMA est capable de prélever l'azote sous forme d'ions ammonium (NH_4^+), sous forme de nitrates (NO_3^-) [23] et sous forme d'acides aminés [24], avec une nette préférence pour les ions NH_4^+ [25]. Il peut également accélérer la dégradation de la matière organique afin d'en augmenter la biodisponibilité pour les plantes. L'acquisition de l'azote nécessite l'activité de transporteurs localisés au niveau de l'interface sol/hyphes extra-racinaires du CMA. Deux gènes codant pour des transporteurs de l'azote ont été identifiés chez les CMA, *GintAMT1* et *GintAMT2* codant pour des transporteurs de haute-affinité aux ions NH_4^+ chez *Glomus intraradices* [25, 26].

3. 3 Transfert d'oligo-éléments du CMA à la plante

Il est également connu que le CMA permet une meilleure absorption d'oligo-éléments peu mobiles dans les sols, tels que le cuivre, le zinc, le fer, le manganèse et le cobalt. À titre d'exemple, il a été détecté deux fois plus de zinc, fer et manganèse et trois fois plus de cuivre dans des plants d'arachides mycorhizés par *Glomus fasciculatum* par rapport à des plants non mycorhizés [27]. Ces oligo-éléments jouent des rôles dans des activités enzymatiques

impliquées dans la photosynthèse, la respiration oxydative, la protection contre les radicaux libres ou encore la biosynthèse des lipides [28]. Plusieurs études ont montré que l'inoculation mycorhizienne améliore la nutrition en zinc et en cuivre chez le pois chiche, le soja, le trèfle et la luzerne [29, 30]. Cependant, lorsque certains de ces éléments sont présents en fortes quantités et possèdent de ce fait un caractère toxique, la mycorhization peut jouer un rôle de protection de la plante, par une forte rétention de ces éléments [31].

4. AMELIORATION DU RENDEMENT ET DE LA QUALITE DES PRODUCTIONS VEGETALES

Plusieurs études rapportent que les CMA augmenteraient jusqu'à deux fois la productivité des plantes dans les prairies [32, 33]. A titre d'exemple, l'apport d'inoculum mycorhizien en plein champ a amélioré la croissance de plusieurs espèces de fabacées fourragères [34]. Cette meilleure qualité du fourrage pourrait s'expliquer par l'amélioration de la nutrition minérale. En effet, l'augmentation de l'absorption du phosphate est l'un des mécanismes par lequel les CMA peuvent améliorer la productivité des plantes. Les CMA contribuent à hauteur de 90% dans l'absorption du phosphate par les plantes [33, 35]. En 1996, Ibjibijien *et al.* ont obtenu une augmentation significative des rendements, de l'absorption du phosphore et de l'azote chez trois variétés de féverole suite à l'inoculation avec des CMA [36].

Des données récentes suggèrent que la mycorhization a non seulement un effet positif sur les différents paramètres de croissance et les rendements des plantes, mais peut aussi affecter la qualité des productions végétales. Il a été montré que l'inoculation mycorhizienne par différents CMA, augmente la concentration des huiles essentielles chez différentes plantes aromatiques telles que l'origan (*Origanum vulgare*), le basilic (*Ocimum basilicum* L.), la menthe (*Mentha arvensis*), le coriandre (*Coriandrum sativum* L.). Chez d'autres plantes comme la luzerne (*Medicago sativa* L.) et (*Medicago truncatula*), le trèfle (*Trifolium pratense*), le soja (*Glycine max* L.), des augmentations des niveaux de flavonoïdes ont été observées après mycorhization [37].

De plus, il a été rapporté que les CMA pourraient augmenter la diversité des plantes de 30% dans les prairies européennes [32] en favorisant l'établissement des jeunes plantules

et en améliorant la capacité compétitive de certaines espèces par rapport aux espèces dominantes [35].

5. BIOPROTECTION

5.1 Résistance aux stress biotiques

L'utilisation intensive et systématique de pesticides pose des problèmes environnementaux (pollution des nappes phréatiques et pollution aérienne, présence de résidus dans les sols et les végétaux) et de santé humaine aussi bien pour l'utilisateur des pesticides que pour le consommateur. Le développement d'une agriculture durable exige l'usage de méthodes de protection des plantes alternatives respectueuses de l'homme et de l'environnement. La lutte biologique, basée sur l'utilisation des organismes naturels antagonistes des agents phytopathogènes, pourrait constituer une solution prometteuse. Une des stratégies préventives consiste à stimuler les défenses naturelles des plantes par mycorhization. En effet, il est reconnu que les dommages causés par certains parasites (champignons, bactéries ou nématodes) peuvent être atténués chez les plantes mycorhizées [38]. Les CMA semblent réduire l'incidence et/ou la sévérité des effets délétères causés par certains champignons phytopathogènes racinaires tels que *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Phytophthora*, *Pythium* et *Aphanomyces* [38, 39], certaines bactéries telle que *Xanthomonas campestris* [40] et certains nématodes tel que *Meloidogyne incognita* et *Pratylenchus penetrans* [41]. De plus, la protection conférée serait non seulement locale mais également systémique. Cela a été démontré chez la tomate et l'orge colonisés par *Glomus mosseae* contre *Phytophthora parasitica* et *Gaeumannomyces graminis* et par *Glomus versiforme* contre *Ralstonia solanacearum* [42-45].

Cette protection apportée par la colonisation mycorhizienne résulterait d'une combinaison de cinq principaux mécanismes d'action [38, 42, 46 - 48] :

- La stimulation de la croissance de la plante par une meilleure nutrition, une meilleure santé végétale et la compensation par la symbiose des dommages causés par l'agent phytopathogène.
- La compétition directe ou indirecte entre les CMA et les organismes phytopathogènes, liées à la disponibilité des nutriments,

notamment des photosynthétats, et des sites d'infection sur la racine.

- La transformation morphologique et architecturale de la racine, ce qui peut altérer la dynamique infectieuse du pathogène, bien que la preuve d'une corrélation ne soit pas mise en évidence à ce jour. La déposition de callose et de pectines et l'activation de la voie des phénylpropanoïdes résultant en l'accumulation de lignine chez les plantes mycorhizées seraient impliquées dans la protection de la plante [43, 49, 50]. De plus, les CMA induisent la formation des racines latérales plus épaisses [49].
- La modification de la microflore et de l'augmentation du taux de matière organique dans les sols. Ces changements peuvent mener à la stimulation de la production de composés par la microflore avec une activité antagoniste contre certains pathogènes racinaires [51]. Il a été montré, par exemple, que des souches de *Pseudomonas fluorescens* rhizosphériques, produisent plus de 2,4-diacétylphloroglucinol, antibiotique conférant une protection chez les plantes contre *Gaeumannomyces graminis*, dans un sol contenant *Glomus intraradices* [52].
- L'induction ou la suppression de certains mécanismes de défense des plantes, notamment les mécanismes enzymatiques [53]. En effet, la protection par mycorhization contre les parasites racinaires a été associée à l'accumulation de phénols, d'espèces réactives de l'oxygène, de phytoalexines et l'induction de l'activité d'isoformes spécifiques d'enzymes hydrolytiques comme les chitinases et les β -1,3-glucanases dans les racines mycorhizées [43,54]. La protection conférée par l'association mycorhizienne à la plante contre *Meloidogyne incognita* a été associée à l'expression d'un gène codant pour une chitinase, *VCH3*, exprimé dans tout le système racinaire [54]. Enfin, l'accumulation de protéines de défense, notamment des protéines PR (pour « *Pathogenis Related* ») et l'implication des voies de signalisation de l'acide jasmonique, de l'éthylène et de l'acide salicylique, connus pour jouer un rôle majeur dans la régulation des mécanismes de défense des plantes, semblent être à l'origine de ces processus de protection [55].
Contrairement aux maladies racinaires, peu de travaux ont été menés sur la protection conférée par les CMA contre les maladies foliaires et les

résultats sont moins concluants et contradictoires [38]. Une meilleure tolérance contre les champignons responsables de l'oïdium (*Blumeria* sp. et *Bremia lactucae*), de la rouille (*Uromyces*) et de la pourriture grise (*Botrytis cinerea*) a été décrite chez des plantes mycorhizées [38, 56, 57]. Un retard dans la progression de la maladie provoqué par *Phytophthora infestans* a également été observé sur des plants de pomme de terre colonisés par un inoculum mycorhizien commercial [58]. Une résistance plus importante a été également observée contre les agents pathogènes nécrotrophes tels que *Alternaria solani* chez des plantes mycorhizées [59]. Cet effet est, toutefois, controversé chez les champignons hémi-biotrophes tel que *Colletotrichum orbiculare*. Lee *et al.* ont observé une diminution de l'antracnose sur les feuilles de plants de concombre colonisés par *Glomus intraradices* [50], alors qu'aucun effet n'a été observé sur les plants de concombre mycorhizés par *Glomus mosseae* [60].

Cependant, si l'induction des réactions de défense au niveau du système racinaire des plants mycorhizés a été clairement mise en évidence depuis longtemps, ces mécanismes n'ont été signalés que récemment dans les feuilles des plants mycorhizés [40, 47]. Jung *et al.* ont démontré que la résistance systémique induite conférée par *Glomus mosseae* contre *Botrytis cinerea* au niveau des feuilles de tomate est associée à une induction d'un gène de référence (*Pin II*), codant pour un inhibiteur de protéase, dans les plantes mycorhizées [57]. Ces résultats indiquent que la résistance induite par les mycorhizes contre *Botrytis cinerea* pourrait être associée à une induction de la voie de signalisation de l'acide jasmonique (priming). Dans une étude récente, Gallou *et al.* ont révélé par RTqPCR, l'induction de l'expression de deux gènes codant pour des PR-protéines (*PR1* et *PR2*) au niveau des feuilles de plants de pomme de terre mycorhizés, cultivés *in vitro*, peu de temps après leur infection par *Phytophthora infestans* suggérant une résistance systémique induite grâce à la mycorhization par *Glomus* sp [61].

5. 2 Résistance aux stress abiotiques

Une meilleure croissance des plantes mycorhizées a été observée dans des conditions de sécheresse [62], de salinité [63] et sur des milieux pollués par les éléments traces métalliques [64-66], les radio-éléments [64], les fongicides [67, 68] et les polluants organiques

persistants [69, 70] suggérant un effet protecteur de la mycorhization contre les stress abiotiques.

La tolérance des plantes mycorhizées à ces différents stress abiotiques serait attribuée à un ensemble de processus physiologiques dont, une meilleure nutrition minérale et hydrique conduisant à un meilleur développement de la plante [62, 71]. Le mycélium pouvant explorer un volume de sol beaucoup plus important que les racines et ayant accès à un réservoir hydrique plus important, peut ainsi aider au maintien de l'équilibre hydrique et minéral de la plante. D'autre part, il a été démontré que la colonisation mycorhizienne améliore la croissance des plantes sous l'effet de la sécheresse par exemple, indirectement en affectant le taux de rétention d'eau dans le sol grâce à l'effet de la glomaline [72].

Il a également été rapporté que la protection des plantes par la mycorhization contre le stress salin résulterait d'une augmentation et/ou d'une meilleure sélection dans le prélèvement des nutriments, de l'accumulation de composés osmorégulateurs, d'une importante conductance stomatique, d'une augmentation de l'activité photosynthétique ou encore d'une limitation de la déshydratation des feuilles [18, 73, 74]. La colonisation mycorhizienne induit également l'augmentation de la conductivité hydraulique de la plante hôte et une meilleure régulation des niveaux de l'acide abscissique et par conséquent un meilleur taux de transpiration [75, 76]. L'accumulation de K^+ par les plantes mycorhizées aide, également, au maintien d'un ratio K/Na élevé, prévenant ainsi la perturbation de nombreux processus enzymatiques et l'inhibition de la synthèse protéique en condition de stress salin [63]. De plus, une accumulation plus élevée de proline (molécule d'ajustement osmotique), de bétaine et de glucides solubles a été décrite chez les plantes mycorhizées [77]. Ces molécules sont connues pour protéger les structures subcellulaires, pour maintenir les activités enzymatiques et limiter les dommages oxydatifs induits par les radicaux libres en condition de stress [78].

Quant à la survie des plantes mycorhizées par des CMA dans des milieux pollués, une plus faible accumulation des polluants dans ces plantes ou une diminution de leur transport des racines vers les parties aériennes peuvent être à l'origine de cet effet protecteur. Il a été démontré que les éléments traces métalliques, par exemple, étaient séquestrés dans les vacuoles et les parois fongiques, préservant ainsi les tissus végétaux. [79, 80]. Une

accumulation des hydrocarbures aromatiques polycycliques dans les hyphes et les spores des CMA a été également observée par Verdin *et al.* [81].

Par ailleurs, Janoušková *et al.* ont démontré que les CMA étaient capables de réduire les effets indésirables des éléments traces métalliques tel que le cadmium sur la croissance des plantes par un processus de phytostabilisation [82]. La glomaline serait, une fois de plus, impliquée dans ce processus puisqu'elle peut se lier aux métaux lourds. Ainsi, les CMA protégeraient les plantes en accumulant et en rendant moins biodisponibles les métaux.

Au niveau moléculaire, le rôle joué par les CMA consisterait en une régulation de l'expression de certains gènes chez la plante hôte impliqués dans la tolérance aux éléments traces métalliques et /ou dans la détoxification [83,84] comme par exemple l'expression des gènes *hgsh2* et *cht* (codant respectivement pour une homoglutathion synthétase et une chitinase), les gènes *LeMT2* (codant pour une métallothionéine), les gènes *LeNramp1* et *LeNramp3* (codant pour des transporteurs de métaux). La régulation de certains gènes fongiques relatifs aux stress (protéine 'Heat shock', métallothionéine, glutathion-S-transférase) détectés chez les CMA pourrait également permettre la protection des deux partenaires de la symbiose mycorhizienne contre la toxicité des polluants [65].

D'une façon générale, il a été suggéré que la symbiose mycorhizienne à arbuscules diminuerait les effets de divers stress abiotiques (salinité, sécheresse, pollution...) chez les plantes en atténuant le stress oxydant par induction des systèmes anti-oxydants enzymatiques (superoxyde dismutase, ascorbate-peroxydase, guaicol-peroxydase, catalase) et non enzymatiques (ascorbate et glutathion) [67-70, 85]. Ces systèmes anti-oxydants permettent l'élimination des espèces réactives de l'oxygène générés en condition de stress et par conséquent, la protection des lipides membranaires et de l'ADN contre les dommages oxydatifs. En effet, il a été montré que les productions de malondialdéhyde et de 8-hydroxy-2'-désoxyguanosine, biomarqueurs de peroxydation lipidique et de génotoxicité respectivement, sont plus faibles dans les racines mycorhizées cultivées en présence d'hydrocarbures aromatiques polycycliques et de fongicides [67-70]. Au niveau moléculaire, la régulation de l'expression du gène *GintSOD1*, codant pour une CuZnSOD (superoxyde dismutase) chez *Glomus*

intraradices, serait impliquée dans la détoxification des espèces réactives de l'oxygène générées sous l'effet du fongicide fenpropimorphe [86]. Par ailleurs, il a été montré que la contribution des CMA pour augmenter, par exemple, la tolérance à la sécheresse de la plante hôte passe par la modulation d'un groupe de protéines fongiques, codées par le gène *Gi14-3-3*, régulant les voies de signalisation des protéines impliquées dans la réponse de la plante et un groupe de protéines chaperons, codées par le gène *GiBiP*, facilitant la maturation de protéines (sécrétées lors du stress hydrique) impliquées dans le mécanisme de réponse osmotique [87].

6. PHYTOREMEDIATION DES SOLS POLLUES

En plus de leurs actions préventives vis-à-vis de la pollution des sols grâce à la biostabilisation du sol, la biofertilisation et la bioprotection, les mycorhizes arbusculaires peuvent être utilisées comme des outils curatifs dans le traitement biologique des sols pollués : il s'agit de la phytoremédiation assistée par les CMA.

La phytoremédiation, est une méthode biologique de remédiation et de gestion des sols pollués. Elle utilise la capacité naturelle des plantes et de leur microbiote associé, pour immobiliser, contenir et/ou biodégrader les contaminants environnementaux grâce à divers mécanismes comme la phytostabilisation, la phytoextraction et la phyto/rhizodégradation [88].

Cette phytotechnologie est jugée plus conforme aux enjeux du développement durable que les techniques physico-chimiques, qui en dépit de leur rapidité (quelques heures à quelques mois), conduisent à l'altération des propriétés biologiques du sol. En plus d'être écologique, la phytoremédiation présente de nombreux avantages : moins onéreuse, applicable à de grandes surfaces de sols contaminés, facile à mettre en œuvre, générant peu de perturbation du sol, présentant une bonne intégration paysagère et une bonne acceptation par l'opinion publique.

Toutefois, l'application de ce bio-procédé n'est aujourd'hui qu'à ces débuts et est limitée à cause de la faible biodisponibilité des polluants et de leur phytotoxicité. D'une manière générale, un moyen d'optimisation et d'amélioration des performances de la phytoremédiation appliquée aux sols pollués pourrait résider dans l'inoculation

mycorhizienne arbusculaire utilisée comme amendement biologique. En effet, les CMA vivant avec la majorité des espèces végétales et présents dans la plupart des sols naturels et anthropiques, présentent des intérêts multiples dans la phytoremédiation des sols pollués:

- Ils atténuent la phytotoxicité des polluants grâce à leur aptitude à stimuler les défenses des plantes contre les stress abiotiques comme les polluants selon les mécanismes précédemment décrits dans le paragraphe 4.2. Ainsi les plantes mycorhizées, plus tolérantes aux conditions environnementales défavorables, présentent des taux de survie plus élevés sur des sols dégradés et arrivent à s'installer plus facilement que des plantes non mycorhizées en présence de polluants dans les sols [65, 64, 69, 70, 89].
- Ils augmentent l'accès des plantes aux éléments nutritifs dans la rhizosphère. Il en résulte une amélioration de la croissance des plantes mycorhizées et une meilleure installation dans des conditions défavorables. A titre d'exemple, il a été montré que le taux d'absorption du phosphore par unité de longueur de racine colonisée est 2 à 3 fois plus élevé que dans les racines non colonisées [90]. Par ailleurs, il a été montré que la fertilisation, et plus particulièrement, les apports de phosphore permettent d'accroître la dissipation des polluants organiques tels que les hydrocarbures aromatiques polycycliques [91].
- Ils permettent d'explorer un volume de sol beaucoup plus important et par conséquent une dissipation plus élevée des polluants. En effet, l'élongation des hyphes extraracinaires augmente la surface de contact entre les minéraux du sol et la racine. La longueur des hyphes a été estimée entre 81 à 111 m par cm³ de sol [92]. De plus, ils peuvent explorer des zones non accessibles pour les plantes non mycorhizées pour y prélever l'eau et les nutriments et les transférer à la plante hôte [10].
- Ils favorisent l'élimination des polluants aussi bien métalliques qu'organiques. Les CMA contribuent à l'immobilisation des éléments traces métalliques dans les sols pollués en modifiant la structure du sol

grâce à l'action du réseau mycélien et à la production de la glomaline. Celle-ci est détectée en grande quantité dans les fractions organiques du sol et possède une haute capacité à se lier aux éléments traces métalliques [93]. Certains travaux, *in situ*, ont aussi montré que l'inoculation mycorhizienne peut favoriser la dissipation des polluants organiques persistants tels que les hydrocarbures polycycliques aromatiques [94] et les polychlorobiphényles [95]. L'effet des CMA sur la biodégradation de ces composés serait dû, à un effet indirect via la stimulation et la modification de la structure des communautés microbiennes de la rhizosphère. En effet, la stimulation de la croissance des plantes, et en particulier les racines, modifie les propriétés physico-chimiques du sol tant au niveau de sa microporosité que de sa macroporosité (modification de pH, de potentiel redox, de température, d'aération, d'humidité, de salinité) conduisant à des modifications des propriétés biologiques et microbiologiques notamment par la stimulation des populations bactériennes et fongiques saprotrophes dégradantes dans la mycorhizosphère [94]. Par ailleurs, Verdin *et al.* ont également montré, grâce à des expériences effectuées *in vitro* et en absence de toute autre flore tellurique, que la symbiose mycorhizienne des racines de chicorée/*Glomus intraradices*, pouvait améliorer la dissipation de l'antracène grâce à une meilleure biodégradation et à une accumulation de cet hydrocarbure aromatique polycyclique dans les globules lipidiques, à la fois des cellules racinaires et fongiques [81].

CONCLUSION

La globalisation mondiale du marché, la pression démographique et la dégradation de l'environnement ont, dans plusieurs parties du monde, mené à une remise en cause des procédés industriels et à une réévaluation des systèmes agricoles actuels afin de préserver la qualité des sols et des eaux et surtout la santé humaine. Les modifications de l'environnement montrent que l'utilisation des fertilisants chimiques, des pesticides de synthèse et des énergies fossiles polluantes a atteint ses limites: pollution et perte de biodiversité dans les régions d'agriculture intensive et d'industries polluantes, dégradation des systèmes agricoles

les plus fragiles, coûts prohibitifs pour les producteurs les plus pauvres. Aujourd'hui, l'agriculture conventionnelle doit s'orienter vers des pratiques plus durables. Ainsi, les agronomes se tournent de plus en plus vers des approches alternatives basées sur une gestion raisonnée des pesticides. Cependant, les systèmes de culture durable à faibles intrants ne pourront être viables que par une meilleure connaissance et maîtrise des interactions biologiques dans ces agro-systèmes.

Les champignons mycorhiziens apparaissent parmi les organismes telluriques les plus importants à prendre en considération. Les mycorhizes qui résultent de l'association de ces champignons symbiotiques avec les racines des plantes sont directement impliquées dans la nutrition minérale, l'absorption de l'eau et la protection contre certains agents phytopathogènes et certains stress abiotiques. Mais, si le potentiel des mycorhizes est reconnu, leur prise en compte dans les systèmes de culture reste à faire.

Une « bonne gestion/utilisation » (potentiel mycorhizogène des sols, inoculation, itinéraires de culture adaptés,...) des services écosystémiques rendus par les mycorhizes à arbuscules permettra à la fois de préserver et de mieux exploiter cette ressource naturelle, qu'est le sol. Il est donc nécessaire d'améliorer et d'appliquer les méthodes analytiques permettant d'évaluer les paramètres fondamentaux tels que la dépendance mycorhizienne relative au champ des plantes, le potentiel infectieux mycorhizogène du sol, la réceptivité du sol aux champignons mycorhiziens [96]. Moins d'engrais, de pesticides et de travail du sol sont favorables au développement des mycorhizes et donc au maintien du potentiel infectieux mycorhizogène du sol avec tous les bénéfices qui en découlent pour l'homme et son environnement. C'est ainsi que les mycorhizes pourront contribuer à la mise en place de la deuxième "révolution verte", qui contrairement à la première, sera cette fois-ci plus en adéquation avec le développement durable.

REFERENCES

- [1] Parniske M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews: Microbiology* 6: 763-775.
- [2] Smith S.E. & Read D. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, third ed. Academic Press, New York.

- [3] Schüßler A., Schwarzott D. & Walker C. 2001. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. *Mycological research*, 105: 1413-1421.
- [4] Wang B., Yeun L.H., Xue J-Y., Liu Y., Ané J-M. & Qiu Y-L. 2010. Presence of three mycorrhizal genes in the common ancestor of land plants suggests a key role of mycorrhizas in the colonization of land by plants. *New phytologist*, 186: 514-525.
- [5] Watkins N.K., Fitter A.H. & Graves J.D. and Robinson D. 1996. Quantification using stable carbon isotopes of carbon transfer between C₃ and C₄ plants linked by a common mycorrhizal network. *Soil biology & biochemistry*, 28: 471-477.
- [6] Javot H., Penmetsa R.V., Terzagui 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: 1720-1725.
- [7] Tisdall J.M. 1991. Fungal hyphae and structural stability of soil. *Australian Journal of Soil Research* 29: 729-743.
- [8] Tisdall J.M. 1994. Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. *Plant and Soil* 159: 115-121.
- [9] Wright S.F. & Upadhyaya A. 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 198: 97-107.
- [10] Khalvati M.A., Hu Y., Mozafar A. & Schmidhalter U., 2008. Quantification of water uptake by arbuscular mycorrhizal hyphae and its significance for leaf growth, water relations, and gas exchange of barley subjected to drought stress. *Plant Biology*, 7: 706-712
- [11] Harrison A.F. 1987. Soil organic phosphorus: a review of world literature. Walingford, CAB International.
- [12] Smith S.E. & Smith F.A. 2012. Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia* 104: 1-13.
- [13] Javot H., Pumplin N. & Harrison M.J. 2007. Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant cell and environment*, 30, 310–322.
- [14] Smith S.E., Jakobsen I., Grønlund M. & Smith F.A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant physiology*, 156: 1050-1057.
- [15] Maathuis F.J.M. 2009. Physiological functions of mineral macronutrients. *Current opinion in plant*, 12: 250-258.
- [16] Mitsuhashi N., Ohnishi M., Sekiguchi Y., Kwon Y.U., Chang Y.T., Chung S.K., Inoue Y., Reid R.J., Yagisawa H. & Mimura T. 2005. Phytic acid synthesis and vacuolar accumulation in suspension-cultured cells of *Catharanthus roseus* induced by high concentration of inorganic phosphate and cations. *Plant physiology*, 138: 1607-1614.
- [17] Marschner H. 1995. Mineral Nutrition in Higher Plants. Academic Press, London, RU.
- [18] Feng G., Zhang X., Li X., Tian C., Tang C. & Rengel Z. 2002. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza* 12: 185-190.
- [19] Bücking H. & Shachar-Hill Y. 2005. Phosphate uptake, transport and transfer by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is stimulated by increased carbohydrate availability. *New phytologist*, 165: 899-912.
- [20] Harrison M.J. & Van Buuren M.L. 1995. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature* 378: 626-629.
- [21] Maldonado-Mendoza I.E., Dewbre G.R. & Harrison M.J. 2001. A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Molecular Plant–Microbe Interactions*, 14: 1140–1148.
- [22] Benedetto A., Magurno F., Bonfante P. & Lanfranco L. 2005. Expression profiles of a phosphate transporter gene (*GmosPT*) from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza* 15: 620–627.
- [23] Bago B., Vierheilig H., Piché Y. & Azcón-Aguilar C. 1996. Nitrate depletion and pH changes induced by the extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown in monoxenic culture. *New*

phytologist, 133: 273-280.

[24] Hawkins H-J., Johansen A. & George E. 2000. Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 226: 275-285.

[25] López-Pedrosa A., González-guerrero M., Valderas A., Azcón-Aguilar C. & Ferrol N. 2006. *GintAMT1* encodes a functional high-affinity ammonium transporter that is expressed in the extraradical mycelium of *Glomus intraradices*. *Fungal genetics and biology*, 43: 102-110.

[26] Pérez-Tienda J., Testillano P.S., Balestrini R., Fiorilli V., Azcón-Aguilar C. & Ferrol N. 2011. *GintAMT2*, a new member of the ammonium transporter family in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Fungal genetics and biology*, 48: 1044-1055.

[27] Krishna K.R. & Bagyaraj D.J. 1984. Growth and nutrient uptake of peanut inoculated with the mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatum* compared with non-inoculated ones. *Plant Soil* 77: 405-408.

[28] Fraústro Da Silva J.J.R. & Williams R.J.P. 1991. The biological chemistry of the elements: the inorganic chemistry of life. Oxford: Clarendon Press.

[29] Ross J.P. & Harper J.A. 1970. Effect of Endogone mycorrhiza on soybean yields. *Phytopathology*, 60: 1552.

[30] Schoeneberger M.M., Volk R.J. & Davey C.B. 1989. Factors influencing early performance of leguminous plants in forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, 53: 1429–1434.

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

[32] van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396: 72-75.

[33] Vogelsang, K.M., Reynolds, H.L. & Bever, J.D. 2006. Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New phytologist*, 172: 554-562.

[34] Rajasekaran S. & Nagarajan S.M. 2005. Effect of dual inoculation (AM fungi and Rhizobium) on chlorophyll content of *Vigna unguiculata* (L). Walp. var. Pusa 151. *Mycorrhiza News*. 17: 10-11.

[35] van der Heijden, M.G.A., Streitwolf-Engel, R., Riedl, R., Siegrist, S., Neudecker, A., Ineichen, K., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. 2006. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New phytologist*, 172: 739-752.

[36] Ibibijen J., Urquiaga S., Ismaili M., Alves B.J. & Boddey R.M. 1996. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition and nitrogen fixation of three varieties of common beans (*Phaseolus vulgaris*). *New phytologist*, 134:353–360.

[37] Castellanos-Morales V., Villegas J., Wendelin S., Vierheilig H., Eder R. & Cardenas-Navarro R. 2010. Root colonization by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* alters the quality of strawberry fruits (*Fragaria x ananassa* Duch.) at different nitrogen levels. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 90: 1774-1782

[38] Whipps J.M. 2004. Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian journal of botany*, 82: 1198-1227.

[39] St-Arnaud M., Hamel C., Caron M. & Fortin J.A. 1995. Endomycorrhizes VA et sensibilité des plantes aux maladies: synthèse de la littérature et mécanismes d'interaction potentiels. Fortin J.A., Charest C., Piché Y. (eds). La symbiose mycorrhizienne, état des connaissances. Orbis Publishing, pp 51-87

[40] Liu J., Maldonado-Mendoza I., Lopez-Meyer M., Cheung F., Town C.D. & Harrison M.J. 2007. Arbuscular mycorrhizal symbiosis is accompanied by local and systemic alterations in gene expression and an increase in disease resistance in the shoots. *Plant journal*, 50: 529-544.

[41] Vos C.M., Tesfahun A.N., Panis B., De Waele D. & Elsen A. 2012. Arbuscular mycorrhizal fungi induce systemic resistance in tomato against the sedentary nematode *Meloidogyne incognita* and the migratory nematode *Pratylenchus penetrans*. *Applied soil ecology*, 61: 1-6.

[42] Cordier C., Pozo M.J., Barea J.M., Gianinazzi S. & Gianinazzi-Pearson V. 1998.

Cell defense responses associated with localized and systemic resistance to *Phytophthora parasitica* induced in tomato by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 11: 1017-1028.

[43] 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: 525-534.

[44] Zhu H.H. & Yao Q. 2004. Localized and systemic increase of phenols in tomato roots induced by *Glomus versiforme* inhibit *Ralstonia solanacearum*. *Journal of phytopathology*, 152: 537-542.

[45] Khaosaad T., Garcia-Garrido J.M., Steinkellner S. & Vierheilig H. 2007. Take-all disease is systemically reduced in roots of mycorrhizal barley plants. *Soil biology & biochemistry*, 39: 727-734.

[46] Dalpé Y. 2005. Mycorrhizae: a potential tool for plant protection but not a panacea. *Phytoprotection* 86: 53-59.

[47] Pozo M.J., Verhage A., García-Andrade J., García J.M. & Azcón-Aguilar C. 2009. Priming plant defence against pathogens by arbuscular mycorrhizal fungi. Dans: Azcón-Aguilar C., Barea J.M., Gianinazzi S., Gianinazzi-Pearson V. (eds) *Mycorrhizas: functional processes and ecological impact*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Allemagne, Chapter 9, pp. 123-135.

[48] Wehner J., Antunes P.M., Powell J.R., Mazukatow J. & Rillig M.C. 2010. Plant pathogen protection by arbuscular mycorrhizas: a role for fungal diversity? *Pedologia* 53: 197-201.

[49] Matsubara Y., Tamura H. & Harada T. 1995. Growth enhancement and *Verticillium* wilt control by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus inoculation in eggplant. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 64: 555-561.

[50] Lee C.S., Lee Y.J. & Jeun Y.C. 2005. Observations of infection structures on the leaves of cucumber plants pre-treated with arbuscular mycorrhiza *Glomus intraradices* after challenge inoculation with *Colletotrichum orbiculare*. *Plant pathology journal*, 21: 237-243

[51] Barea J.M., Pozo M.J., Azcón R. & Azcón-Aguilar C. 2005. Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of experimental botany*, 56: 1761-1778.

[52] Siasou E., Standing D., Killham K. & Johnson D. 2009. Mycorrhizal fungi increase biocontrol potential of *Pseudomonas fluorescens*. *Soil biology & biochemistry*, 41: 1341-1343.

[53] Pozo M.J. & Azcón-Aguilar C. 2007. Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Current opinion in plant biology*, 10: 393-398.

[54] Li H.Y., Yang G.D., Shu H.R., Yang Y.T., Ye B.X., Nishida I. & Zheng C.C. 2006. Colonization by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus versiforme* induces a defense response against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in the grapevine (*Vitis amurensis* Rupr.), which includes transcriptional activation of the class III chitinase gene VCH3. *Plant and cell physiology*, 47: 154-163.

[55] van Wees S.C.M., Van Der Ent S. & Pieterse C.M.J. 2008. Plant immune responses triggered by beneficial microbes. *Current opinion in plant biology*, 11: 443-448.

[56] Jung S.C., García-Andrade J., Verhage A., Fernández I., García J.M., Azcón-Aguilar C. & Pozo M.J. 2009. Arbuscular mycorrhiza confers systemic resistance against *Botrytis cinerea* in tomato through priming of JA-dependent defense responses. Dans: Mauch-Mani B., Schmidt A. (eds) *Induced resistance: chances and limits*. IOBC/wprs Bulletin, Working Group "Induced resistance in plants against insects and diseases." Proceedings of the meeting at Granada, Espagne.

[57] Moller K., Kristensen K., Yohalem D. & Larsen J. 2009. Biological management of gray mold in pot roses by co-inoculation of the biocontrol agent *Ulocladium atrum* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Biological control*, 49: 120-125.

[58] O'Herlihy E.A., Duffy E.M. & Cassells A.C. 2003. The effect of arbuscular mycorrhizal fungi and chitosan sprays on yield and late blight resistance in potato crops from microplants. *Folia Geobotanica* 38: 201-207.

[59] Fritz M., Jakobsen I., Lyngkjaer M.F., Thordal-Christensen H. & Pons-Kühnemann J. 2006. Arbuscular mycorrhiza reduces susceptibility of tomato to *Alternaria solani*.

Mycorrhiza 16: 413-419.

[60] Chandanie W.A., Kubota M. & Hyakumachi M. 2006. Interactions between plant growth promoting fungi and arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and induction of systemic resistance to anthracnose disease in cucumber. *Plant and Soil* 286: 209-217

[61] Gallou A., Mosquera H.P.L., Cranenbrouck S., Suárez J.P. & Declerck S. 2011. Mycorrhiza induced resistance in potato plantlets challenged by *Phytophthora infestans*. *Physiological and molecular plant pathology*, 76: 20-26.

[62] Augé R.M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3-42.

[63] Porcel R., Aroca R. & Ruiz-Lozano J.M. 2012. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 181-200.

[64] Leyval C. 2005. Effect of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on heavy metal and radionucleid transfer to plants. Dans: Huang P.M. & Gobran G.R (eds) Biogeochemistry of trace elements in the rhizosphere. Elsevier, pp 419-429.

[65] Hildebrandt U., Regvar M. & Bothe H. 2007. Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry* 68: 139-146.

[66] Ferrol N., González-Guerrero M., Valderas A., Benabdellah K. & Azcón-Aguilar C. 2009. Survival strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in Cu-polluted environments. *Phytochemistry Reviews* 8: 551-559.

[67] Campagnac E., Lounès - Hadj Sahraoui A., Debiane D., Fontaine J., Laruelle F., Garçon G., Verdin A., Durand R., Shirali P. & Grandmougin-Ferjani A. 2010. Arbuscular mycorrhiza partially protect chicory roots against oxidative stress induced by two fungicides, fenpropimorph and fenhexamid. *Mycorrhiza* 20: 167-178.

[68] Calonne M., Fontaine J., Debiane D., Laruelle F., Grandmougin-Ferjani A. & Lounès-Hadj Sahraoui A. 2010. Propiconazole toxicity on the non-target organism, the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus irregulare*. In: Carisse O, ed. *Fungicides*. InTech, Rijeka, 325-346.

[69] Debiane D., Garçon G., Verdin A., Fontaine J., Durand R., Grandmougin-Ferjani A. & Shirali P., Lounès-Hadj Sahraoui A., 2008. *In vitro* evaluation of the oxidative stress and genotoxic potentials of anthracene on mycorrhizal chicory roots. *Environmental and experimental botany*, 64: 120-127.

[70] Debiane D., Garçon G., Verdin A., Fontaine J., Durand R. & Shirali P., Grandmougin-Ferjani A., Lounès - Hadj Sahraoui A. 2009. Mycorrhization alleviates benzo[a]pyrene-induced oxidative stress in an *in vitro* chicory root model. *Phytochemistry* 70: 1421-1427.

[71] Ruiz-Lozano J.M., Azcon R. & Gomez M. 1995. Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses. *Applied and environmental microbiology*, 61: 456-460.

[72] Wu Q.S., Xia R.X. & Zou Y.N. 2008. Improved soil structure and citrus growth after inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi under drought stress. *European journal of soil biology*, 44: 122-128.

[73] Aroca R., Ferrante A., Vernieri P. & Chrispeels M.J. 2006. Drought, abscisic acid and transpiration rate effects on the regulation of PIP aquaporin gene expression and abundance in *Phaseolus vulgaris* plants. *Annals of Botany* 98: 1301-1310.

[74] Porcel R., Aroca R., Cano C., Bago A. & Ruiz-Lozano J.M. 2006. Identification of a gene from the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* encoding for a 14-3-3 protein that is up-regulated by drought stress during the AM symbiosis. *Microbial ecology*, 52: 575-582.

[75] Aroca R., Porcel R. & Ruiz-Lozano J.M. 2007. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *New phytologist*, 173: 808-816.

[76] Aroca R., Vernieri P. & Ruiz-Lozano J.M. 2008. Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Lactuca sativa* plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery. *Journal of experimental botany*, 59: 2029-2041.

[77] Porcel R. & Ruiz-Lozano J.M. 2004. Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation, and oxidative

stress in soybean plants subjected to drought stress. *Journal of experimental botany*, 55: 1743-1750.

[78] Yokoi S., Quintero F.J., Cubero B., Ruiz M.T., Bressan R.A., Hasegawa P.M. & Pardo J.M. 2002. Differential expression and function of *Arabidopsis thaliana* NHX Na⁺/H⁺ antiporters in the salt stress response. *Plant journal*, 30: 529-539.

[79] Rivera-Becerril F., Calantzis C., Turnau K., Caussanel J-P., Belinov A.A., Gianinazzi S., Strasser R.J. & Gianinazzi-Pearson V. 2002. Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular mycorrhiza in three *Pisum sativum* L. genotypes. *Journal of experimental botany*, 53: 1177-1185.

[80] González-Guerrero M., Melville L.H., Ferrol N., Lott J.N.A., Azcón-Aguilar C. & Peterson R.L. 2008. Ultrastructural localization of heavy metals in the extraradical mycelium and spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Canadian journal of Microbiology*, 54: 103-110.

[81] Verdin A., Lounès-Hadj Sahraoui A., Fontaine J., Grandmougin-Ferjani A. & Durand R. 2006. Effects of anthracene on development of an arbuscular mycorrhizal fungus and contribution of the symbiotic association to pollutant dissipation. *Mycorrhiza* 16: 397-405.

[82] Janoušková M., Pavlíková D. & Vosátka M. 2006. Potential contribution of arbuscular mycorrhiza to cadmium immobilisation in soil. *Chemosphere* 65: 1959-1965.

[83] Repetto O., Bestel-Corre G., Dumas-Gaudot E., Berta G., Gianinazzi-Pearson V. & Gianinazzi S. 2003. Targeted proteomics to identify cadmium-induced protein modifications in *Glomus mosseae*-inoculated pea roots. *New phytologist*, 157: 555-567.

[84] Rivera-Becerril F., Metwally A., Martin-Laurent F., Van Tuinen D., Dietz K-J., Gianinazzi S. & Gianinazzi-Pearson V. 2005. Molecular responses to cadmium in roots of *Pisum sativum* L. *Water, air & soil pollution*, 168: 171-186.

[85] Ruiz-Sánchez M., Aroca R., Muñoz Y., Polón R. & Ruiz-Lozano J.M. 2010. The arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances the photosynthetic efficiency and the antioxidative response of rice plants subjected to drought stress. *Journal of plant physiology*, 167: 862-869.

[86] González-Guerrero M., Oger E., Benabdellah K., Azcón-Aguilar C., Lanfranco L. & Ferrol N. 2010. Characterization of a CuZn superoxide dismutase gene in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Current genetics*, 56: 265-274.

[87] Porcel R., Aroca R., Cano C., Bago A. & Ruiz-Lozano J.M. 2007. A gene from the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* encoding a binding protein is up-regulated by drought stress in some mycorrhizal plants. *Environmental and experimental botany*, 60: 251-256

[88] Bert V., Lounès-Hadj Sahraoui A., Leyval C., Fontaine J. & Ouyard S. 2012. Les phytotechnologies appliqués aux sites et sols pollués. ADEME/INERIS. Ed Sciences.

[89] Leyval C., Joner E.J., Del Val C. & Haselwandter K. 2002. Potential of arbuscular mycorrhizal fungi for bioremediation. Dans: Gianinazzi S., Schüepp H., Barea J-M., Haselwandter K. (eds). *Mycorrhizal Technology in Agriculture: from genes to bioproducts*. Birkhäuser, Springer Verlag.

[90] Sieverding E., 1991. Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management, Technical Cooperation-Federal Republik of German, Eschborn.

[91] Joner E.J., Corgié S.C., Amellal N. & Leyval C. 2002. Nutritional constraints to degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons in a simulated rhizosphere. *Soil biology & biochemistry*, 34: 859-864.

[92] Miller R.M., Reinhardt D.R. & Jastrow J.D. 1995. External hyphae production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecologia* 103: 17-23.

[93] Vodnik D., Grčman, Maček I., van Elteren J.T. & Kovačević M. 2007. The contribution of glomalin-related soil protein to Pb and Zn sequestration in polluted soil. *Science of the total environment*, 392: 130-136

[94] Joner E.J., Johansen A., Loibner A.P., De La Cruz M.A., Szolar O.H.J., Portal J-M. & Leyval C. 2001. Rhizosphere effects on microbial community structure and dissipation and toxicity of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in spiked soil. *Environmental science & technology*, 35: 2773-2777.

[95] Teng Y., Luo Y., Sun X., Tu C., Xu L., Lui

W., Li Z. & Christie P., 2010. Influence of Arbuscular Mycorrhiza and *Rhizobium* on Phytoremediation by Alfalfa of an Agricultural Soil Contaminated with Weathered PCBs: A Field Study. *International Journal of Phytoremediation*, 12 (5): 516-533.

[96] Plenchette C., Clermont-Dauphin C., Meynard J.M. & Fortin J.A. 2004. Managing arbuscular mycorrhizal fungi in cropping systems. *Canadian Journal of Plant Science*, 31-40.