

Sommaire

Introduction générale	1
Présentation des différentes parties de thèse	3
Étude bibliographique	4
1. Symbiose mycorhizienne	4
1.1. Les différents types de la symbiose mycorhizienne	4
1.2. La symbiose mycorhizienne à arbuscules	5
1.2.1. Les partenaires de la symbiose mycorhizienne à arbuscules	6
1.2.1.1. La plante hôte	6
1.2.1.2. Le champignon	6
1.2.1.3. Spécificité d'hôte	9
1.2.2. Mise en place de la symbiose mycorhizienne à arbuscules	9
1.2.3. Intérêts de la symbiose mycorhizienne à arbuscules	11
2. Symbiose rhizobienne	13
2.1. Les partenaires de la symbiose rhizobienne	13
2.1.1. La plante hôte	13
2.1.2. Les rhizobia	13
2.1.2.1. Caractères généraux	13
2.1.2.2. Caractères biochimiques	14
2.1.2.3. Caractères physiologiques	14
2.1.2.4. Caractères cultureux	14
2.1.2.5. Taxonomie des rhizobia	15
2.1.3. Spécificité d'hôte	17
2.2. Mise en place de la symbiose rhizobienne	18
2.3. Fixation biologique de l'azote	20
2.4. Intérêts de la symbiose rhizobienne	20
3. Le stress abiotique	21
3.1. Effet du stress abiotique (salinité et sécheresse)	21
3.1.1. La germination des semences	21
3.1.2. Le développement des plantes	21
3.1.3. L'ultrastructure des cellules végétales	22
3.1.4. Les relations hydriques	22
3.1.5. Les pigments photosynthétiques	23
3.1.6. Les protéines	23
3.1.7. Les lipides	24
3.1.8. Les niveaux des ions	24
3.1.9. Les enzymes antioxydatives	24
3.2. L'adaptation des plantes au stress osmotique	24
3.2.1. Mécanismes physiologiques et biochimiques de la tolérance au stress abiotique	25

3.2.1.1.	Régulation et compartimentation des ions	25
3.2.1.2.	Changement dans la voie photosynthétique	26
3.2.1.3.	Induction des enzymes antioxydants	26
3.2.1.4.	Induction des phytohormones	27
3.2.1.5.	Maintien de turgescence	27
■	La fonction d'osmolyte	28
■	La fonction osmoprotectant	28
▶	<i>Les Acides amines</i>	28
○	<i>La proline</i>	28
○	<i>GABA</i>	28
▶	<i>Les amines</i>	29
○	<i>Les polyamines</i>	29
○	<i>Glycine bétaine</i>	29
▶	<i>Les glucides (carbohydrates)</i>	29
○	<i>Les fructanes</i>	29
○	<i>L'amidon</i>	30
○	<i>Le tréhalose</i>	30
○	<i>Les oligosaccharides famille de raffinose</i>	30
○	<i>Les polyols</i>	30
3.2.2.	Mécanismes moléculaires de la tolérance au stress abiotique	30
3.2.3.	Complexité de la réponse métabolique	31
3.3.	Effet de la symbiose mycorhizienne dans la tolérance des plantes aux stress abiotiques	31
3.4.	Effet de la symbiose rhizobienne dans la tolérance des plantes aux stress abiotiques	32
3.5.	Effet de la symbiose mycorhizienne dans la performance de la symbiose rhizobienne en condition de stress abiotique	33
4.	Présentation des plantes d'intérêt	34
4.1.	<i>Acacia saligna</i>	34
4.1.1.	Utilisation d' <i>Acacia saligna</i>	35
4.1.2.	Exigences climatiques et édaphiques d' <i>Acacia saligna</i>	35
4.1.3.	Réponse d' <i>Acacia saligna</i> à la salinité et à la sécheresse	35
4.1.4.	Les symbioses d' <i>Acacia saligna</i>	36
4.1.4.1.	La symbiose rhizobienne	36
4.1.4.2.	La symbiose mycorhizienne	36
4.1.5.	Effet des symbioses sur la tolérance d' <i>Acacia saligna</i> à la salinité et à la sécheresse	37
4.2.	<i>Lotus creticus</i>	37
4.2.1.	Utilisation de <i>Lotus creticus</i>	38
4.2.2.	Exigences climatiques et édaphiques de <i>Lotus creticus</i>	39
4.2.3.	Réponse de <i>Lotus creticus</i> à la sécheresse	39
4.2.4.	Réponse de <i>Lotus creticus</i> au stress salin	39
4.2.5.	Les symbioses du genre <i>Lotus</i>	40
4.2.5.1.	La symbiose rhizobienne	40
4.2.5.2.	La symbiose mycorhizienne	41
4.2.5.3.	Effet des symbioses sur la tolérance des lotiers à la salinité et à la sécheresse	41

État des lieux	42
1. La sablière d'Ouled Boudjema	42
1.1. Climat et Température	42
1.2. Flore	43
2. La sablière de Terga	43
2.1. Climat et Température	44
2.2. Flore	44
3. Le site salin de Terga (Ain Témouchent)	46
4. Ain Skhouna (Saida)	46
4.1. Climat et Température	47
4.2. Flore	48
Méthodologie	49
1. Isolement et diversité des CMA dans les sols dégradés	49
1.1. Choix des sites et prélèvement des échantillons	49
1.2. Analyses physico-chimiques	50
1.2.1. Analyse granulométrique	50
1.2.2. Mesure du pH	51
1.2.3. Mesure de la conductivité électrique	51
1.2.4. Mesure de l'azote total	51
1.2.5. Mesure du phosphore assimilable	51
1.2.6. Carbone totale et matière organique	52
1.3. Estimation du degré de la colonisation MA naturelle des racines	52
1.4. Piégeage des endomycorhizes	53
1.5. Extraction des spores	54
1.6. Dénombrement des spores	54
1.7. Caractérisation et tri morphologique des spores	54
1.8. Analyse statistique	55
2. Préparation de l'inoculum MA	55
2.1. Culture monosporale	55
2.2. Production de l'inoculum MA	56
2.3. Sélection des morphotypes vis-à-vis du stress salin et hydrique	56
2.4. Analyse statistique	57
3. Effet des symbioses mycorhizienne et rhizobienne dans la tolérance d'<i>Acacia saligna</i> et de <i>Lotus creticus</i> au stress salin	58
3.1. Le matériel fongique	58
3.2. Matériel bactériologique	58
3.3. Matériel végétal	58
3.4. Inoculation des plants	59

3.4.1. Simple inoculation mycorhizienne	60
3.4.2. Simple inoculation rhizobienne	60
3.4.3. Inoculation mixte	60
3.4.4. Double inoculation	61
3.5. Conduite de la culture et application du stress salin	61
3.6. Caractérisation de la réponse des plants au stress	61
3.6.1. Paramètres biométriques	61
3.6.2. Paramètres symbiotiques	61
3.6.3. Paramètres biochimique	62
3.6.3.1. Dosage des pigments chlorophylliens	62
3.6.3.2. Dosage des sucres solubles	62
3.6.3.3. Dosage de la proline	62
3.7. Analyses statistiques	62
Résultats et discussions	63
1. Isolement et diversité des CMA dans des sols dégradés	63
1.1. Analyses physico-chimiques de sols	63
1.2. Piégeage des endomycorhizes	64
1.3. Colonisation MA naturelle des racines	67
1.4. Dénombrement de spores MA dans chaque site	69
1.5. Diversité spécifique et répartition des espèces de Glomale dans les différents sites	71
1.6. Relation du statut MA à la région, le site, le sol et l'espèce végétale	75
1.7. Relation entre la colonisation MA, le nombre de spores, le nombre de morphotype et les caractéristiques du sol	77
1.8. Conclusion partielle	81
2. Préparation de l'inoculum MA	82
2.1. La culture monosporale	82
2.2. Sélection des isolats vis-à-vis du stress salin et hydrique	88
2.3. Conclusion partielle	98
3. Effet du stress salin et de l'inoculation sur les plants d'<i>Acacia saligna</i> et de <i>Lotus creticus</i>	99
3.1. <i>Acacia saligna</i>	99
3.1.1. Effet du stress salin et de l'inoculation sur le poids sec	100
3.1.2. Effet du stress salin et de l'inoculation sur La teneur relative en eau (TRE)	100
3.1.3. Effet du stress salin et de l'inoculation sur les paramètres symbiotiques	101
3.1.3.1. Nombre de nodule	101
3.1.3.2. Taux de colonisation MA	102
3.1.3.3. L'efficacité symbiotique	103
3.1.4. Effet du stress salin et de l'inoculation sur les paramètres biochimiques	104

3.1.4.1.	La proline	104
3.1.4.2.	Les sucres solubles	105
3.1.4.3.	La chlorophylle totale	105
3.1. Lotus creticus		106
3.1.1.	Effet du stress salin et de l'inoculation sur la production de la matière végétale sèche	106
3.1.2.	Effet du stress salin et de l'inoculation sur la teneur relative en eau	107
3.1.3.	Effet du stress salin et de l'inoculation sur les paramètres symbiotiques	108
3.1.3.1.	Nombre de nodule	108
3.1.3.2.	Taux de colonisation MA	109
3.1.3.3.	L'efficacité symbiotique	110
3.1.4.	Effet du stress salin et de l'inoculation sur les paramètres biochimiques	110
3.1.4.1.	La proline	110
3.1.4.2.	Les sucres solubles	111
3.1.4.3.	La chlorophylle totale	112
3.2. Discussion		112
3.2.1.	Effet du stress salin sur les plants d' <i>Acacia saligna</i> et de <i>Lotus creticus</i> non inoculé	112
3.2.2.	Effet de l'inoculation sur la réponse des plants d' <i>Acacia saligna</i> et de <i>Lotus creticus</i> au stress salin	116
3.2.3.	Comparaison de l'effet de différentes inoculations sur la réponse des plants d' <i>Acacia saligna</i> et de <i>Lotus creticus</i> au stress salin	119
3.1. Conclusion partielle		122
Conclusion générale et perspectives		123
Références bibliographiques		126
Annexe		

Liste des abréviations

- ▶ **ABA** : Acide abscisique.
- ▶ **ACC** : 1-aminocyclopropane-1-carboxylate.
- ▶ **ACP** : Analyse en composante principale.
- ▶ **ADN** : Acide désoxyribonucléique.
- ▶ **ADNr 16s** : Gène codant de l'ARN ribosomique constituant la petite sous-unité des ribosomes des procaryotes.
- ▶ **ADNr SSU** : ADN ribosomique de petites sous-unités.
- ▶ **ADP** : Adénosine diphosphate.
- ▶ **AIA** : Acide indole 3-acétique.
- ▶ **APP** : Appareil de pré-pénétration.
- ▶ **ARN** : Acide ribonucléique.
- ▶ **ARNm** : Acide ribonucléique messenger.
- ▶ **ARNr 16s** : Acide ribonucléique constituant la petite sous-unité des ribosomes des procaryotes.
- ▶ **AtNHX1** : Gène codant des échangeurs sodium/proton.
- ▶ **ATP** : Adénosine-5'-triphosphate.
- ▶ **BNL** : Bactéries nodulant les légumineuses.
- ▶ **BSk** : Type de climat Semi-aride (classification de Köppen).
- ▶ **bv** : Biovar.
- ▶ **C3, C4, CAM** : différents types de photosynthèse.
- ▶ **Ca²⁺** : Ion de calcium.
- ▶ **CaCl₂** : Chlorure de calcium.
- ▶ **Cl⁻** : Ion chlorure Cl⁻.
- ▶ **CMA** : Champignons mycorhiziens à arbuscules.
- ▶ **CSA** : Type de climat Méditerranéen (classification de Köppen).
- ▶ **CW** : Chemin de la wilaya.
- ▶ **Dist** : Distance.
- ▶ **EPS** : Exopolysaccharides.
- ▶ **ERO** : Espèces réactives de l'oxygène.
- ▶ **Fru** : Fructose.
- ▶ **FSA** : Fixation symbiotique de l'azote.
- ▶ **GABA** : Acide Gamma-Amino Butyrique.
- ▶ **GB** : Les glycines bêtaïnes.
- ▶ **Gène R** : Gène de résistance.
- ▶ **GIPT** : *Glomus intraradices* phosphate transporter.

- ▶ **Glu** : Glucose.
- ▶ **GmosPT** : *Glomus mosseae* phosphate transporter.
- ▶ **GS** : Glutamine synthétase.
- ▶ **GVPT** : *Glomus versiforme* phosphate transporter.
- ▶ **H. L. Wendl** : Abréviation botanique standard de Hermann Wendland.
- ▶ **Labill** : Abréviation botanique standard de Jacques-Julien Houtou de La Billardière.
- ▶ **LCOs** : Lipochitooligosaccharides.
- ▶ **MA** : Mycorhize à Arbuscule / mycorhizienne à arbuscule.
- ▶ **MST** : Transporteurs de monosaccharides
- ▶ **Myc** : Facteurs **mycorhiziens**.
- ▶ **Nod a, b, c** : Gène codant des enzymes catalysant la synthèse du facteur de nod (synthèse du squelette de la molécule).
- ▶ **Nod** : Facteurs de **nodulation**.
- ▶ **Nod-box** : Le site liant du complexe inducteur de NodD dans le promoteur nod.
- ▶ **NodD** : Gène codant les protéines constituant le facteur de transcription.
- ▶ **Nops** : Protéines hors nodulation.
- ▶ **P5CS** : Δ -pyrroline-5-carboxylate synthétase.
- ▶ **PA** : Les polyamines.
- ▶ **PEG** : Polyéthylène glycol.
- ▶ **PGPR** : Plant Growth Promoting Rhizobacteria.
- ▶ **Pht1** : Transporteur de phosphate.
- ▶ **Protéines LEA** : Late Embryogenesis Abundant.
- ▶ **RAMSAR** : Convention relative aux zones humides d'importance internationale, particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau.
- ▶ **SDS-PAGE** : Electrophorèse en gel de polyacrylamide contenant du laurylsulfate de sodium.
- ▶ **sp** : « soit species » en latin, sous espèce au singulier.
- ▶ **spp** : Sous espèce au pluriel.
- ▶ **SST3** : Système de sécrétion de type III.
- ▶ **SYM** : gènes de la **symbiose**.
- ▶ **Tts** : Gène codant du système de sécrétion de type III.
- ▶ **V-ATPase** : Pompe à protons de type vacuolaire.
- ▶ **YMA** :Yeast Mannitol Agar
- ▶ **α , β et γ** : Alpha, Bêta et Gamma.

Introduction générale

Introduction générale

Les contraintes environnementales sont les facteurs majeurs limitant de l'agriculture et de la productivité des plantes (Chaves *et al.*, 2002). En plus des stress biotiques, il existe une variété de stress abiotiques dont la salinité est considérée comme un facteur majeur limitant du développement des plantes (Cramer *et al.*, 1988 ; Belkhodja, 1996 ; Munns et Tester, 2008 ; Krasensky et Jonak, 2012) en réduisant la disponibilité de l'eau, ce qui provoque une déshydratation ou un stress osmotique induisant la fermeture des stomates et, par conséquent, la capacité biochimique de l'assimilation et l'utilisation du carbone est réduite, ceci mène à la limitation des capacités photosynthétiques affectant la croissance des plantes (Agastian *et al.*, 2000 ; Karpe *et al.*, 2012). La salinité modifie aussi la stabilité des écosystèmes (Lieth *et al.*, 1997), certaines espèces spontanées ont disparu, d'autres sont menacées de disparition (Gupta et Abrol, 1990) et elle est en grande partie la cause de la désertification des sols (Hamdy, 1999). Les régions salines sont en augmentation; une étude globale a révélé que, de 1,5 milliard d'hectares cultivés, 6% (77 millions d'hectares) sont devenus salins (Munns *et al.*, 1999) et selon Szabolcs (1994), la salinité affecte 7% des terres émergées de la planète, équivalant à 930 millions d'hectares. Les régions du bassin méditerranéen sont fortement touchées par ce fléau. L'Algérie possède de vastes zones salées (chott et sebkha), presque 3,2 millions d'hectares de la surface sont salés (Hamdy, 1999).

Il est possible de limiter l'ampleur prise par la salinisation des terres par la culture des espèces halotolérantes à potentialités économique et/ou écologique, spécialement les espèces fixatrices d'azotes (Oba *et al.*, 2001). Un débat global à l'échelle planétaire préconise de réhabiliter les sols dégradés avec les légumineuses (Lazrak *et al.*, 2008). Cette famille végétale offre des possibilités énormes d'exploitation par leurs intérêts agronomique, alimentaire et écologique et se trouve actuellement au centre des préoccupations des instances internationales. Leur importance est due à leur contribution, chaque année, à la fixation d'environ 200 millions tonnes d'azote par an (Ferguson *et al.*, 2010). Grâce à cette fixation d'azote réalisée en association avec les bactéries du sol appelées « rhizobia », les légumineuses permettent, à la fois, d'enrichir le sol en matière organique et d'éviter les engrais azotés. Une importance considérable doit donc être attribuée au développement des possibilités offertes par cette association symbiotique fixatrice d'azote *Rhizobium*- légumineuse. Cependant, cette interaction symbiotique est affectée par la salinité et l'étape la plus sensible à la présence du sel est le processus infectieux (Tu, 1981 ; McKay et Djordjevic, 1993 ; Payakapong *et al.*, 2006).

L'amélioration de la productivité des légumineuses en condition de stress salin nécessite l'installation d'une symbiose tolérante. Cette approche implique une sélection des deux

partenaires de la symbiose. D'une autre part, d'après les travaux réalisés sur l'effet bénéfique des champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) sur le microsymbiote rhizobien, la symbiose mycorhizienne pourrait être une alternative prometteuse pour l'amélioration de la tolérance des légumineuses à la salinité en atténuant la sensibilité de leur symbiose rhizobienne.

Les CMA assurent à la plante hôte une meilleure nutrition phosphatée, azotée et hydrique. Outre son apport nutritionnel, la symbiose confère aux plantes une grande résistance aux stress abiotiques (Hirrel et Gerdemann 1980 ; Aroca *et al.*, 2007 ; Nasim, 2010) par l'amélioration du statut nutritionnel de la plante (Zandavalli *et al.*, 2004 ; Colla *et al.*, 2008), la dilution des effets toxiques des ions (Giri *et al.*, 2007) et la modification de la physiologie de la plante (Rao et Tak, 2002 ; Kumar *et al.*, 2010). Ces champignons sont ubiquitaires et plusieurs auteurs ont signalé leur présence naturelle dans des environnements salins (Allen et Cunningam, 1983 ; Carvalho *et al.*, 2001 ; Yamato *et al.*, 2008).

Malgré ces nombreuses études, plusieurs questions se posent encore sur le comportement et l'effet des CMA en condition de salinité. Les effets du champignon sont-ils en relation avec sa tolérance à la salinité ? Et son origine d'un sol salin peut-elle être un critère déterminant quant à son effet sur l'amélioration de la tolérance des légumineuses ? L'effet du champignon en condition du stress est-il dépendant d'une spécificité avec sa plante hôte ? Enfin, dans un contexte d'utilisation des légumineuses pour la bioremédiation des sols salins, la mycorhization peut-elle jouer un rôle important ?

Les travaux présentés dans cette thèse ont pour objectif d'aborder ces différentes questions et d'améliorer la connaissance du rôle des symbioses rhizobienne et mycorhizienne dans la tolérance à la salinité de *Lotus creticus* et *Acacia saligna*. Ces espèces sont des plantes pionnières (Escaray *et al.*, 2010) qui montrent une tolérance considérable aux conditions de la sécheresse, la salinité et des vents abrasifs (Le Houérou et Pontanier, 1987 ; Banon *et al.*, 2004 ; Striker *et al.*, 2005), leur système racinaire améliore la structure des sols et permettent la fixations des dunes (Barnet *et al.*, 1985 ; Skolmen, 1986 ; Escaray *et al.*, 2010), ce qui en fait des plantes candidates pour la revégétalisation des sols des milieux stressés (Belesky, 1999 ; Vignolio *et al.*, 2005 ; Escaray *et al.*, 2010).

Pour atteindre cet objectif, la stratégie menée consiste à comparer l'effet des CMA des sols salins avec ceux isolés de la rhizosphère d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus* dans la tolérance de ces deux espèces végétales au stress salin. Le rôle de la symbiose mycorhizienne sera ainsi comparé avec celui de la symbiose rhizobienne.

Présentation des différentes parties de thèse

Cette thèse est divisée en quatre chapitres dont les deux premiers sont consacrés à l'étude bibliographique et l'état des lieux. Les deux autres chapitres comportent la méthodologie suivie et les résultats obtenus au cours de ce travail.

Dans le premier chapitre nous présentons une synthèse sur les deux symbioses telluriques mycorrhizienne et rhizobienne. Une autre synthèse est réalisée sur le stress abiotique particulièrement la salinité et la sécheresse, son effet négatif spécifiquement sur les plantes et l'adaptation de ces derniers au stress. Ce chapitre inclue aussi une synthèse sur les deux légumineuses qui ont fait l'objet de cette étude : *Acacia saligna* et *Lotus creticus*.

Le deuxième chapitre est un état des lieux donnant un aperçu sur les caractéristiques géographiques, climatiques et écologiques des différents sites de prélèvement des échantillons.

Le chapitre de la méthodologie expose les principales approches méthodologiques avec une description du matériel biologique et des méthodes de culture.

En fin, le dernier chapitre, subdivisé en trois parties, discute les résultats obtenus. La première partie a fait l'objet d'une publication intitulée «Diversity of Arbuscular Mycorrhizal fungi in two perturbed ecosystems (dune and saline soil) in west Algeria». Elle concerne l'étude du comportement, la diversité et la répartition des champignons mycorrhiziens à arbuscules dans deux écosystèmes perturbés salin et dunaire dans l'ouest algérien, en association avec différentes espèces végétales (*Acacia saligna*, *Lotus creticus* et *Arthrocnemum macrostachyum*).

La deuxième partie est consacrée à la sélection des isolats les plus performants en condition de stress. Cependant, les CMA sont des symbiotes obligatoires, leur performance peut être testée uniquement en association avec une plante hôte. C'est dans ce contexte que des cultures monosporales des 45 morphotypes sont réalisées pour produire de l'inoculum utilisé pour le test de performance des différents isolats. Ce dernier nous a permis de sélectionner cinq isolats natifs de différents sites perturbés.

La troisième partie discute les résultats de l'évaluation du rôle des symbioses MA et rhizobienne dans la tolérance des plants d'*A. saligna* et de *L. creticus* à la salinité, en comparant les paramètres biométriques, physiologiques et biochimiques des plants témoins sans inoculations avec ceux inoculés par simple inoculation mycorrhizienne (avec les isolats MA sélectionnés), simple inoculation rhizobienne, inoculation mixte (combinaison de tout les isolats MA de chaque site) et une double inoculation (inoculation mixte avec une souche de rhizobium). Dans le même contexte, une autre comparaison est faite entre l'effet des CMA provenant des sites salins et ceux provenant de la rhizosphère des plantes d'intérêt.

Étude bibliographique

1. Symbiose mycorrhizienne

Avant 450 millions d'années, les premiers végétaux quittaient les milieux aquatiques pour coloniser la terre ferme (Taylor et Taylor, 1993). Cependant, c'était impossible pour ces plantes primitives de s'adapter aux contraintes du milieu terrestre par leur propre évolution (Le Tacon et Selosse, 1994). C'est grâce à leur association avec certains champignons que les plantes ont réussi à y survivre. Cette association, ou symbiose, se nomme mycorhize.

Le mycorhize, du grec « mukes » : champignon et « rhiza » : racine, est une association mutualiste symbiotique à bénéfice réciproque entre les racines d'une ou plusieurs plantes et un champignon. La plante fournit au champignon les sucres élaborés lors de la photosynthèse et en échange ce dernier lui offre des éléments nutritifs prélevés par ses hyphes et améliore également sa tolérance aux stress biotiques et abiotiques (Smith et Read, 1997).

1.1. Les différents types de la symbiose mycorrhizienne

Suivant leurs critères écologiques, morphologiques, physiologiques et l'espèce végétale et fongique, plusieurs types d'association mycorrhizienne sont distingués (Delian *et al.*, 2011). Actuellement, sept types de mycorhizes sont reconnus. Mycorhizes à arbuscules (MA), ectomycorhizes, ectendomycorhizes, mycorhizes arbutoïdes, mycorhizes monotropoïdes, mycorhizes éricoïdes et orchidoïdes (Fig. 1) (Tahat *et al.*, 2010 ; Delian *et al.*, 2011). Une étude détaillée sur les MA sera présentée du fait qu'elles sont les plus répandues et qu'elles ont fait l'objet de notre travail.

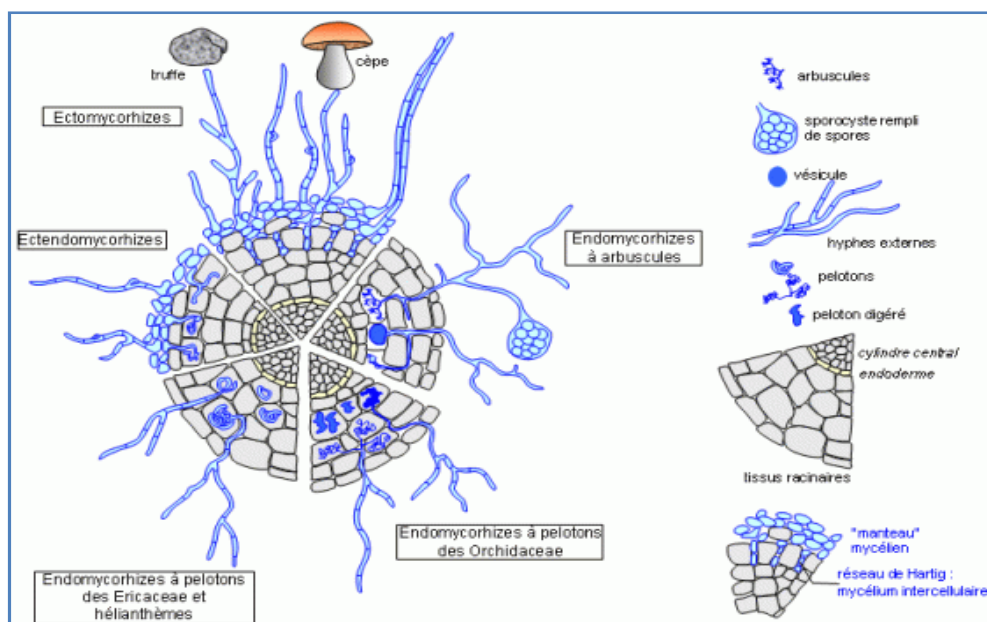


Figure 1 : Principaux types de mycorhizes représentés sur une coupe transversale de racine (LeTacon, 1985)

1.2. La symbiose mycorhizienne à arbuscules

La symbiose mycorhizienne à arbuscules est la symbiose mycorhizienne la plus répandue (Read *et al.*, 2000 ; Smith et Read, 2008). Elle est établie avec 80 à 90% des plantes terrestres dans divers écosystèmes naturels, agricoles et forestiers (Brundrett, 2002 ; Pongrac *et al.*, 2007). Ce type de mycorhize est produit en ne modifiant pas la morphologie des racines hôtes. Les hyphes progressent dans le cortex racinaire entre ou dans les cellules et à l'intérieur ils se différencient en deux structures caractéristiques : les vésicules formées dans ou entre les cellules corticales sont responsable du stockage et les arbuscules formés dans les cellules corticales sont le site des échanges avec les cellules racinaires (Fig. 2) (Abbott, 1982 ; Gianinazzi-Pearson, 1996 ; Ramos *et al.*, 2011). Les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) se développent à la fois dans les tissus racinaires de l'hôte et dans le sol. Leur mycélium extra-racinaire assure le transport des sels minéraux, notamment le phosphate et l'azote et de l'eau disponible dans les sols.

Cette association fût appelée « mycorhize à vésicule et à arbuscule » vu la présence des vésicules et des arbuscules. Actuellement, il est rapporté que certaines associations avec les Glomeromycota ne forment pas de vésicules. Récemment, la terminologie « association mycorhizienne à arbuscule » est utilisée pour décrire la symbiose endomycorhizienne (Delian *et al.*, 2011).

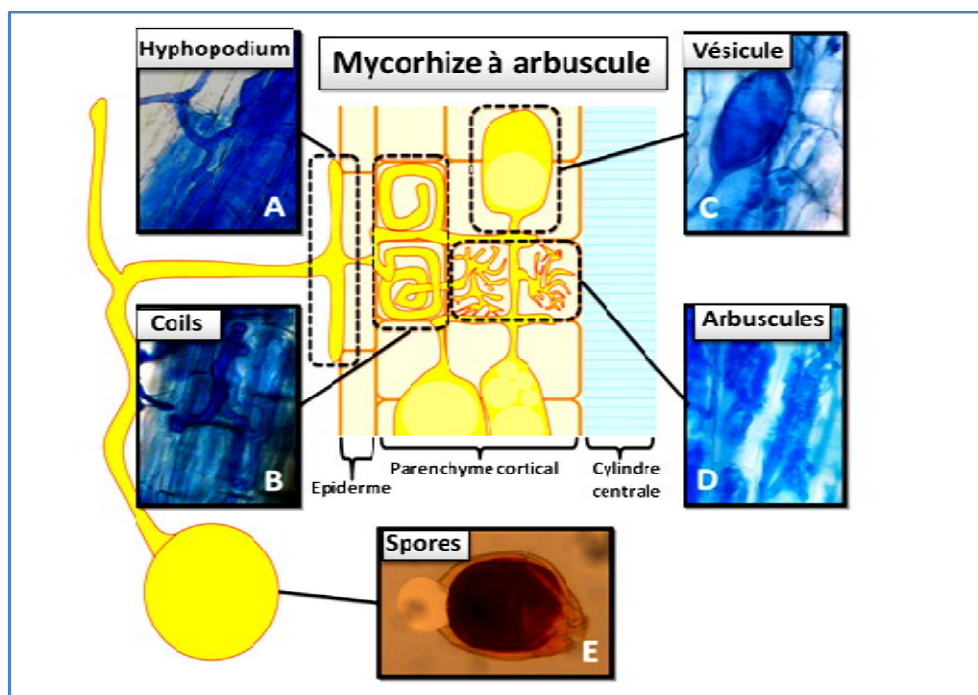


Figure 2 : Phases extra et intra-racinaires des CMA. **A :** Hyphopodium dans la racine de *Camellia japonica*. **B :** Coils (hyphes intra-racinaires). **C :** Vésicules. **D :** Arbuscules. **E :** Spore de *Scutellospora* sp. (Berruti *et al.*, 2014).

1.2.1. Les partenaires de la symbiose mycorhizienne à arbuscules

1.2.1.1. La plante hôte

La symbiose MA est observée chez 92% des plantes étudiées (Wang et Qiu, 2006 ; Brundrett, 2009) appartenant aux angiospermes, aux ptéridophytes, certaines gymnospermes et même les gamétophytes de certaines plantes inférieures (lycopodes et mousses) (Smith et Read, 1997). Zhang *et al.*, (2007) ont rapporté que de nombreuses espèces de mousses pouvaient être colonisées dans leur partie chlorophyllienne par des CMA. Cependant, en l'absence de données fonctionnelles d'échanges de nutriments, Davey *et al.*, (2006) suggèrent que le champignon se comporte plutôt comme saprophyte.

En revanche, 18% des plantes ont perdu ou supprimé leur faculté symbiotique probablement à cause des coûts de la symbiose qui dépasse leur capacité. Parmi 336 familles des angiospermes 53 ne sont pas mycorhizés et 40 autres ont un statut mycorhizien variable (Brundrett, 2009 ; Druva-Lusite et Ievinsh, 2010). On distingue deux groupes de plantes non mycorhizées, le premier comprend des plantes des habitats perturbés riche en phosphore, par exemple : Amarantacées, Brassicacées, Caryophyllacées, Chénopodiacées, Polygonacées et Urticacées (Harley et Harley, 1987 ; Francis et Read, 1994 ; Olsson et Tyler, 2004). L'autre groupe comprend les plantes qui dominent les sols pauvres en phosphore et qui ont des racines spécialisées (racines protéoïdes, dauciformes...). Ce groupe inclut les familles des Cypéracées, Haémodoracées, Protéacées et Restionacées (Tester *et al.*, 1987 ; Brundrett et Abbott, 1991 ; Watt et Evans, 1999 ; Shane et Lambers, 2005 ; Shane *et al.*, 2006). En outre, des familles non mycorhizées peuvent comprendre certaines espèces mycorhizées telles que *Hakea verrucosa* de la famille des Protéacées et *Costularia nervosa* de la famille des Cypéracées (Boulet et Lambers, 2005 ; Lagrange *et al.*, 2011). Similairement, certaines espèces non mycorhizées (Brundrett et Abbott, 1991) ou même des genres sont inclus dans des familles mycorhizées (Lambers *et al.*, 2013b).

1.2.1.2. Le champignon

Taxonomiquement, les CMA sont regroupés dans un groupe monophylétique des champignons, le phylum Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001 ; Stürmer, 2012). L'historique et la complexité taxonomique et systématique des CMA sont abordé par Stürmer (2012) en reconnaissant quatre périodes. La période « découverte initiale » (1845-1974) est caractérisée par la description, particulièrement des espèces formant des sporocarpes. La période « taxonomie alpha » (1975-1989) a créé une base morphologique solide pour l'identification et la classification des espèces. La période cladistique (1990-2000) a vu la première classification cladistique des CMA sur la

base de caractères phénotypiques seulement. À la fin de cette période, les caractères génétiques avaient un rôle dans la définition des taxons et l'élucidation des relations évolutives au sein du groupe. La période de synthèse phylogénétique (2001 jusqu'à aujourd'hui) a commencé avec la proposition d'une nouvelle classification basée sur les caractères génétiques.

Cependant, un débat est ouvert sur la phylogénie des CMA, particulièrement certains groupes taxonomiques (Oehl *et al.*, 2011 ; Krüger *et al.*, 2012) (Fig. 3). En plus du désagrément du nombre des familles et des genres, Oehl *et al.*, (2011), en se basant sur les analyses moléculaires et morphologiques, considèrent que l'ordre des *Gigasporales* est séparé de celui des *Diversisporales*, ce qui n'est pas en accord avec le rapport de Krüger *et al.*, (2012) basé sur les séquences de consensus d'ADNr SSU, confirmé par le rapport de Redecker *et al.*, (2013).

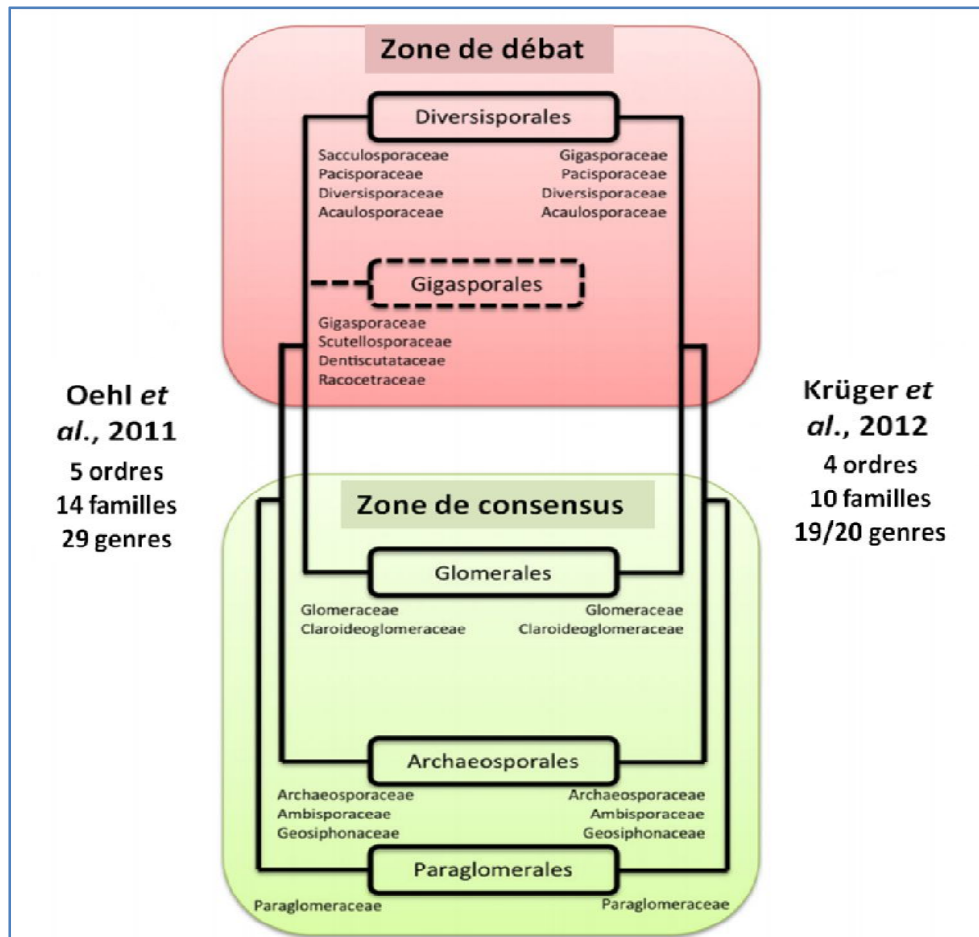


Figure 3: Représentation schématique de l'arbre phylogénétique du phylum Glomyromycota, rapporté par deux approches différentes (Oehl *et al.*, 2011 ; Krüger *et al.*, 2012) citée dans (Berruti *et al.*, 2014).

Oehl *et al.*, (2011) ont montré les caractéristiques morphologiques de 29 genres de CMA (Fig. 4) qui comportent 250 espèces distribuées un peu partout dans le monde (Malbreil *et al.*, 2014).

Classes ordres	Familles	Genres	Spores	Parois des spores	Structures mycorhiziennes	
Glomeromycetes						
Glomerales	Glomeraceae	<i>Glomus</i>		1	V, A, H	
		<i>Funneliformis</i>		1	V, A, H	
		<i>Septoglomus</i>		1	V, A, H	
		<i>Simiglomus</i>		1	V, A, H	
		Entrophosporaceae	<i>Claroideoglomus</i>		1	V, A, H
			<i>Albahypha</i>		1	V, A, H
			<i>Viscospora</i>		1	V, A, H
			<i>Entrophospora</i>		2	V, A, H
	Diversisporales	Diversisporaceae	<i>Diversispora</i>		1	V, A, H
			<i>Redeckera</i>		1	V, A, H
			<i>Otospora</i>		2	V, A, H
			<i>Tricispora</i>		2	V, A, H
		Sacculosporaceae	<i>Sacculospora</i>		3	V, A, H
		Pacisporaceae	<i>Pacispora</i>		2	V, A, H
		Acaulosporaceae	<i>Kuklospora</i>		3	V, A, H
		<i>Acaulospora</i>		3	V, A, H	
Gigasporales	Scutellosporaceae	<i>Orbispora</i>		3	A, H	
		<i>Scutellospora</i>		3	A, H	
	Dentiscutataceae	<i>Fuscutata</i>		3	A, H	
		<i>Dentiscutata</i>		3	A, H	
		<i>Quatunica</i>		4	A, H	
	Racocetraceae	<i>Cetraspora</i>		3	A, H	
		<i>Racocetra</i>		2	A, H	
	Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i>		1	A, H	
	Archaeosporomycetes					
	Archaeosporales	Ambisporaceae	<i>Ambispora</i>		3 (Ac) 1 (Gl)	V, A, H
Archaeosporaceae		<i>Archaeospora</i>		2 (Ac) 1 (Gl)	A, H	
		<i>Intraspora</i>		2 (Ac) 1 (Gl)	A, H	
Geosiphonaceae		<i>Geosiphon</i>		1	Associated with cyanobacteria	
Paraglomeromycetes						
Paraglomerales	Paraglomeraceae	<i>Paraglomus</i>		1	A, H	

Figure 4 : Caractéristiques morphologiques d'un grand nombre de Glomeromycota des classes jusqu'aux genres (Oehl *et al.*, 2011).

1.2.1.3. Spécificité d'hôte

La symbiose mycorhizienne à arbuscule ne présente pas une spécificité d'hôte nette (Selosse *et al.*, 2006). Généralement, une espèce de CMA est capable de mycorhizer une grande variété de plantes n'appartenant pas au même taxon. De la même façon, une plante peut être mycorhizée par différentes espèces de CMA n'appartenant pas obligatoirement au même genre. Newman *et al.*, (1994) ont montré qu'un même CMA est capable de mycorhizer simultanément deux plantes adjacentes d'espèces différentes qui peuvent être liées avec un réseau mycélien souterrain commun.

D'autre part, la spécificité entre les partenaires de la symbiose est déterminée par plusieurs facteurs. En effet, les espèces végétales diffèrent dans la dépendance à la symbiose MA, certaines plantes sont des mycotrophes facultatives, tandis que d'autres sont mycotrophes obligatoires. Récemment, le statut mycorhizien a été liée à la distribution et la productivité des plantes (van der Heijden *et al.*, 2008 ; Hempel *et al.*, 2013). Hausmann *et al.*, (2009) ont rapporté que les CMA peuvent être influencés à petite échelle par la communauté végétale locale et la plante voisine de la plante focale peut altérer les communautés CMA.

1.2.2. Mise en place de la symbiose mycorhizienne à arbuscules

On distingue deux voies de la colonisation racinaire d'une plante par le CMA. La colonisation primaire à partir des hyphes fongiques pré-symbiotiques issus d'une spore et la colonisation secondaire à partir du mycélium extra-racinaire d'un champignon ayant déjà colonisé le système racinaire d'une plante hôte (Genre *et al.*, 2005).

Dans le cas de la colonisation primaire, les spores germent sous l'effet de facteurs environnementaux et émettent un tube germinatif. Leur croissance peut se faire en absence d'une plante hôte, mais leur développement est limité. En présence d'une plante hôte, la germination des spores et la ramification des hyphes sont favorisées suite à la perception des strigolactones libérés par les racines de la plante (Akiyama *et al.*, 2005). En réponse, les CMA produisent des facteurs Myc (facteurs **mycorhiziens**) qui activent la voie de signalisation symbiotique dans la racine (Kosuta *et al.*, 2003), conduisant aux oscillations de calcium par l'activation du processus commun SYM (gènes de la **symbiose**). La transduction du signal conduit à l'activation d'une réponse transcriptionnelle et cellulaire (Genre *et al.*, 2005, 2008 ; Bonfante et Genre, 2010 ; Giles *et al.*, 2013).

Le contact entre la plante et les CMA est suivie par la formation et l'adhérence d'un hyphopodium à la surface des racines. Il s'agit d'un renflement de l'hyphe qui est le point d'entrée du champignon dans la racine (Fig. 5) (Genre *et al.*, 2005). Cela déclenche l'assemblage

d'un regroupement cytoplasmique appelé « appareil de pré-pénétration » (APP) dans la cellule épidermique en contact avec l'hyphopodium. Genre *et al.*, (2005) ont observé que le noyau de la cellule végétale migre rapidement vers le haut de la cellule à proximité de l'hyphopodium puis il retourne en position basale en entraînant derrière lui la formation d'un pont cytoplasmique (APP) traversant la cellule (Fig. 5). A travers l'APP, les CMA colonisent les cellules vers le cortex racinaire, ensuite, une fois l'APP est répliquée dans les cellules corticales internes, les hyphes se différencient en arbuscule hautement ramifié occupant la majeure partie du volume de la cellule et formant une surface étendue pour l'échange d'éléments nutritifs (Bonfante et Genre, 2010). Les hyphes se développent également hors de la racine formant un mycélium ramifié qui explore le sol pour l'absorption des nutriments minéraux et de l'eau. Ce mycélium extra-racinaire peut coloniser de nouvelles racines de la même plante ou d'autre plante. Les spores sont formées par ce mycélium externe, assurant la reproduction et la dissémination du champignon.

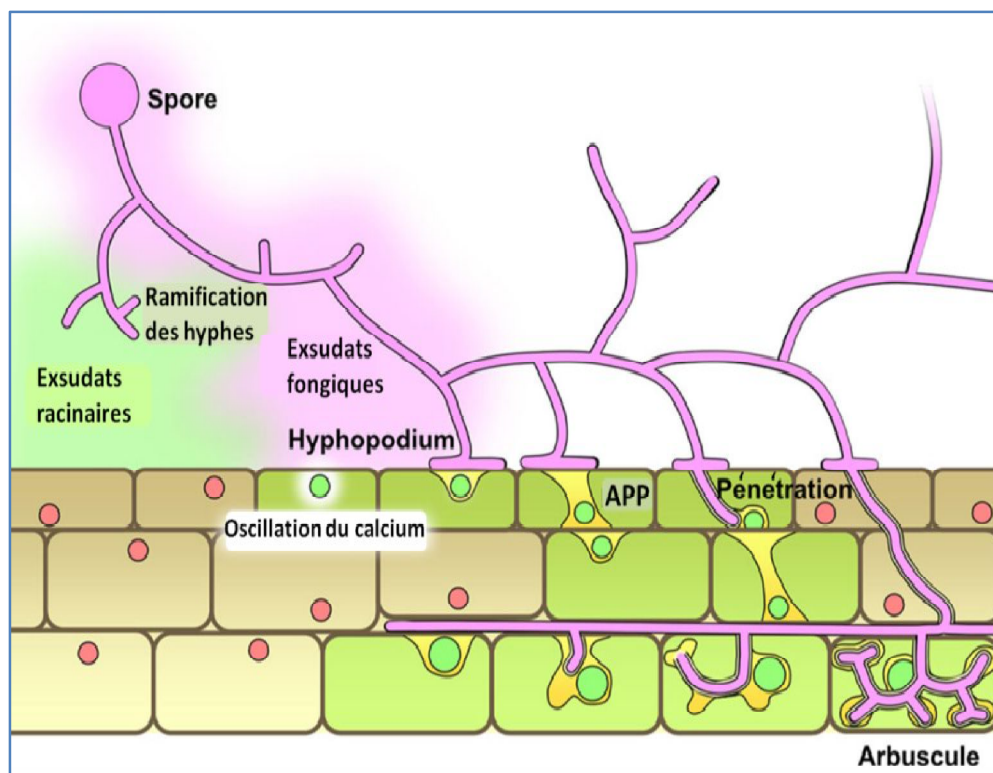


Figure 5 : Résumé schématique du processus de la colonisation MA des racines (Bonfante et Genre, 2010)

Le dialogue moléculaire entre la plante et le champignon active une réponse cellulaire et transcriptionnelle (cellules et noyaux verts). L'adhésion d'hyphopodium sur la surface racinaire induit la formation d'APP (en jaune) dans la cellule épidermique adjacente à l'hyphopodium. A travers ce tube, l'hyphe colonise les cellules jusqu'au cortex interne. Ici, des hyphes intercellulaires peuvent se développer. Du même mécanisme, les hyphes colonisent les cellules corticales où ils se différencient en arbuscules.

1.2.3. Intérêts de la symbiose mycorhizienne à arbuscules

La symbiose MA améliore principalement la nutrition minérale des plantes hôtes (Miller *et al.*, 1986 ; Arafat et Chaoxingb, 2011 ; Smith et Smith, 2012 ; Habibzadeh, 2015). Les hyphes extra-racinaires des CMA peuvent fournir à la plante hôte jusqu'à 80% du phosphate, 25% d'azote, 10% du potassium, 25% du zinc et 60% du cuivre, en échange, ils reçoivent 20% du carbone de la plante hôte (Marschner et Dell, 1994 ; Parniske, 2008). L'échange des nutriments est réalisé dans des sites spécifiques dans l'interface de la plante et du champignon grâce à des systèmes H^+ -ATPase de la membrane plasmique de la plante et du champignon, des transporteurs du phosphate et des canaux ioniques (Fig. 6). Les systèmes H^+ -ATPase de la membrane plasmique (de la plante et du champignon) extrudent des protons dans l'interface plante/champignon, créant un gradient électrochimique qui dynamise le transport secondaire de phosphate inorganique, d'ammonium (NH_4^+), de nitrate (NO_3^-), de potassium (K^+), de plusieurs anions, de saccharose, de glucose (Glu) et de fructose (Fru) (Ramos *et al.*, 2011). De plus, l'oscillation du Ca^{2+} et les changements du pH induisent une dépolarisation membranaire durant l'échange des ions (Fig. 6).

Le phosphate absorbé par le mycélium extra-racinaire sous forme de phosphate inorganique est polymérisé sous forme de polyphosphate et transporté *via* la vacuole jusqu'au mycélium intra-racinaire où il est dégradé par des phosphatases spécifiques du CMA en libérant le phosphate inorganique dans l'interface plante/champignon (Fig. 6). L'absorption de ce phosphate par la plante implique également des transporteurs spécifiques de la famille Pht1 (Karandashov et Bucher, 2005 ; Javot *et al.*, 2007 ; Guether *et al.*, 2009 ; Ramos *et al.*, 2011).

L'azote est absorbé par le mycélium extra-racinaire sous forme de nitrate ou ammonium et incorporé aux composés organiques par la glutamine synthétase (Cruz *et al.*, 2009). L'arginine synthétisée à partir de la glutamine produite est chargée dans les vacuoles, transportée à travers le mycélium intra-racinaire et dégradée pour augmenter la concentration de l'urée. En présence d'uréase active, l'urée est transformé en NH_4^+ et en CO_2 (Cruz *et al.*, 2009). Enfin, l'azote est transféré à la racine de la plante sous forme de NH_4^+ (Fig. 6) (Bago *et al.*, 2001 ; Govindarajulu *et al.*, 2005 ; Cruz *et al.*, 2007).

Le carbone synthétisé par la plante est libéré dans l'interface plante/champignon sous forme de saccharose qui est hydrolysé, probablement par l'invertase (Schaarschmidt *et al.*, 2006), en fructose et glucose qui sont transportés vers les cellules fongiques à travers des transporteurs de monosaccharides (MST) (Fig. 6) (Ramos *et al.*, 2011).

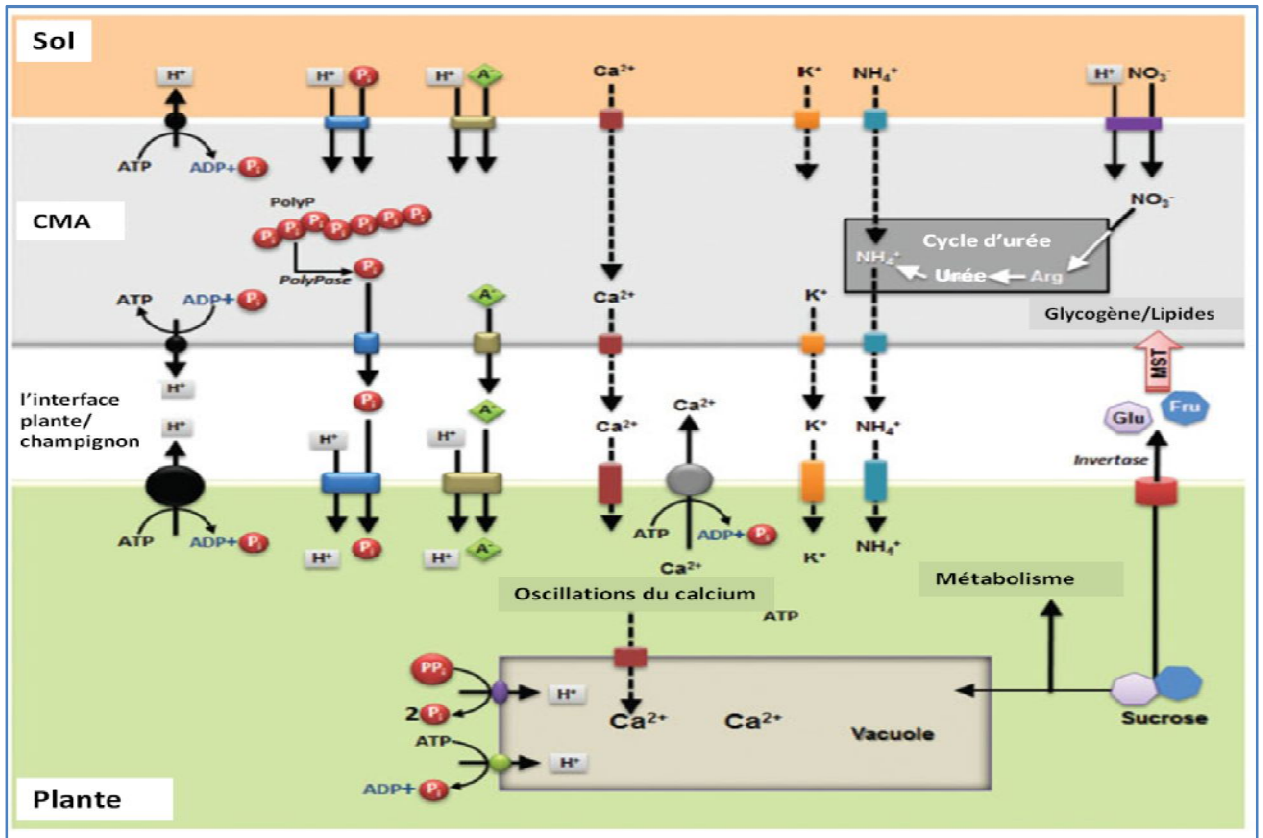


Figure 6: Représentation schématique des mécanismes impliqués dans l'échange des principaux nutriments entre le CMA et sa plante hôte (Ramos *et al.*, 2011).

La symbiose MA améliore aussi la nutrition hydrique des plantes hôtes (Allen, 1982 ; Kothari *et al.*, 1990 ; Augé, 2001 ; Liu *et al.*, 2015) par divers mécanismes : 1) améliorer les propriétés du sol rhizosphérique 2) augmenter la surface d'absorption racinaire de la plante hôte 3) améliorer le statut nutritionnel de la plante hôte 4) activer rapidement un système de défense de la plante hôte 5) protéger la plante hôte contre le dommage oxydatif généré par le stress abiotique 6) affecter l'expression du matériel génétique (Song, 2005).

La symbiose MA peut être également considérée et utilisée comme agent de contrôle biologique, dans la stabilisation des écosystèmes, la restauration écologique des sols contaminés en aidant les plantes à survivre (Ike-Izundu, 2007; Popa *et al.*, 2008 ; Latef, 2011), la restauration des champs anciens (Standish *et al.*, 2007), les techniques de phytoremédiation durables à faible coût (Khan, 2005 ; Trotta *et al.*, 2006), la réhabilitation des sols anthropiques (Grudnicki et Cenușă, 2007 ; Cardinale *et al.*, 2010), l'amélioration de la qualité des sols (Chen *et al.*, 2005), l'agriculture durable (Bethlenfalvay et Barea, 1994 ; Hause et Schaarschmidt, 2009), l'assurance de la qualité des produits horticoles (Paliyath *et al.*, 2008), la résistance aux stress biotiques et abiotiques (Hause *et al.*, 2002 ; Aroca *et al.*, 2007 ; Wimalarathne *et al.*, 2014) et la protection des plantes contre les stress biotiques (Whipps, 2004 ; Jeffries et Barea, 2012).

2. Symbiose rhizobienne

L'azote est un élément essentiel pour la croissance de tous les organismes, bien que, l'azote atmosphérique (N₂) est le gaz le plus abondant dans l'atmosphère, il n'est pas utilisé par la plupart des organismes. En 1838, Boussingault a montré que les légumineuses ont la capacité d'assimiler l'azote atmosphérique. En 1888, Hellriegel et Wilfarth ont lié cette capacité à la présence de nodosités sur leurs racines qui apparaissent suite à l'infection par des bactéries isolées par Beijerinck (1888), les rhizobia (Heller *et al.*, 1989) qui n'assimilent l'azote qu'en état symbiotique avec les légumineuses.

La symbiose rhizobienne est une association mutualiste à bénéfice réciproque entre les légumineuses et les bactéries du type rhizobium. Ces dernières permettent de réduire l'azote atmosphérique en forme assimilable par les plantes. En échange, la plante fournit aux rhizobia le carbone résultant de sa photosynthèse (Dommergues *et al.*, 1999). Au cours de la symbiose, un nouvel organe, le nodule, est formé sur les racines ou plus rarement sur les tiges où l'azote atmosphérique est fixé par les bactéries (Niste *et al.*, 2014).

2.1. Les partenaires de la symbiose rhizobienne

2.1.1. La plante hôte

La symbiose rhizobienne est établie avec un grand nombre d'espèce de la famille des Fabacées (légumineuses) qui est la troisième grande famille après les Astéracées et les Orchidacées. Elle comprend environ 748 genres et 19000-19700 espèces (Allen et Allen, 1981 ; Heywood *et al.*, 2007) et qui incluent les trois sous familles *Caesalpinioideae*, *Mimosoideae* et *Papilionoideae* ou *Faboideae*. La plupart des genres de ces deux dernières ont la capacité de former une symbiose rhizobienne, en revanche, seulement 5% des genres des *Caesalpinioideae* ont cette capacité (Lavin *et al.*, 2005 ; Sprent, 2008). Cependant, la symbiose rhizobienne a été observée chez environ quatre espèces du genre *Parasponia* appartenant à la famille des Ulmacées (Lafay *et al.*, 2006 ; Noel, 2009).

2.1.2. Les rhizobia

2.1.2.1. Caractères généraux

Le rhizobium (r minuscule et au pluriel rhizobia) du grec rhiza (racine) et bios (vie), signifie étymologiquement « ce qui vit dans les racines » (Frank, 1889). Le *Rhizobium* (en italique avec un "R" majuscule) est le nom taxonomique formel d'un genre bactérien. Zakhia *et al.*, (2004) ont proposé le terme BNL (bactérie nodulant les légumineuses) pour éviter cette confusion.

Les BNL se trouvent soit à l'état libre dans le sol, sous forme de coccobacilles ou bâtonnets pléomorphes (0,5 à 0,9 µm x 1,2 à 3 µm), mobiles grâce à un seul flagelle polaire ou subpolaire (rhizobia à croissance lente) ou par deux à six flagelles péritriches (rhizobia à croissance rapide)

(Somasegaran et Hoben, 1994), soit à l'état symbiotique comme des bactéroïdes polymorphes de forme sphérique, enflées, ellipsoïdes, branchées, en forme de crosse ou en massue (Perry *et al.*, 2004) (Fig. 7).

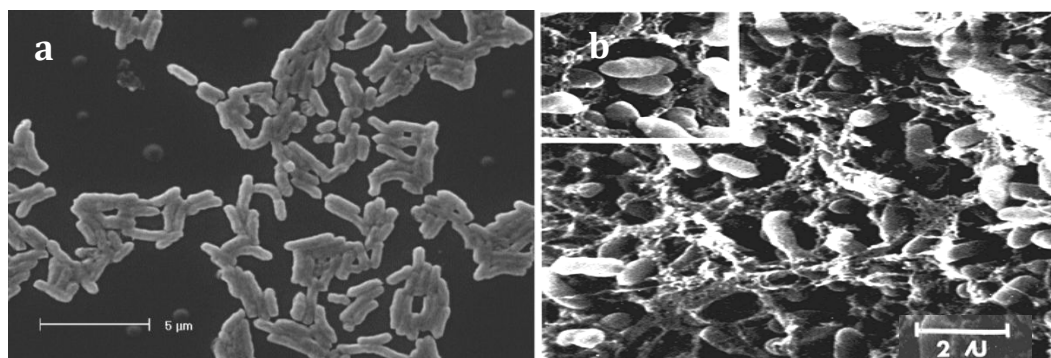


Figure 7 : Aspect des souches de rhizobium observées au microscope électronique à transmission. **a :** *Mesorhizobium ciceri* bv. *biserrulae* (Nandasena *et al.*, 2013). **b :** Bactéroïdes à l'intérieur des cellules du nodule (Tu, 1974).

2.1.2.2. Caractères biochimiques

Les rhizobia sont des chimioorganotrophes utilisant une large gamme de carbohydrates, exigeant une source d'azote et des vitamines (pour certaines espèces) pour se développer à l'état libre (Pelmont, 1995). Les rhizobia à croissance rapide ont une croissance meilleure en présence du saccharose, mannitol ou glucose et ceux à croissance lente préfèrent le pentose (Somasegaran et Hoben, 1994). La croissance s'accompagne d'une production abondante de polysaccharides exocellulaires (Zevenhuizen et Scholten-Koerselman, 1979).

2.1.2.3. Caractères physiologiques

Les rhizobia sont des aérobies strictes (Pelmont, 1993) ou microaérophiles, asporulés, Gram négatif (Bekki, 1983 ; Jordan, 1984) et mésophiles, la température optimum pour leur croissance se situe entre 25 et 30°C (Somasegaran et Hoben, 1994). Certaines espèces tolèrent des températures plus élevées en fonction de l'espèce et de la région d'isolement (Affianha et Alexander, 1992 ; Zahran, 1999 ; Cacciari *et al.*, 2003). Le pH idéal se situe entre 6 et 7 (6,8), mais certaines souches tolèrent des pH très bas (Dommergues et Mangenot, 1970 ; Vincent, 1977) ou alcalins (Kulkarni *et al.*, 2000).

2.1.2.4. Caractères cultureux

Sur milieu YMA (Yeast Mannitol Agar), après 3 à 5 jours d'incubation, les rhizobia forment des colonies de 2 à 4 mm de diamètre, circulaires, convexes, semi translucides ou opaques ou laiteuses, élevées, mucilagineuses, de couleur blanchâtres ou beiges et parfois brillantes

(Vincent, 1970) et la plupart des espèces n'absorbent pas le rouge Congo (Fig. 8). Les rhizobia à croissance rapide (2 à 3 jours) ont une vitesse de dédoublement chaque 2 à 4 h et ceux à croissance lente (3 à 5 jours) ont une vitesse de dédoublement de 6 à 8 h (Somasegaran et Hoben, 1994). Boivin-Masson *et al.*, (2006) ont rapporté que seules les bactéries non différenciées en bactéroïdes sont capables de pousser *in vitro*.

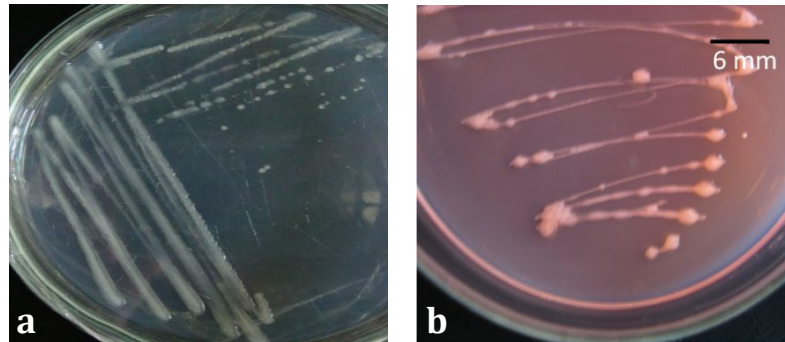


Figure 8 : Aspect des rhizobia sur milieu YMA. **a :** *Rhizobium* sp. Après 2 jours de croissance (Boukhatem *et al.*, 2012). **b :** *Bradyrhizobium japonicum* sur YMA contenant du rouge Congo après 10 jours de croissance (Mubarik et Sunatmo, 2014).

2.1.2.5. Taxonomie des rhizobia

La caractérisation des rhizobia isolés d'un grand nombre d'espèces végétales dans le monde, par taxonomie polyphasique, a conduit à la description de nouveaux genres et espèces. Actuellement, sur la base du séquençage de l'ADN ribosomal 16s, plus de 98 espèces appartenant à 14 genres de α -, β - et γ -protéobactéries, forment l'ensemble des BNL (Fig. 9 et Tab. 1) (Zakhia et De Lajudie, 2001 ; Rüberg *et al.*, 2003 ; Nogom *et al.*, 2004 ; Benhizia *et al.*, 2004).

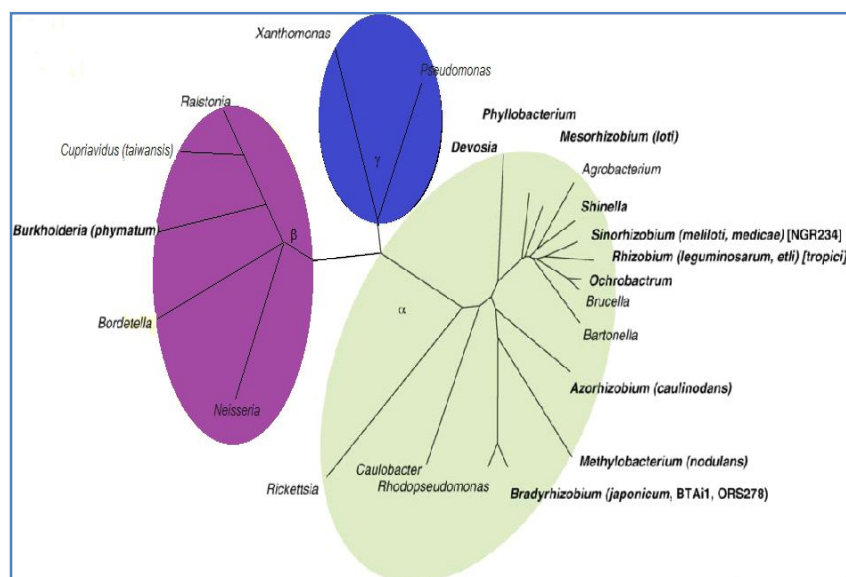


Figure 9 : Arbre phylogénétique simplifié de *Proteobacteria* basé sur le séquençage de l'ADNr 16s. Les genres *Rhizobium* sont indiqués en gras (Boivin *et al.*, 2006).

Tableau 1 : Classification actuelle des BNL (Berrada et Benbrahim, 2014).

Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce
α proteobacteria	Rhizobiales	Rhizobiaceae	Rhizobium	<i>R. leguminosarum</i> (symbiovar <i>viciae</i> , symbiovar <i>trifolii</i> , symbiovar <i>phaseoli</i>)- <i>R. galegae</i> (symbiovar <i>officinalis</i> , symbiovar <i>orientalis</i>)- <i>R. tropici</i> - <i>R. leucaenae</i> - <i>R. tropici</i> - <i>R. endophyticum</i> - <i>R. phaseoli</i> - <i>R. fabae</i> - <i>R. etli</i> (symbiovar <i>mimosae</i> , symbiovar <i>phaseoli</i>)- <i>R. undicola</i> - <i>R. gallicum</i> (symbiovar <i>phaseoli</i> , symbiovar <i>gallicum</i>)- <i>R. giardinii</i> (symbiovar <i>phaseoli</i> , symbiovar <i>giardinii</i>)- <i>R. hainanensis</i> - <i>R. huautlense</i> - <i>R. mongolense</i> - <i>R. yanglingense</i> - <i>R. larrymoorei</i> - <i>R. indigoferae</i> - <i>R. sullae</i> - <i>R. loessense</i> - <i>R. cellulolyticum</i> - <i>R. miluonense</i> - <i>R. multihospitium</i> - <i>R. oryzae</i> - <i>R. pisi</i> - <i>R. mesosinicum</i> - <i>R. alamii</i> - <i>R. alkalisoli</i> - <i>R. tibeticum</i> - <i>R. tubonense</i> - <i>R. halophytocola</i> - <i>R. radiobacter</i> - <i>R. rhizogenes</i> - <i>R. rubi</i> <i>R. vitis</i> - <i>R. nepotum</i>
			Ensifer	<i>E. meliloti</i> - <i>E. fredii</i> (symbiovar <i>fredii</i> , symbiovar <i>siensis</i>)- <i>E. sahelense</i> - <i>E. teranga</i> (symbiovar <i>acacia</i> , symbiovar <i>sesbania</i>)- <i>E. medicae</i> - <i>E. arboris</i> - <i>E. kostiense</i> - <i>E. xingianense</i> (Formerly: <i>Sinorhizobium xingianense</i>)- <i>E. adhaerens</i> - <i>E. kummerowiae</i> - <i>E. americanum</i> - <i>E. mexicanus</i> - <i>E. numidicus</i>
			Shinella	<i>S. kummerowiae</i>
		Phyllobacteriaceae	Mesorhizobium	<i>M. loti</i> - <i>M. huakuii</i> - <i>M. ciceri</i> - <i>M. tianshanense</i> - <i>M. mediterraneum</i> - <i>M. plurifarium</i> - <i>M. amorphae</i> <i>M. chacoense</i> - <i>M. septentrionale</i> - <i>M. temperatum</i> - <i>M. thiogangeticum</i> - <i>M. albiziae</i> - <i>M. caraganae</i> - <i>M. gobiense</i> - <i>M. tarimense</i> - <i>M. australicum</i> - <i>M. opportunistum</i> - <i>M. metallidurans</i> - <i>M. alhagi</i> - <i>M. camelthorni</i> - <i>M. abyssinicae</i> - <i>M. muleiense</i> - <i>M. hawassense</i> - <i>M. qingshengii</i> - <i>M. robiniae</i> - <i>M. shonense</i> - <i>M. shangrilense</i> - <i>M. silamurunense</i> - <i>M. tamadayense</i>
		Phyllobacterium	<i>P. trifolii</i>	
		Methylobacteriaceae	Methylobacterium	<i>M. nodulans</i>
			Microvirga	<i>M. lupini</i> - <i>M. lotononidis</i> - <i>M. zambiensis</i>
		Brucellaceae	Ochrobactrum	<i>O. cytisi</i> - <i>O. lupini</i>
		Hyphomicrobiaceae	Azorhizobium	<i>A. caulinodans</i> - <i>A. dobereinereae</i> - <i>A. oxalatifilum</i>
			Devosia	<i>Devosia neptuniae</i>
Bradyrhizobiaceae	Bradyrhizobium	<i>B. japonicum</i> - <i>B. elkanii</i> - <i>B. liaoningense</i> - <i>B. yuanmingense</i> - <i>B. betae</i> - <i>B. canariense</i> - <i>B. iriomotense</i> - <i>B. jicamae</i> - <i>B. lablabi</i> - <i>B. huanghuaihaiense</i> - <i>B. cytisi</i> - <i>B. daqingense</i> - <i>B. denitrificans</i> - <i>B. oligotrophicum</i> - <i>B. pachyrhizi</i>		
β - Proteobacteria	Burkholderiales	Burkholderiaceae	Burkholderia	<i>B. caribensis</i> - <i>B. cepacia</i> - <i>B. tuberum</i> - <i>B. phymatum</i> - <i>B. nodosa</i> - <i>B. sabiae</i> - <i>B. mimosarum</i> - <i>B. rhizoxinica</i> - <i>B. diazotrophica</i> - <i>B. endofungorum</i> - <i>B. heleia</i> - <i>B. symbiotica</i>
			Cupriavidus	<i>C. taiwanensis</i>
γ - Proteobacteria	Pseudomonadales	Pseudomonaceae		<i>Pseudomonas</i> sp.

2.1.3. Spécificité d'hôte

La symbiose rhizobienne est très spécifique, chaque symbiote n'établit la symbiose qu'avec des espèces ou des individus limités et spécifiques du partenaire symbiotique (Ribeiro *et al.*, 2012). Cette spécificité peut être déterminée à différentes étapes de l'interaction symbiotique. Selon Perret *et al.*, (2000), elle est déterminée par l'échange de signaux moléculaires entre les deux symbiotes. Le signal bactérien le plus connue est le facteur Nod (facteurs de **nodulation**) qui a diverses décorations chimiques spécifiques pour chaque souche (Lerouge *et al.*, 1990). Plusieurs auteurs pensent que la production des facteurs Nod en réponse aux flavonoïdes secrétés par la plante hôte et la capacité de ce dernier de percevoir ce signal, jouent un rôle important dans la définition de la gamme d'hôte (Geurts *et al.*, 1997 ; Perret *et al.*, 2000 ; Limpens *et al.*, 2003 ; Radutoiu *et al.*, 2007). Wang *et al.*, (2012) ont expliqué cette signalisation qui commence par l'attachement des protéines NodD aux Nod-box pour induire l'expression des gènes bactériens de nodulation et en conséquence la sécrétion des facteurs Nod qui seront reconnus par des récepteurs transmembranaires de la plante hôte spécifique pour la souche et l'écotype. A ce niveau, les modifications des facteurs Nod déterminent la spécificité d'hôte et l'activation des récepteurs de la plante induit la courbure des poils absorbants en piégeant quelques souches ce qui donne un signal à la population bactérienne de coloniser le nodule formé (Fig. 10 : 1, 2).

En outre, la gamme d'hôte peut être modulée par des polysaccharides superficiels (Deakin et Broughton, 2009) impliqués dans la facilitation de la formation du cordon d'infection et dans le développement nodulaire (Jones *et al.*, 2008). Il a été aussi suggéré que ces molécules ont un rôle dans la suppression de la réponse défensive de l'hôte (Fig. 10 :3) (D'Haeze et Holsters, 2004 ; Jones *et al.*, 2008).

De plus, plusieurs souches rhizobiennes possèdent aussi un système de sécrétion de type III (SST3), indispensable pour l'infection rhizobienne et la nodulation. Les facteurs NodD induisent l'expression des TtsI, codant des régulateurs transcriptionnels, qui se lient aux éléments appelés tts codant du système III. Ce dernier délivre les Nops (protéines hors nodulation) dans les cellules de l'hôte (Deakin et Broughton, 2009) où ils sont reconnus par le gène R (gène de résistance) de certain écotype ou variété de la plante (Wang *et al.*, 2012). Ce système aussi module la gamme d'hôte d'une manière spécifique au génotype (Fig. 10 : 4).

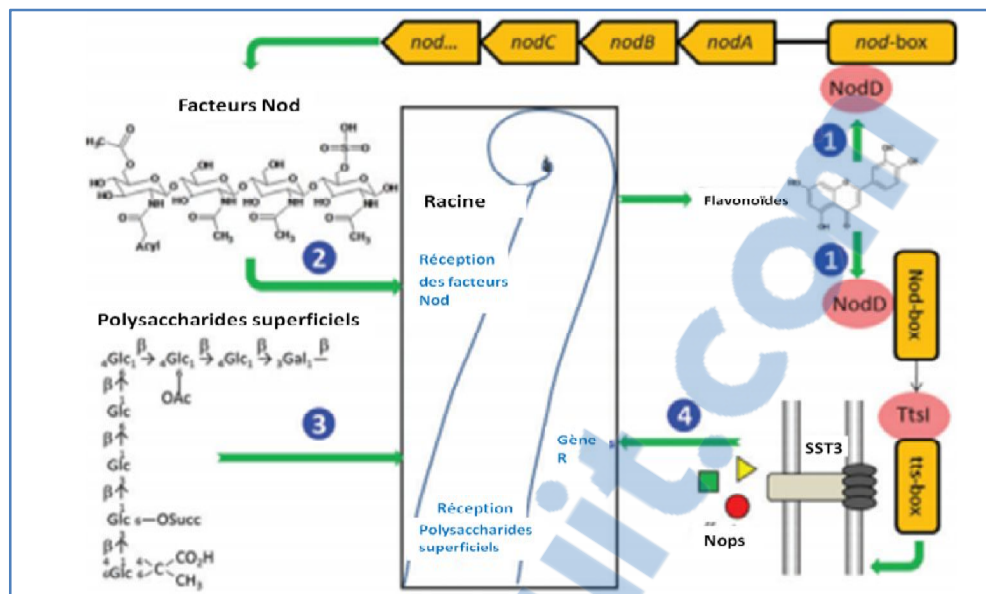


Figure 10 : Schéma des déterminants moléculaires de la spécificité d'hôte de la symbiose rhizobienne (Wang *et al.*, 2012).

2.2. Mise en place de la symbiose rhizobienne

En condition de carence azotée et de photosynthèse active, la symbiose rhizobienne est établie dans la rhizosphère par une infection racinaire intra-cellulaire (la plus étudiée) ou inter-cellulaire (Oldroyd et Downie, 2008).

Dans le cas de la voie intra-cellulaire, les poils racinaires attirent les rhizobia par une large gamme de substances (Kape *et al.*, 1991). Parmi ces exsudats racinaires, les flavonoïdes induisent l'expression des gènes nod bactériens responsable de la production des facteurs Nod qui induisent des changements morphologiques, physiologiques et moléculaires dans la plante hôte (Fig. 11) (Caetano-Anolles et Gresshoff, 1991 ; Spaink, 2000).

En cas de réussite du dialogue initial, les poils racinaires sont déformés (Wais *et al.*, 2002 ; Timmers *et al.*, 2007) en différentes formes en fonction de leur stade de développement (Wood et Newcomb, 1989), piégeant les bactéries et créant une zone dans laquelle les bactéries sont entourées par une paroi végétale (Yao et Vincent, 1969 ; Bhuvaneshwari et Solheim, 1985). A partir de cette zone, le cordon d'infection est initié par hydrolyse de la paroi (Mateos *et al.*, 2001), il s'agit d'une structure tubulaire qui croît à l'intérieur de la cellule et dans laquelle la bactérie prolifère (Fig. 11) (Gage, 2004 ; Oldroyd *et al.*, 2011).

L'infection de la plante par les rhizobia induit la division des cellules du cortex interne, pour les nodules indéterminés, ou des cellules sous-épidermiques, pour les nodules déterminés, de manière anticline puis péricline (Timmers *et al.*, 1999 ; Foucher et Kondorosi, 2000). En suite, la division des autres couches cellulaires conduit à la formation du primordium nodulaire. Le

cordon d'infection progresse à travers ce primordium et libère les rhizobia qui se différencient en bactéroïdes. Lorsqu'ils atteignent les cellules du nodule, les bactéroïdes sont entourés par une membrane de l'hôte, formant des structures appelées « symbiosomes » (Udvardi et Day, 1997). Au sommet du primordium des nodules indéterminés, le méristème se développe en donnant une naissance continue de nouvelles cellules, créant différentes zones qui correspondent aux différentes étapes symbiotiques. En revanche, le méristème des nodules déterminés n'est pas persistant et toutes les cellules sont en état de différenciation identique (Fig. 11) (Newcomb *et al.*, 1979 ; Rolfe et Gresshoff, 1988).

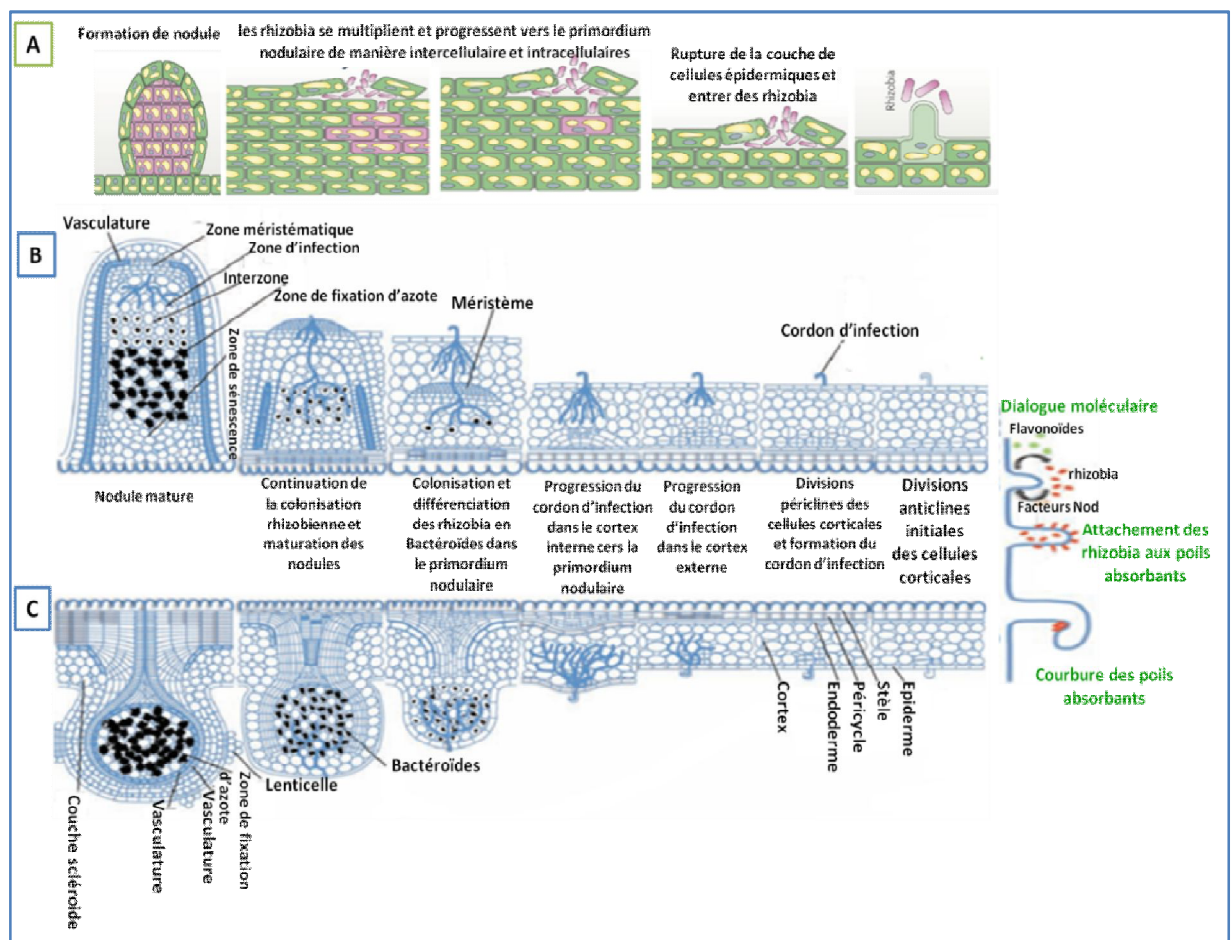


Figure 11 : Schéma illustrant les étapes de l'infection racinaire des légumineuses par les rhizobia. **A** : Voie d'infection intercellulaire (Deakin et Broughton, 2009). **B** : Voie d'infection intracellulaire des nodules indéterminés et (**C**) déterminés (Ferguson *et al.*, 2010).

Dans le cas de la voie intercellulaire, les rhizobia entrent dans la racine à travers la rupture de la couche épidermique. Au sein de ces poches, elles se multiplient et progressent vers le primordium nodulaire de manière intercellulaire et ensuite intracellulaire. Pour certains cas, les facteurs Nod sont impliqués dans cette stratégie de colonisation (Fig. 11) (Deakin et Broughton, 2009).

2.3. Fixation biologique de l'azote

Le processus de fixation symbiotique d'azote est effectué par les bactéroïdes dans le symbiosome nodulaire grâce au complexe enzymatique de la nitrogénase qui est extrêmement sensible à l'oxygène. Dans le nodule, ce complexe est protégé par la leghémoglobine qui maintient la pression de l'oxygène à un niveau assez bas. La nitrogénase est composé de deux protéines. La protéine nitrogénase réductase est réduit par les électrons donnés par les ferrédoxines et ensuite liée aux ATP pour réduire la protéine dinitrogénase, qui cède les électrons au N₂ (Badenoch-Jones *et al.*, 1989 ; Howard et Rees, 2006) comme suit :



Le NH₄⁺ est toxique pour l'organisme, il est converti en glutamine par la glutamine synthétase (GS) et en asparagine. La glutamine est exportée aux peroxysomes des cellules non infectées où les allantoïnes et les acides allantoïques sont synthétisés. Toutes les molécules de transport d'azote (glutamine, asparagine, allantoïnes et les acides allantoïques) sont exportées *via* le système vasculaire aux autres cellules de la plante (Biswas et Gresshoff, 2014).

2.4. Intérêts de la symbiose rhizobienne

Globalement, la moitié de la fixation biologique d'azote est réalisée par la symbiose rhizobienne, soit 200 millions de tonnes d'azote sont fixés par an (Ferguson *et al.*, 2010). Elle permet d'enrichir les sols en azote, de remplacer l'apport des engrais azotés et de satisfaire 90% de la nutrition des légumineuses (Berrada et Benbrahim, 2014).

La symbiose rhizobienne est aussi impliquée dans la protection des légumineuses contre les stress abiotique et biotique par une compétition nutritive entre les rhizobia et l'agent pathogène envers la source de carbone (Bordeleau, 1989 ; Ehteshamul-haque *et al.*, 1992) et par la production par certains rhizobia des sidérophores (Kloepper *et al.*, 1980 ; Moore, 1988).

3. Le stress abiotique

Le stress abiotique est défini comme l'impact négatif des facteurs non vivants sur des organismes vivants dans un environnement spécifique. Les facteurs de stress abiotique, naturels ou anthropiques, influent négativement sur la performance de la population ou la physiologie des individus (Vinebrooke *et al.*, 2004). Ils causent des dommages aux végétaux et aux animaux mais les plantes sont plus affectées du fait qu'elles dépendent des facteurs environnementaux. Divers stress abiotiques sont distingués tels que la disponibilité d'eau (sécheresse et inondation), les températures extrêmes (froid, gel, chaleur), la salinité, les carences nutritionnelles et la structure des sols etc. La salinité et la sécheresse sont les deux facteurs majeurs limitant le développement des plantes. Ils imposent aux plantes un stress osmotique qui perturbe la structure cellulaire et les fonctions physiologiques (Larcher, 2003).

3.1. Effet du stress abiotique (salinité et sécheresse)

La salinité et la sécheresse affectent les propriétés pédologiques notamment la dispersion des colloïdes et la stabilité structurale (Servant, 1970 ; Agassi *et al.*, 1981 ; Aubert, 1983 ; Halitim *et al.*, 1984).

La salinité et la sécheresse limitent le développement des plantes (Allakhverdiev *et al.*, 2000b). Elles réduisent le potentiel hydrique ce qui provoque un déséquilibre ionique conduisant à une toxicité osmotique et ionique et en conséquence, à la limitation du développement des plantes. Cette limitation est associée à un faible potentiel osmotique, un déséquilibre nutritionnel, des effets d'ions spécifiques ou une combinaison de tous ces facteurs (Ashraf, 1994a ; Marschner, 1995). L'effet néfaste est observé chez toutes les plantes, mais leurs niveaux de réduction de la croissance et la tolérance varient largement entre les différentes espèces.

3.1.1. La germination des semences

En condition de stress abiotique, la germination est généralement affectée à cause de la pression osmotique élevée. La salinité affecte le temps et le taux de la germination (Poljakoff-Mayber et Gale, 1975 ; Ighilhariz, 1990 ; Mudgal, 2004).

3.1.2. Le développement des plantes

Le stress abiotique provoque une diminution significative de la hauteur des plantes, de la longueur et de la surface des racines, du poids et du nombre des feuilles, de la viabilité du pollen, du remplissage des graines et du rendement en graines (Mohammad *et al.*, 1998 ; Groveret *et al.*, 2001). Le stress abiotique entraîne également une diminution considérable du poids des feuilles, des tiges et des racines (Hernandez *et al.*, 1995 ; Muns, 2002 ; Karpe *et al.*, 2012).

a) Les racines et les feuilles des plantes

La racine est le premier organe qui subit le stress osmotique. Ce dernier cause une réduction de l'élongation cellulaire avec un raccourcissement et un épaississement des racines. Cela se traduit par la réduction du volume de sol exploré pour l'absorption de l'eau et des minéraux. Avec le temps, les racines ont tendance à extruder les ions toxiques vers le sol ou les exporter vers les feuilles. Ces dernières sont plus sensibles que les racines, du fait qu'elles accumulent des concentrations d'ions toxiques plus élevées que dans les racines. Les dommages causés par le Na^+ sont associés à une nécrose des feuilles âgées.

b) L'anatomie des feuilles

Le stress abiotique entraîne une augmentation de l'épaisseur épidermique et du mésophylle, la longueur et le nombre des cellules palissadiques du parenchyme, le diamètre des cellules du parenchyme lacuneux des feuilles (Longstreth et Nobel, 1979). Cependant, l'épaisseur de l'épiderme, du mésophylle et les espaces intercellulaires sont diminués chez les feuilles de *Bruguiera parviflora* traités avec le NaCl (Parida *et al.*, 2004a). Ce stress provoque également un arrondissement des cellules, une réduction du nombre de chloroplastes, de la surface foliaire et de la densité stomatique (Bruns et Hecht-Buchholz, 1990 ; Romeroaranda *et al.*, 2001).

3.1.3. L'ultrastructure des cellules végétales

Des modifications ultrastructurales sont observées qui comprennent un dommage de la paroi cellulaire, une séparation de la membrane plasmique de la paroi cellulaire suite à la plasmolyse, la présence des granules osmiophiles à proximité de la membrane plasmique endommagée, la dilation et la réduction de nombre des crêtes mitochondriales. Les symptômes négatifs de stress osmotique sur le cytoplasme comprennent une lyse cytoplasmique, une formation de corps cellulaires, une augmentation des vésicules cytoplasmiques et une désorganisation du matériel fibrillaire, une augmentation du nombre et de la taille de plastoglobules, une désorganisation de la structure des thylakoïdes et le gonflement de leur membrane, une agrégation des chloroplastes, une augmentation de la densité matricielle mitochondriale, un attachement proéminent des ribosomes aux lamelles du réticulum endoplasmique pour l'induction de la synthèse des protéines de stress et la structure du réticulum endoplasmique devient bulbeuse et distendue (Pareek *et al.*, 1997 ; Pareek *et al.*, 1997a ; Hernandez *et al.*, 1995 ; 1999 ; Parida et Das, 2005).

3.1.4. Les relations hydriques

Le stress osmotique affecte négativement le potentiel hydrique, osmotique et la conductance stomatique des plantes alors qu'il augmente la pression de turgescence (Morales *et al.*, 1998 ; Hernandez *et al.*, 1999 ; Romeroaranda *et al.*, 2001 ; Gulzar *et al.*, 2003). Le potentiel hydrique

et osmotique baisse en fonction du potentiel osmotique du milieu extérieur et du mode d'application de stress. La forte diminution du potentiel osmotique par rapport au potentiel hydrique total conduit au maintien de la turgescence chez les plantes sous traitement de NaCl (Rajasekaran *et al.*, 2001). Chaudhuri et Choudhuri, (1997) et Lu *et al.*, (2002) ont rapporté que la teneur relative en eau, le potentiel hydrique foliaire, l'absorption de l'eau, le taux de transpiration, la rétention d'eau et l'utilisation efficace de l'eau sont diminués sous un traitement de NaCl à court terme.

3.1.5. Les pigments photosynthétiques

La chlorophylle et la teneur totale en caroténoïdes des feuilles baissent en général en condition de stress osmotique (Khavarinejad et Mostofi, 1998 ; Parida *et al.*, 2002). Les feuilles âgées développent une chlorose et tombent après une période prolongée de stress salin (Hernandez *et al.*, 1995 ; Gadallah, 1999 ; Agastian *et al.*, 2000). Chez *Grevilea*, la protochlorophylle, les chlorophylles et les caroténoïdes sont réduites sous un traitement salin. D'autre part, le stress salin augmente les pigments anthocyanes (Kennedy et De Fillippis, 1999).

3.1.6. Les protéines

Le stress osmotique diminue la teneur en protéines solubles dans les feuilles (Gadallah, 1999 ; Wang et Nil, 2000 ; Parida *et al.*, 2002 ; Parida et Das, 2005). Parida *et al.*, (2004b) ont rapporté que chez *Bruguiera parviflora*, la salinité entraîne une diminution de l'intensité des bandes de plusieurs protéines et le degré de diminution semble être à peu près proportionnelle avec la concentration extérieure de NaCl. Cependant, Karpe *et al.*, (2012) ont trouvé que les protéines s'accumulent substantiellement lorsque la salinité dépasse 150 mM. Agastian *et al.*, (2000) ont rapporté que les protéines solubles sont augmentées en faible traitement salin et sont diminuées en fort traitement salin. Hassanein (1999) a rapporté que chez *Arachis hypogaea*, l'analyse des protéines par SDS-PAGE révèle que les plantes cultivées sous traitement de NaCl montrent une induction de la synthèse de quelques polypeptides. Chez l'orge, le stress osmotique a induit la production de six nouvelles protéines dans les racines et cinq nouvelles protéines dans les feuilles et inhibe la synthèse de la majorité des protéines des feuilles (Ramagopal, 1987). Chez le blé, le contenu d'une protéine est augmenté et le contenu d'une autre protéine est diminué (Elshintinawy et Elshourbagy, 2001). Alors que chez le maïs, le NaCl induit l'accumulation de quatre polypeptides dans les racines (Tamas *et al.*, 2001). Lopez *et al.*, (1994) ont rapporté que chez le radis, le stress salin provoque l'accumulation d'une protéine et de son ARNm dans les feuilles.

3.1.7. Les lipides

Les atomes d'hydrogène adjacents aux liaisons oléfiniques sont sensibles à l'attaque oxydative. Les lipides sont riches en ces liaisons et sont une cible primaire pour les réactions d'oxydation. Hassanein (1999) a rapporté que chez l'arachide, la teneur en lipides est augmentée à une faible concentration de sel et diminuée à de fortes concentrations. Wu *et al.*, (1998) ont déclaré que dans la membrane plasmique des racines de *Spartina patens*, les pourcentages molaires des stérols, des phospholipides et d'un glycolipide sont diminués avec l'augmentation de la salinité.

3.1.8. Les niveaux des ions

L'absorption élevée du sel (NaCl) concourt avec l'absorption d'autres ions, en particulier des ions K^+ , conduisant à la déficience en K^+ . L'augmentation de la salinité entraîne l'augmentation des niveaux de Na^+ , Ca^{2+} et Cl^- et la diminution des niveaux de K^+ , Mg^{+2} et le rapport K^+/Na^+ (Gadallah, 1999 ; Khan *et al.*, 1999, 2000a). Selon Lee et Liu (1999), l'augmentation de Na^+ et Cl^- induit une diminution du contenu en Ca^{2+} hydrosoluble. Il existe une relation positive entre la concentration de Na^+ et Cl^- et une relation négative entre celle de Na^+ et K^+ dans les plantes.

3.1.9. Les enzymes antioxydatives

Le stress salin impose un déficit hydrique (Greenway et Munns, 1980 ; Cheeseman, 1988) qui mène à la formation des espèces réactives de l'oxygène (ERO) provoquant un dysfonctionnement membranaire et la mort cellulaire (Bohnert et Jensen, 1996) suite au dommage oxydatif des lipides (Fridovich, 1986 ; Wise et Naylor, 1987), des protéines et des acides nucléiques (Fridovich, 1986 ; Imlay et Linn, 1988). Puisque les concentrations internes d' O_2 sont élevées durant la photosynthèse (Steiger *et al.*, 1977), les chloroplastes sont sujets à générer les espèces réactif de l'oxygène (Asada et Takahashi, 1987).

3.2. L'adaptation des plantes au stress osmotique

Les plantes augmentent leur tolérance au stress osmotique par l'évitement ou la tolérance de stress (Levitt, 1980). L'évitement de stress comprend une variété de mécanismes protecteurs qui retardent l'effet négatif de stress sur les plantes. La tolérance au stress est la capacité des plantes à s'acclimater aux conditions de stress par le développement de mécanismes biochimiques (Fig. 12) et moléculaires. Ces mécanismes sont soit des mécanismes de faible complexité, impliquant des changements de divers processus biochimiques ou bien de haute complexité, impliquant des changements qui protègent des processus majeurs tels que la photosynthèse, la respiration et les changements structuraux des chromosomes et des chromatines (Parida et Das, 2005).

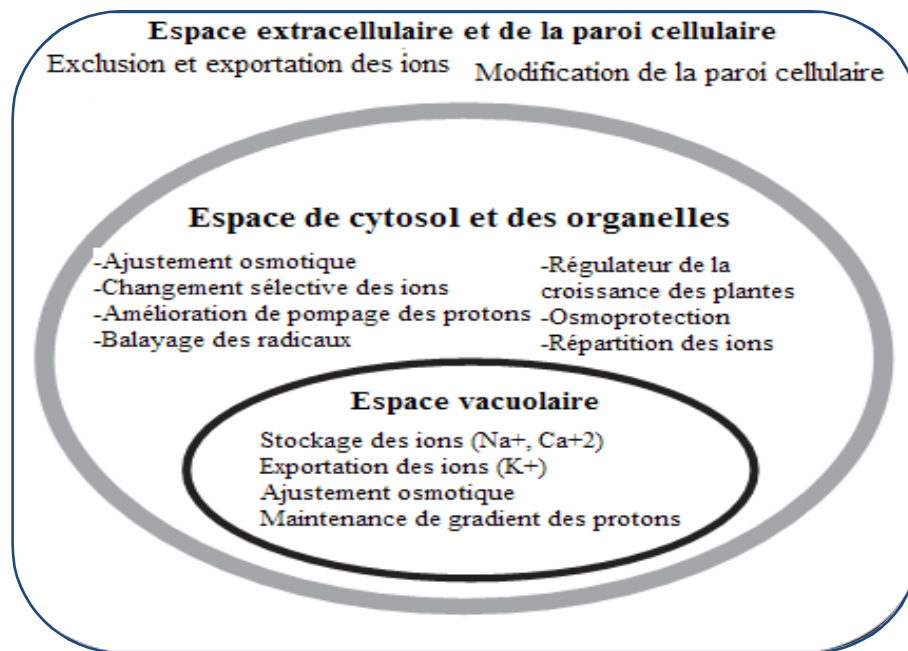


Figure 12: Fonctions biochimiques associées à la tolérance des plantes au stress salin (Bohnert et Jensen, 1996).

3.2.1. Mécanismes physiologiques et biochimiques de la tolérance au stress abiotique

3.2.1.1. Régulation et compartimentation des ions

En condition de salinité, les plantes ne tolèrent pas des quantités élevées de sel dans le cytoplasme, elles les restreignent dans la vacuole où les ions sont compartimentés dans différents tissus (Reddy *et al.*, 1992 ; Iyengar et Reddy, 1996 ; Zhu, 2003). Les glycophytes limitent la consommation de Na⁺ dans les tissus âgés qui servent comme des compartiments de stockage et qui seront éventuellement sacrifiés (Cheeseman, 1988).

L'enlèvement de sodium du cytoplasme ou bien sa compartimentation dans les vacuoles est effectué par des antiports Na⁺/H⁺ induits par le stress (Apse *et al.*, 1999), codés par plusieurs gènes dont le gène AtNHX1 (Nassef *et al.*, 1997). Deux pompes H⁺ électrogéniques, le type vacuolaire H⁺-ATPase (V-ATPase) et le pyrophosphatase vacuolaire (V-PPase), coexistent au niveau des membranes de la voie sécrétoire des plantes (Dietz *et al.*, 2001). En conditions de stress, la survie des cellules dépend fortement du maintien et l'ajustement de l'activité de la V-ATPase (Wang *et al.*, 2001).

En condition de stress salin, les plantes maintiennent une forte concentration de K⁺ et une faible concentration de Na⁺ dans le cytosol, par une régulation de l'expression et l'activité des transporteurs de K⁺ et Na⁺ et des pompes H⁺ (Reddy *et al.*, 1992 ; Iyengar et Reddy, 1996 ; Zhu *et al.*, 1993).

Le Ca^{2+} est aussi impliqué dans l'adaptation au stress. L'ajout externe de Ca^{2+} réduit l'effet toxique de NaCl (Liu et Zhu, 1997 ; Lauchli et Schubert, 1989). Cependant, l'augmentation prolongée de Ca^{2+} peut causer un stress.

D'autres mécanismes de régulation de sel sont observés : 1) L'exclusion de sel par les racines pour réguler la charge interne de sel des feuilles, 2) La sécrétion de sel par le développement des structures cellulaires appelées les glandes ou les vésicules de sel qui déplacent les ions des tissus du mésophylle aux surfaces foliaires pour les sécréter à partir des feuilles (Hogarth, 1999), 3) L'accumulation sélective des ions ou des solutés permet aux plantes de maintenir leur ajustement osmotique par une masse des actions qui résulte par l'augmentation du potentiel hydrique et/ou l'exclusion de Na^+ (Paridas et Das, 2005).

3.2.1.2. Changement dans la voie photosynthétique

Le stress osmotique inhibe la photosynthèse par la réduction du potentiel hydrique. Les plantes halophytes facultatives changent leur mode photosynthétique de C3 à CAM ou C4 (Cushman *et al.*, 1989 ; Zhu et Meinzer, 1999). Ce changement permet aux plantes de réduire l'eau perdue par transpiration en condition de salinité prolongée, par l'ouverture nocturne des stomates.

3.2.1.3. Induction des enzymes antioxydants

Par des degrés variables, les plantes se défendent contre les ERO par l'induction des activités de certaines enzymes antioxydantes. Sous stress environnemental, la balance entre la production des ERO et l'activité d'étanchement des antioxydants est perturbée dans les plantes, souvent à cause des dommages oxydatifs (Harper et Harvey, 1978 ; Dhindsa et Matowe, 1981 ; Wise et Naylor, 1987 ; Spsychalla et Desborough, 1990). En condition de salinité, l'activité des enzymes antioxydantes est augmentée dans les plantes, augmentant la résistance des plantes aux dommages oxydatifs et par conséquent améliorant leur tolérance (Harper et Harvey, 1978 ; Spsychalla et Desborough, 1990 ; Gossett *et al.*, 1994 ; Hernandez *et al.*, 1995, 2000 ; Kennedy et De Fillippis, 1999 ; Benavides *et al.*, 2000 ; Lee *et al.*, 2001 ; Mittova *et al.*, 2002, 2003).

Chez le blé, l'activité des enzymes antioxydantes telles que l'ascorbate peroxydase, le glutathion réductase, la monodehydroascorbate réductase, la dehydroascorbate réductase est augmentée, tandis que celle de superoxyde dismutase reste constante et la teneur en ascorbate et en glutathion est diminuée (Hernandez *et al.*, 2000). Lechno *et al.*, (1997) ont rapporté que chez les plants de concombre, le traitement salin augmente l'activité de la catalase et du glutathion réductase et réduit le contenu de l'acide ascorbique et du glutathion sans affecter l'activité de la superoxyde dismutase. Chez le radis, le traitement salin diminue l'activité de la proline oxydase et augmente l'activité de la protéase, le gamma-glutamyl kinase et ATPase (Muthukumarasamy *et al.*, 2000).

3.2.1.4. Induction des phytohormones

Un stress osmotique sévère provoque l'augmentation de certaines phytohormones telles que l'acide abscisique (ABA) et les cytokinines (Thomas *et al.*, 1992 ; Aldesuquy, 1998 ; Vaidyanathan *et al.*, 1999). L'ABA est un régulateur de la signalisation de stress abiotique (Cutler *et al.*, 2010 ; Hubbard *et al.*, 2010 ; Raghavendra *et al.*, 2010 ; Umezawa *et al.*, 2010), il s'accumule en réponse aux différents stress abiotiques, il induit l'expression de plusieurs gènes et la régulation des ajustements métaboliques induits par le stress, transforme le signal *via* une phosphorylation d'une protéine réversible et une modification au niveau de calcium cytosolique, permet la fermeture des stomates pour diminuer la perte d'eau par transpiration, atténue l'effet inhibiteur de sel sur la photosynthèse, réduit la libération de l'éthylène et l'abscission des feuilles sous stress salin (Popova *et al.*, 1995 ; Leung et Giraudat, 1998 ; Gomez Cadenas *et al.*, 2002).

Les jasmonates sont ainsi impliquées dans la tolérance à la salinité (Hilda *et al.*, 2003). Elles sont généralement considérées comme des intermédiaires dans la signalisation, tels que les réponses de défense, la floraison et la sénescence. Cependant, les facteurs impliqués dans la voie de transduction de signal des jasmonates ne sont pas identifiés (Parida et Das, 2005).

3.2.1.5. Maintien de turgescence

La turgescence est maintenue par l'ajustement osmotique des tissus, qui est un processus actif consistant en la diminution du potentiel osmotique, provoqué par l'augmentation passive des concentrations des solutés résultant de la déshydratation de la cellule et de la diminution de son volume en période de sécheresse ou de salinité. L'ajustement osmotique se rapporte spécifiquement à une augmentation nette de la concentration des solutés provoquée par des processus métaboliques déclenchés par le stress, ces solutés s'accumulent lentement et l'abaissement osmotique, qui en résulte, est relativement faible. Ces solutés qui participent à l'ajustement osmotique sont appelées les solutés compatibles.

Ce sont des molécules organiques synthétisées et stockées dans les plantes sans perturber leurs métabolismes et leurs activités enzymatiques (Yancey *et al.*, 1982 ; Hasegawa *et al.*, 2000 ; Zhifang et Loescher, 2003). Un soluté compatible idéal a un poids moléculaire bas pour favoriser une activité osmotique élevée, une grande solubilité dans l'eau, une neutralité électrique et une absence d'inhibition métabolique malgré les fortes concentrations (Atwell *et al.*, 1999). Cependant, les fonctions des solutés compatibles sont difficiles à identifier. Sont-ils des osmolytes non toxiques (i) ou ont-ils une fonction métabolique particulière (ii)?

● **La fonction d'osmolyte**

Lorsqu'ils sont présents à des concentrations élevées, les solutés organiques sont appelés « osmolytes » car ils maintiennent une pression osmotique élevée pour les fonctions osmotiques importantes. Ce terme est synonyme au terme « solutés compatibles », parce qu'ils sont compatibles avec les activités enzymatiques.

● **La fonction osmoprotectant**

Les solutés organiques peuvent avoir une fonction protectrice des enzymes dans les cellules contenant des concentrations élevées de Na^+ et Cl^- et une fonction de balayage des radicaux d'oxygène et d'hydroxyle, de stabilisation de procédés membranaires et de la modification de potentiel redox des cellules (Parida et Das, 2005). Les principaux osmoprotectant sont :

▶ **Les Acides aminés**

L'accumulation des acides aminés est observée dans de nombreuses études dans les plantes exposées au stress abiotique (Barnett et Naylor, 1966 ; Draper, 1972 ; Rhodes *et al.*, 1986 ; Ighilhariz, 1990 ; Fougere *et al.*, 1991 ; Kaplan *et al.*, 2004 ; Kempa *et al.*, 2008 ; Lugan *et al.*, 2010). Cette accumulation peut provenir de la production des acides aminés et/ou de la dégradation accrue des protéines induites par le stress. Durant le stress, l'accumulation globale des acides aminés pourrait indiquer des dommages cellulaires chez certaines espèces (Widodo *et al.*, 2009) mais des niveaux accrus de certains acides aminés ont un effet bénéfique pendant l'adaptation au stress. Les acides aminés peuvent être impliqués dans l'ajustement osmotique, la protection des macromolécules cellulaires, le stockage de l'azote et le maintien du pH cellulaire.

○ **La proline**

La capacité d'accumuler la proline est corrélée avec la tolérance des plantes au stress abiotique (Barnett et Naylor, 1966 ; Singh *et al.*, 1972 ; Stewart et Lee, 1974). La proline peut agir comme un osmolyte, un capteur d'ERO et un chaperon moléculaire stabilisateur de la structure des protéines, protégeant ainsi les cellules contre les dommages causés par le stress (Hare et Cress, 1997 ; Rhodes *et al.*, 1986 ; Verbruggen et Hermans, 2008 ; Szabados et Savoure, 2010). Le niveau de la proline est déterminé par l'équilibre entre sa biosynthèse et son catabolisme (Szabados et Savouré, 2010).

○ **GABA**

Le GABA (Acide Gamma-Amino Butyrique) s'accumule rapidement à des niveaux élevés en réponse à divers stress abiotiques (Rhodes *et al.*, 1986 ; Shelp *et al.*, 1999 ; Kinnersley et Turano, 2000 ; Kaplan et Guy, 2004 ; Kempa *et al.*, 2008 ; Renault *et al.*, 2010). Le métabolisme du GABA a été associée avec l'équilibre carbone-azote et le captage des ERO (Bouches et Fromm, 2004 ; Song *et al.*, 2010 ; Liu *et al.*, 2011.).

► **Les amines**

○ **Les polyamines**

Les polyamines (PA) sont de petites molécules aliphatiques chargées positivement à pH cellulaire. Divers stress abiotiques régulent les niveaux des PA. La putrescine, la spermidine, la spermine, le diaminopropane et la cadaverine sont les PA les plus communes chez les plantes supérieures (Mansour, 2000). A niveau élevé, les PA sont positivement corrélées avec la tolérance des plantes au stress (Yang *et al.*, 2007 ; Cuevas *et al.*, 2008 ; Usadel *et al.*, 2008 ; Kovacs *et al.*, 2010 ; Alcazar *et al.*, 2011). Les PA sont impliquées dans la protection des membranes, la stabilisation de l'ADN et l'ARN et les phospholipides et dans la réduction du stress oxydatif (Genard *et al.*, 1991 ; Groppa et Benavides, 2008 ; Alcazar *et al.*, 2011).

○ **Glycine bétaine**

Les glycines bêtaïnes (GB) sont des composés d'ammonium quaternaire accumulés dans une grande variété de plantes (Cromwell et Rennie, 1953). L'Arabidopsis et plusieurs espèces végétales n'accumulent pas ces composées. Les GB produites dans les chloroplastes améliorent la tolérance des plantes au stress abiotique que celles produites dans le cytosol (Park *et al.*, 2007). Il a été suggéré que les GB protègent le photosystème II, stabilisent les membranes, et atténuent les dommages oxydatifs (Chen et Murata, 2011).

► **Les glucides (carbohydrates)**

Les carbohydrates tels que les sucres (glucose, fructose, sucrose, fructanes) et l'amidon sont accumulés en condition de stress abiotique (Parida *et al.*, 2002). Leurs principales fonctions comprennent l'osmoprotection, l'ajustement osmotique et le stockage de carbone.

○ **Les fructanes**

Les fructanes sont accumulés par les plantes, principalement par les angiospermes, comme substances de stockage qui peuvent être mobilisées au cours des périodes de manque d'énergie pour améliorer les besoins énergétiques (Hendry, 1993). Leur accumulation est avantageuse en raison de leur solubilité dans l'eau, leur résistance à la cristallisation à des températures de congélation et le fait que la synthèse des fructanes peut fonctionner à de basses températures (Vijn et Smeekens, 1999 ; Livingston *et al.*, 2009). Les fructanes stabilisent les membranes (Valluru et Van den Ende, 2008) et pourraient indirectement contribuer à l'ajustement osmotique lors de la congélation et de la déshydratation (Spollen et Nelson, 1994 ; Olien et Clark, 1995).

○ **L'amidon**

Dans la plupart des plantes, l'amidon sert de stock principal des glucides et peut être mobilisé rapidement pour fournir des sucres solubles. La salinité et la sécheresse conduisent généralement à une diminution de la teneur en amidon et à l'accumulation des sucres solubles dans les feuilles (Todaka *et al.*, 2000 ; Kaplan et Guy, 2004 ; Basu *et al.*, 2007 ; Kempa *et al.*, 2008). Ces sucres qui s'accumulent en réponse aux stress peuvent fonctionner comme des osmolytes pour maintenir la turgescence des cellules et ont la capacité de protéger les membranes et les protéines des dommages du stress (Madden *et al.*, 1985 ; Kaplan et Guy., 2004).

○ **Le tréhalose**

Le tréhalose sert comme un osmolyte et osmoprotectant chez divers organismes (Crowe *et al.*, 1984 ; Hounsa *et al.*, 1998 ; Paul *et al.*, 2008). Il protège les membranes et les protéines dans les cellules exposées aux stress (Garcia *et al.*, 1997) et réduit l'agrégation des protéines dénaturées (Singer et Lindquist, 1998). Cependant, chez la plupart des angiospermes, le tréhalose est présent en quantités infimes qui sont augmentées modérément par le stress abiotique (Fougere *et al.*, 1991 ; Garg *et al.*, 2002 ; Rizhsky *et al.*, 2004 ; Kempa *et al.*, 2008). Le rôle précis de tréhalose lors d'un stress abiotique n'est pas encore bien étudié (Krasensky et Jonak, 2012).

○ **Les oligosaccharides famille de raffinose**

Les oligosaccharides de la famille du raffinose sont accumulés dans divers espèces de plantes soumises au stress abiotique (Castonguay et Nadeau, 1998 ; Gilmour *et al.*, 2000 ; Taji *et al.*, 2002 ; Cook *et al.*, 2004 ; Peters *et al.*, 2007 ; Usadel *et al.*, 2008). Cependant, leur rôle dans la tolérance au stress n'est pas encore compris.

○ **Les polyols**

Enfin, les polyols sont des alcools polyhydriques qui jouent un rôle dans l'osmorégulation en condition de stress (Smirnoff et Cumbes, 1989 ; Bohnert *et al.*, 1995). Ils sont impliqués dans la stabilisation des macromolécules, le piégeage des radicaux hydroxyles et l'empêchement des dommages oxydatifs des membranes et des enzymes (Smirnoff et Cumbes, 1989 ; Shen *et al.*, 1997). L'accumulation des polyols est corrélée avec la tolérance aux stress abiotiques chez plusieurs espèces des plantes (Stoop *et al.*, 1996 ; Majee *et al.*, 2004 ; Patra *et al.*, 2010).

3.2.2. Mécanismes moléculaires de la tolérance au stress abiotique

Un grand nombre de gènes et de protéines induites par le stress est identifié. La tolérance au stress abiotique est une spécificité multigénique, un nombre de gènes codant des protéines induites par le stress salin sont catégorisés dans différents groupes fonctionnels: 1) métabolisme du carbone et production de l'énergie, 2) constitution structural de la membrane et de la paroi

cellulaire, 3) protéines des canaux hydriques, 4) transport des ions, 5) défense au stress oxydative, 6) enzymes détoxifiantes, 7) protéinases, 8) protéines impliquées dans la signalisation, 9) facteurs de transcription, 10) la synthèse des solutés compatibles (Winicov, 1998).

De plus, le stress osmotique induit la synthèse des protéines LEA (Late Embryogenesis Abundant) dans les tissus végétatifs qui ont un rôle fondamental dans la tolérance à la dessiccation, la stabilisation des membranes et des structures en condition de sécheresse (Thomashow, 1999).

3.2.3. Complexité de la réponse métabolique

Les ajustements métaboliques en réponse aux stress abiotiques sont dynamiques et multifformes et dépendent non seulement du type et de la force de la contrainte mais aussi des variétés et des espèces végétales. Des analyses métabolomiques récentes ont montré que les plantes ont développé toute une gamme de stratégies visant à adapter leur métabolisme aux contraintes défavorables et que l'amélioration de la résistance au stress ne dépend pas sur un seul composé ou un mécanisme (Parida et Das, 2005). Les plantes répondent au stress par un ajustement progressif de leur métabolisme avec une réponse soutenue, transitoire, primordiale ou tardive des altérations métaboliques. Certains changements métaboliques sont communs à un stress abiotique, tandis que d'autres sont spécifiques (Rizhsky *et al.*, 2004 ; Gagneul *et al.*, 2007 ; Urano *et al.*, 2009 ; Lugan *et al.*, 2010).

3.3. Effet de la symbiose mycorhizienne dans la tolérance des plantes aux stress abiotiques

La symbiose MA améliore le développement des plantes en condition de stress abiotiques (salinité, sécheresse, température élevée) (Hirrel et Gerdemann, 1980 ; Jindal *et al.*, 1993 ; Evelin *et al.*, 2009 ; Arafat et Miransari, 2014) en impliquant des mécanismes physiologiques et moléculaires peu connus (Garcia *et al.*, 2014). Le principal mécanisme consiste en l'amélioration de la nutrition phosphatée de la plante hôte (Hanway et Heidel, 1952 ; Hirrel et Gerdemann, 1980 ; Al-Karaki, 2000) et en la modification de la balance K^+/Na^+ (Rabie et Almadini, 2005 ; Giri *et al.*, 2007 ; Hammer *et al.*, 2011 ; Garcia *et al.*, 2014). Cet effet positif conduit à l'amélioration du statut nutritionnel (P, N, Mg et Ca) et d'ajustement osmotique de la plante par l'accumulation des solutés compatibles (Thomson *et al.*, 1990 ; Porcel et Ruiz-Lozano, 2004 ; Flowers et Colmer, 2008). De plus, la symbiose MA améliore l'utilisation hydrique et photosynthétique par la plante hôte. Elle augmente aussi l'activité des enzymes antioxydantes afin de faire face aux ERO générées par la salinité (Bompadre *et al.*, 2014).

Au niveau moléculaire, la symbiose MA régule l'expression des gènes de la plante hôte impliqués dans la biosynthèse des solutés compatibles, des gènes codant pour des aquaporines et des gènes codant de nombreuses protéines d'embryogenèse tardive. La régulation de ces gènes permet aux plantes mycorhizées de maintenir le statut hydrique de leurs tissus (Porcel *et al.*, 2005 ; Jahromi *et al.*, 2008 ; Porcel *et al.*, 2012).

Ces études suggèrent que la symbiose MA améliore la tolérance des plantes aux stress abiotiques par la combinaison des effets nutritionnels, biochimiques, physiologiques et moléculaires (Fig.13).

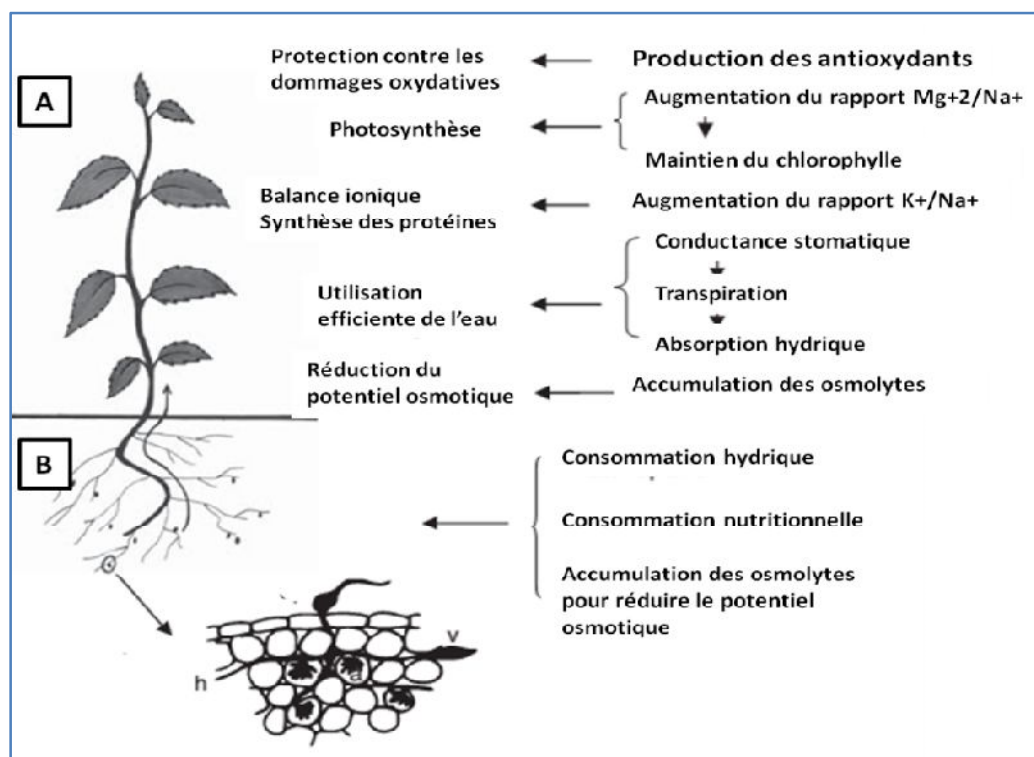


Figure 13: Mécanismes impliqués par la symbiose MA dans l'amélioration de la tolérance des plantes aux stress abiotiques. **A:** Partie aérienne. **B:** Partie racinaire. **h:** Hyphes, **v:** Vésicules (Evelin *et al.*, 2009).

3.4. Effet de la symbiose rhizobienne dans la tolérance des plantes aux stress abiotiques

De nombreux travaux montrent que l'inoculation avec les rhizobia améliore la tolérance des légumineuses aux stress abiotiques (Mnasri *et al.*, 2007 ; Bianco et Defez, 2009 ; Oufdou *et al.*, 2014). Cette amélioration dépend de l'efficacité des partenaires symbiotiques. Les rhizobia ont une gamme de tolérance au sel et à la sécheresse beaucoup plus élevée que celle de la plante hôte (Zahran, 2001). Ils peuvent tolérer jusqu'à 1000 mM de NaCl et 25% de PEG (Amrani *et al.*, 2010). Ghittoni et Bueno (1996) ont rapporté que les rhizobia à croissance rapide sont plus tolérants au sel que ceux à croissance lente.

La tolérance des légumineuses aux stress abiotiques varie d'une espèce à l'autre et parfois d'une variété à l'autre (Zahran, 1991 ; Aydi *et al.*, 2004). En symbiose, la situation est plus complexe puisqu'elle implique deux partenaires différents. En condition de salinité et de sécheresse, les deux partenaires symbiotiques réduisent leur potentiel hydrique interne pour éviter la dessiccation (Zahran, 1999 ; Tonon *et al.*, 2004). Dans le nodule, cette réduction induit des changements adaptatifs : limitation de la croissance nodulaire, modification des structures corticales et déclin des activités métaboliques. Ces changements mènent à l'altération de la fixation symbiotique de l'azote (FSA) et en conséquence au déclin de l'efficacité symbiotique (Mhadhbi *et al.*, 2015).

De plus, La salinité affecte différentes étapes de l'interaction symbiotique et par conséquent le nombre de nodules et la FSA sont réduits (Singleton et Bohlool, 1984). Rao *et al.*, (2002) ont rapporté que la FSA est plus touchée par la salinité que la croissance des légumineuses. En outre, Payakapong *et al.*, (2006) ont rapporté que l'activité des nodules est plus affectée par la salinité que la nodulation, mais l'étape la plus sensible à ce stress est le processus infectieux.

3.5. Effet de la symbiose mycorhizienne dans la performance de la symbiose rhizobienne en condition de stress abiotique

Les légumineuses ont la capacité d'établir les deux symbioses rhizobienne et mycorhizienne qui agissent souvent synergétiquement en terme de taux d'infection, de la nutrition minérale et de la croissance des plantes (Gueye, 1992 ; Amora-Lazcano *et al.*, 1998 ; ElGhandour et Galal, 2002 ; Jia *et al.*, 2004 ; Chalke *et al.*, 2006). L'amélioration de la nutrition phosphatée des plantes par les CMA favorise le fonctionnement de la nitrogénase des rhizobia, ce qui augmente la fixation d'azote et par conséquent le développement des plantes et des CMA est amélioré (Johanson *et al.*, 2004). Ces derniers n'affectent pas seulement le développement quantitatif des nodules mais ils peuvent aussi modifier la structure des bactéroïdes dans le nodule. Cependant, ces effets dépendent de la colonisation MA des racines, du CMA lui-même et de sa diversité. De plus, il est admis que la symbiose MA peut atténuer l'effet négatif de la salinité et de la sécheresse sur la nodulation et la fixation d'azote (Ruiz-Lozano *et al.*, 2001 ; Rabie et Almadini, 2005).

En conditions naturelles, les CMA et les rhizobia colonisent les racines des légumineuses simultanément sans compéter pour le site d'infection. Cependant, dans certain cas, l'inoculation préalable avec l'un des microsymbiotes peut réduire le développement de l'autre (Duponnois *et al.*, 2008) probablement à cause de la compétition pour le carbone lorsque la photosynthèse est limitée (Bethlenfalvay *et al.*, 1982).

4. Présentation des plantes d'intérêt

4.1. *Acacia saligna*

Acacia saligna (Labill.) H. L. Wendl, appelée aussi *Acacia cyanophylla* Lindl, acacia bleu ou mimosa bleuté (Maslin, 1974 ; Seigler, 2002), est une légumineuse appartenant à la famille des Fabacées, la sous famille des Mimosoidées et le genre *Acacia*. Originaires d'Australie occidentale, elle a été introduite dans divers pays y compris l'Algérie en 1870 pour stabiliser des dunes afin de contrôler l'érosion (Tiedeman et Johnson, 2004).

A. saligna est un arbrisseau, multicaule et non épineux, de 2 à 5 m de haut et parfois un arbre de 8 m de haut avec un seul tronc d'un diamètre d'environ 30 cm. L'écorce est lisse, rouge-brun au niveau des rameaux ou gris-foncé et fissurée pour les arbres âgés (Fig. 14). Il est caractérisé par une croissance rapide et par un enracinement puissant du type pivotant.



Figure 14 : Aspect d'*Acacia saligna*.

a : Arbre *A. saligna*. **b :** Ecorce d'*A. saligna*. **c :** Feuilles d'*A. saligna*. **d :** Fleurs d'*A. saligna*.

e : Gousses d'*A. saligna*.

Le feuillage est constitué de feuilles ou phyllodes polymorphes de couleur vert foncé à bleu-vert avec une nervure centrale visible, longs, lancéolés droits ou falciformes, de 8-30 cm x 2-3 cm et souvent plus grands à la base de l'arbre. L'inflorescence est en glomérules sphériques, de 25-78 fleurs jaunes vif, de 5 à 10 mm de diamètre portées par 1 à 13 pédoncules glabres, réunis en racèmes. La floraison s'étale, en régime méditerranéen, du mois d'avril au mois de mai (Bell,

1999 ; Maslin *et al.*, 2004). Le fruit est une gousse étroite, rétrécie entre les graines, de 3-14 cm x 0,4-0,6 cm. Les graines sont oblongues de couleur brune verdâtre foncées à noires, brillantes, de 5-6 cm x 0,3-0,5 cm. Pour la propagation, cette espèce rejette des souches et drageonne, une caractéristique appréciée par les forestiers (pour la fixation des dunes) et les pastoralistes (régénération après brout et recépage) (Fig. 14).

4.1.1. Utilisation d'*Acacia saligna*

Acacia saligna a été utilisée dans les programmes de fixation des dunes et de réhabilitation des sols dégradés et anthropisés (sablère de Sidi Lakhdar - Algérie (Sekkour *et al.*, 2007) et la sablière de Terga – Algérie (Mansouri *et al.*, 2011) grâce à son aptitude à fixer l'azote symbiotiquement et sa capacité de fertiliser des sols. Elle pousse sur différents types de sols, tolère divers stress biotiques et abiotiques, sa croissance est rapide et permet de produire une quantité importante de biomasse et d'humus (Albouchi *et al.*, 2001 ; Maslin et McDonald, 2004 ; Akkari *et al.*, 2008). Cette espèce est utilisée également comme brise-vent, comme fourrage et sert à fixer les rebords d'autoroute. Les phyllodes, les gousses et les graines sont riches en protéines et ne sont pas toxiques pour les ovins et les caprins (Anon, 1955 ; Michaelides, 1979 ; Crompton, 1992 ; Le Houerou, 2002). L'écorce est riche en tanins et en gommes qui pourraient être utilisés industriellement. De plus, elle peut servir comme bois d'énergie domestique et de pâte à papier (Fox, 1995 ; El-Euch, 2002) mais également comme arbre ornementale, d'ombre et d'alignement.

4.1.2. Exigences climatiques et édaphiques d'*Acacia saligna*

Acacia saligna ne présente pas des exigences nutritionnelles et édaphiques particulières (Witkowski, 1991a et b). Cette espèce se développe mieux sur des sols sableux profonds, un hiver tempéré et doux, une précipitation annuelle de 300-1000 mm mais elle peut survivre à des précipitations annuelles inférieures à 200 mm (Le Houerou, 1981 ; El Lakany, 1987) et une température moyenne maximale de 23-36 °C et minimale de 4-9 °C mais elle souffre de températures inférieures à -4°C (Crompton, 1992). Cette espèce tolère des sols salins et alcalins et embruns marins, cependant, elle ne supporte pas des sols squelettiques, peu profonds, limoneux, très salés et calcaire-sableux (Sheha, 1984 ; El-Euch, 2002 ; Burley, 2004).

4.1.3. Réponse d'*Acacia saligna* à la salinité et à la sécheresse

Acacia saligna présente une tolérance à la salinité et à la sécheresse (NAS, 1980 ; Brockwell *et al.*, 2005). Elle peut supporter des niveaux de salinité jusqu'à 500 à 1000 mS/m, en éliminant les ions de chlorure de son phyllode (K'Otuto *et al.*, 2001 ; Soliman *et al.*, 2012). Albouchi *et al.*,

(1997) ont montré que 3 mois de manque d'eau ne sont pas suffisant pour induire l'expression de mécanismes de tolérance à la sécheresse chez *A. saligna*. Cependant, ils ont observé qu'en condition de sécheresse extrême, cette espèce révèle une bonne tolérance, par l'accumulation de solutés tels que la proline et les sucres solubles qui contribuent à la protection des systèmes enzymatiques et membranaires, permettant ainsi la poursuite des processus physiologiques et biochimiques en condition de sécheresse sévère. Dans la nature, *A. saligna* tolère la sécheresse grâce à son système racinaire pivotant qui peut atteindre jusqu'à 15 m de profondeur (Hadri, 1980).

4.1.4. Les symbioses d'*Acacia saligna*

4.1.4.1. La symbiose rhizobienne

En 1961, Lange a rapporté qu'*Acacia saligna* est nodulée uniquement par des rhizobia à croissance lente. Les rapports récents sur cette symbiose en Australie, le pays d'origine de l'espèce et en Afrique où il est largement utilisé, ont montré que cette espèce peut être nodulé par des rhizobia à croissance rapide et lente appartenant aux genres *Bradyrhizobium*, *Rhizobium*, *Ensifer* et *Mesorhizobium*. Cependant, il semble qu'*A. saligna* présente une préférence pour le genre *Bradyrhizobium* (Barnet *et al.*, 1985 ; Koreish *et al.*, 1997 ; Hatimi *et al.*, 2001 ; Mansour *et al.*, 2003 ; Wolde-Meskel *et al.*, 2004). En Algérie, des analyses des séquences de l'ARNr 16s ont montré que les rhizobia associés à *A. saligna* appartiennent aux genres *Bradyrhizobium* (*B. sp.*, *B. Betae*), *Mesorhizobium* (*M. mediterraneum*), *Rhizobium* (*R. gallicum*, *R. sp.*) et *Ensifer* (*E. meliloti*) (Amrani *et al.*, 2010 ; Boukhatem *et al.*, 2012).

4.1.4.2. La symbiose mycorhizienne

Comme la majorité des légumineuses, *Acacia saligna* forme une symbiose tripartite à la fois avec les rhizobia et les CMA, mais non pas avec les champignons ectomycorhiziens (Hatimi *et al.*, 1999). Nasr et Diem (1987) ont montré qu'*A. saligna* répond positivement à la colonisation par *Glomus mosseae* dans un sol déficient en phosphore. Belay *et al.*, (2013) ont détecté, en Ethiopie, une diversité importante des CMA dans la rhizosphère d'*A. saligna* appartenant aux genres *Acaulospora* (*A. denticulata*, *A. faveata*, *A. rehmi*, *A. sp.*), *Funneliformis* (*F. caledonius*, *F. constrictus*, *F. geosporus*, *F. mossae*), *Claroideoglomus* (*C. claroideum*, *C. etunicatum*), *Glomus* (*G. aggregatum*, *G. hoi*, *G. microaggregatum*, *G. sp.*), *Rhizophagus* (*R. diaphanus*), *Gigaspora* (*G. gigantea*), *Scutellospora* (*S. calospora*), *Pacispora* (*P. scintillans*, *P. occultum*).

4.1.5. Effet des symbioses sur la tolérance d'*Acacia saligna* à la salinité et à la sécheresse

La tolérance d'*Acacia saligna* est attribuée également à sa capacité d'établir les deux symbioses rhizobienne et mycorhizienne (Swelim *et al.*, 2010). Hatimi *et al.*, (1999) ont souligné le rôle de la souche *Bradyrhizobium* sp dans la tolérance d'*A. saligna* au sel en améliorant sa croissance et sa nutrition. Cependant, une double inoculation avec cette souche et un mixte de CMA a induit un effet positif supplémentaire en augmentant la tolérance de cette espèce à la salinité. Ces résultats sont confirmés par les travaux de Soliman *et al.*, (2012) qui ont montré que la double inoculation rhizobium-CMA a permis à *A. saligna* de maintenir son ajustement osmotique exprimé par une amélioration de la croissance, de la nodulation, de la nutrition minérale, du contenu en chlorophylle, de la teneur en proline et par une réduction du sodium. Par ailleurs, en période de sécheresse, les hyphes des CMA augmentent la surface d'absorption de l'arbre permettant l'amélioration de son statut hydrique Song (2005).

4.2. *Lotus creticus*

Lotus creticus appartient à la famille des *Fabaceae*, la sous famille des *Faboideae* et le genre *Lotus*. C'est une plante herbacée, rampante, vivace, couverte de petits poils et caractérisée par une croissance rapide, sa hauteur adulte est de 20 à 30 cm. Les feuilles sont soyeuses, luisantes, de couleur gris argent, composées, trifoliolées, avec deux stipules. Les fleurs sont plus grandes que les feuilles, jaunes, zygomorphes, d'environ 1,5 cm de long avec un calice bilabié, des dents latérales courtes, la floraison s'étend du mois d'avril au mois de juin en régime méditerranéen. Le fruit est une gousse, droite ou un peu courbée, d'environ 2-5 cm et contenant des graines sphériques, jaunâtres de petites tailles (Fig. 15).



Figure 15 : Aspect de *Lotus creticus*. **a :** pieds de *L. creticus*. **b :** Feuilles de *L. creticus*. **c :** Fleurs de *L. creticus*. **d :** Gousses de *L. creticus*.

© Santiago González Torregrosa :http://www.apatita.com/herbario/Leguminosae/Lotus_creticus.html. 22/03/15, 11:32.

4.2.1. Utilisation de *Lotus creticus*

Lotus creticus joue un rôle écologique important, elle est considérée comme une bonne alternative pour la revégétalisation dans des conditions adverses en raison de sa croissance rapide et son besoin de peu d'eau (Cabot et Pagès, 1997 ; Sánchez-Blanco *et al.*, 1998). Pour fixer les dunes côtières espagnoles dans le Parc Naturel Valencian Devesa de la Albufera, *L. creticus* a été utilisé comme plante pionnière, en améliorant la structure du sol et en fournissant des inoculum symbiotiques pour favoriser la succession végétale (Escaray *et al.*, 2010). En outre, par son port rampant, cette espèce diminue les effets des vents sévères méditerranéens accomplissant ainsi une fonction primordiale dans la protection et la préservation des écosystèmes (Escaray *et al.*, 2010).

Sur le plan agronomique, *L. creticus* est utilisée en Tunisie comme fourrage, où la salinité impose une sérieuse menace pour la production de bovins (Rejili *et al.*, 2006 ; Rejili *et al.*, 2009).

4.2.2. Exigences climatiques et édaphiques de *Lotus creticus*

Lotus creticus est une plante de lumière et pousse mieux quand elle n'est pas ombragée. Sa période de croissance est d'avril à août, à un pH 5.6 à 7.5, avec un pH optimum de 6,5 (Charlton, 1973 ; William, 1988). La température est située entre 20 et 30 °C (Neffati, 1994) mais elle peut supporter une température de 10 à 39°C. Pendant le temps de semis, la température doit être au moins supérieure à 15°C sinon la germination des semences et la croissance des semis sont entravées. La croissance la plus rapide est remarquée en juin, lorsque la température pendant la journée atteint 30°C (Charlton, 1973 ; William, 1988). Par contre, la croissance est ralentie lorsque la température de l'air est proche de 40 °C.

4.2.3. Réponse de *Lotus creticus* à la sécheresse

Les plants de *Lotus creticus* ont montré des réponses d'adaptation assez différentes au déficit hydrique (Sánchez-Blanco *et al.*, 1998 ; Save *et al.*, 1999 ; Morales *et al.*, 2000 ; Franco *et al.*, 2002 ; Vignolio *et al.*, 2005). Plusieurs auteurs rapportent l'influence du déficit hydrique sur la photosynthèse de cette espèce (Flexas *et al.*, 1998 ; Sánchez-Blanco *et al.*, 2004 ; Lizana *et al.*, 2006 ; Yu *et al.*, 2007). Banon *et al.*, (2004) ont montré que le stress hydrique a conduit à une réduction de la partie aérienne et racinaire des plants de *Lotus creticus*. Le degré d'ajustement osmotique atteint par les plants stressés est limité et insuffisant pour maintenir la turgescence et la croissance des feuilles. D'autre part, ces plantes exposées à la sécheresse ont des densités plus élevées de stomates, trichomes des feuilles et le nombre de vaisseaux du xylème des tiges et des racines que les plantes cultivées dans les conditions optimales.

Blum (1997) a suggéré que la réponse observée dans les plants de *L. creticus* peut être considérée comme une caractéristique avantageuse qui aide à améliorer l'état hydrique de la feuille. Cette réponse a été considérée comme un mécanisme d'évitement minimisant les pertes d'eau lorsque les stomates sont fermés. Grammatikopoulos et Manetas (1994) et Morales *et al.*, (2000) ont suggéré que les poils des feuilles d'espèces méditerranéennes peuvent améliorer le statut hydrique des feuilles en piégeant et en retenant l'eau superficielle.

4.2.4. Réponse de *Lotus creticus* au stress salin

Lotus creticus peut soutenir 100 mM de NaCl (Le Houérou, 1986) et jusqu'à 300 mM dans la phase germinative (Rejili *et al.*, 2006). Sánchez-Blanco *et al.*, (1998) ont montré que la croissance des jeunes plantes traitées avec 70 et 140 mM de NaCl est mieux que le contrôle durant le premier mois et que les effets toxiques de Na⁺ et Cl⁻ sont apparus après une longue période de stress salin. Cet aspect peut être observé chez les halophytes où la croissance est stimulée par des concentrations modérées de sel appliquées pour une courte durée (Gorham, 1996).

La production de biomasse et le développement de *L. creticus* sont affectés par la salinité, cependant, cet impact dépend de la taille des plantes et son taux de croissance (Rejili *et al.*, 2007). L'effet néfaste de la salinité est exprimé par une réduction significative de la croissance des organes aériens de *L. creticus* (Rejili *et al.*, 2007a). Par exemple, les feuilles sont plus touchées que les tiges et les racines, ceci est expliqué par une accumulation de la proline relativement plus importante dans les racines que dans les feuilles pendant le stress salin (Rejili *et al.*, 2007a). Cette réponse peut être considérée comme une caractéristique avantageuse qui contribue à améliorer l'état hydrique des feuilles de *L. creticus* sous stress salin.

Sánchez-Blanco *et al.*, (1998) et Rejili *et al.*, (2007a) ont montré que *L. creticus* accumulent les ions Na^+ dans les feuilles. La corrélation significative entre la production de biomasse aérienne et son contenu en Na^+ suggère que, pour *L. creticus*, la baisse de la croissance est due à la toxicité ionique (Rejili *et al.*, 2007). De même, Sánchez-Blanco *et al.*, (1998) ont rapporté que traités avec 140 mM de NaCl, cette espèce est incapable de séquestrer les ions de façon efficace ce qui a conduit à l'inhibition de la croissance.

Le maintien d'une nutrition potassique adaptée pour soutenir la croissance des différents organes nécessite une bonne sélectivité dans les organes aériens, de l'absorption, l'accumulation et du transport des ions K^+ par rapport aux Na^+ . Dans ce contexte, Rejili *et al.*, (2007) ont montré que *L. creticus* est fortement sélective pour les ions K^+ .

4.2.5. Les symbioses du genre *Lotus*

4.2.5.1. La symbiose rhizobienne

Mesorhizobium loti et *Bradyrhizobium* sp sont traditionnellement considérées comme les symbiotes typiques de *Lotus* sp. (Jarvis *et al.*, 1982 ; Kaneko *et al.*, 2000). Cependant, de récentes études indiquent que les bactéries nodulant le lotus peuvent être beaucoup plus diversifiées (Escaray *et al.*, 2011).

En étudiant la diversité des rhizobia nodulant *L. tenuis* dans les sols de la rivière Salado Basin en Argentine, Estrella *et al.*, (2009) ont identifié des isolats liés à *Mesorhizobium amorphae*, *M. mediterraneum* et *M. tianshanense*, un isolat lié à *Aminobacter aminovorans* et un important nombre de souches liées à *Rhizobium gallicum*, *R. etli* ou *R. tropici*, espèces généralement symbiotes de *Phaseolus vulgaris*. Lorite *et al.*, (2010), ont identifié plusieurs espèces de *Mesorhizobium* (*M. tarimense*, *M. albiziae*, *M. tianshanense*, *M. charcoense*, et *M. Alhagi*) comme les rhizobia de *Lotus* dans des sols salins du sud de l'Espagne.

Une caractérisation récente des rhizobia de *Lotus* sp endémique des îles Canaries a permis de détecter au moins dix espèces de genres *Mesorhizobium*, *Ensifer*, *Rhizobium* et *Agrobacterium* (Lorite *et al.*, 2010). Dans le cadre de cette étude, *Ensifer meliloti* by. *lancerottense* a été observée comme le symbiote préféré de *Lotus* sp des sols arides (Leon-Barrios *et al.*, 2009).

Zakhia *et al.*, (2004) ont identifié dans une région aride du sud de la Tunisie des souches appartenant aux genres *Mesorhizobium*, *Rhizobium*, *Sinorhizobium* et *Bradyrhizobium* qui sont symbiotes de *Lotus* telles que *L. creticus*, *L. argenteus* et *L. roudairei*. Dans la même région, Rejji *et al.*, (2013) ont isolés à partir des nodules de *L. creticus* et de *L. pusillus* des BNL appartenant aux trois genres de *Mesorhizobium*, *Rhizobium* et *Sinorhizobium*.

4.2.5.2. La symbiose mycorhizienne

La diversité des CMA au niveau racinaire ou rhizosphérique est analysée chez un nombre limité d'espèces de *Lotus*. Sannazzaro *et al.*, (2004) ont trouvé au moins huit modèles de colonisation de CMA dans les racines de *Lotus tenuis* dans la rivière Salado Basinin en Argentine. Dans cette étude, la souche la plus abondante *Glomus intraradices* est suivie par un morphotype qui semble être *Glomus tenue*. Scheublin *et al.*, (2004) ont découvert un *Acaulospora* sp. et trois *Glomus* spp. chez *L. corniculatus* dunaires. Une diversité importante de CMA dans la rhizosphère de *L. australis* et *L. pedunculatus*, corrélé avec le niveau de colonisation racinaire et la fréquence des hyphes extra-racinaires est rapportée par Tibbett *et al.*, (2008). Sannazzaro *et al.*, (2007) ont observé une colonisation importante par les CMA chez *L. creticus*, une espèce dominante dans la dune de la Devesa Valence en Espagne. Dans les prairies naturelles de Buenos Aires (Argentine), caractérisées par des niveaux élevés de salinité du sol, *L. tenuis* a présenté des niveaux élevés de colonisation racinaire et de la diversité des CMA (Sannazzaro *et al.*, 2004 ; Garcia et Mendoza, 2007).

4.2.5.3. Effet des symbioses sur la tolérance des lotiers à la salinité et à la sécheresse

Outre la croissance, les CMA augmentent la tolérance des lotiers à la sécheresse, la salinité et certains stress biotiques (Evelin *et al.*, 2009 et Pozo *et al.*, 2010). En condition de salinité, Sannazzaro *et al.*, (2006) ont observé chez *L. tenuis* inoculés avec *Glomus intraradices*, une augmentation du rapport K^+ / Na^+ , du contenant racinaire de K^+ , de la chlorophylle et des protéines comparativement aux plantes non inoculées.

Comme toutes les légumineuses, la symbiose rhizobienne avec les lotiers peut être entravée par le stress abiotique. Artursson *et al.*, (2006) ont suggéré que la croissance des plantes pourrait être amélioré en condition de stress abiotique grâce à des interactions synergiques entre les rhizobia et les CMA. Chez *L. pedunculatus*, l'inoculation simultanée avec une souche de rhizobium et la souche *Gigaspora margarita* a entraîné une très grande production de la biomasse (Schoeneberger *et al.*, 1989). Staley *et al.*, (1992) ont montré que la réponse nodulaire de *L. corniculatus* dans un sol non stérile a été augmentée par l'inoculation avec la souche *Glomus intraradices*. Zuazo *et al.*, (2009) ont rapporté que la salinité réduit le nombre de nodules chez les plantes de *L. tenuis*, mais seulement chez les plantes non mycorhiziennes.

État des lieux

1. La sablière d'Ouled Boudjema

Dans la commune d'Ouled Boudjema, Daïra d' El Amria, wilaya d'Ain Témouchent, la sablière d'Ouled Boudjema est située à proximité du CW N°18 menant de Hassi El Ghella vers la plage de Sassel, à 7,5 km à l'Ouest de Hassi El Ghella, à 10 km à nord d'El Malah, à 12,5 km au sud Ouest d'El Amria et à 20 km au nord de la ville d'Ain Témouchent. La sablière s'étend sur une superficie globale de 05 hectares (Fig.16).

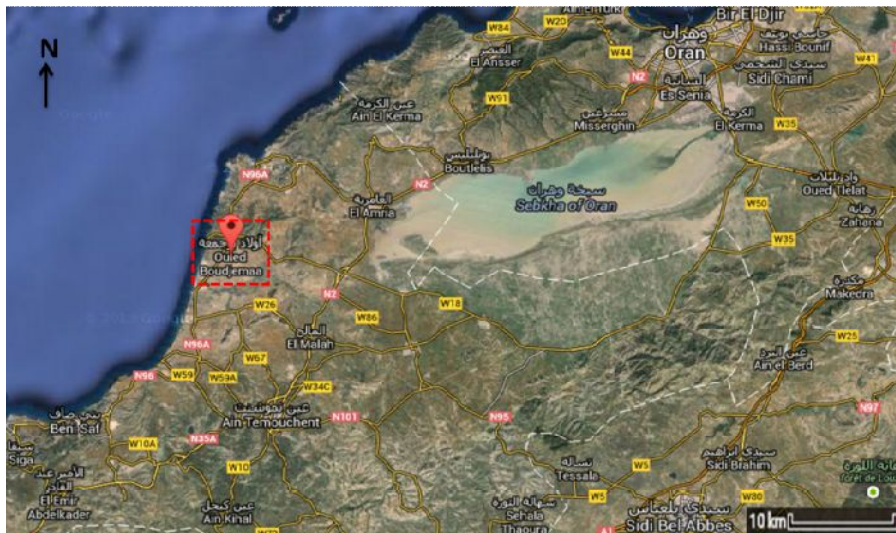


Figure 16 : Localisation de la sablière d'Ouled Boudjema. (Google map 25/02/15, 13:15).

1.1. Climat et Température

Le site appartient à l'étage bioclimatique méditerranéen semi-aride tempéré chaud, classé CSA d'après Köppen et Geiger. En absence d'une station météorologique à Ouled Boudjema, les données météorologiques et climatiques d'El Amria, qui se trouve dans les conditions géographiques plus ou moins comparable, sont utilisées (Fig. 17).

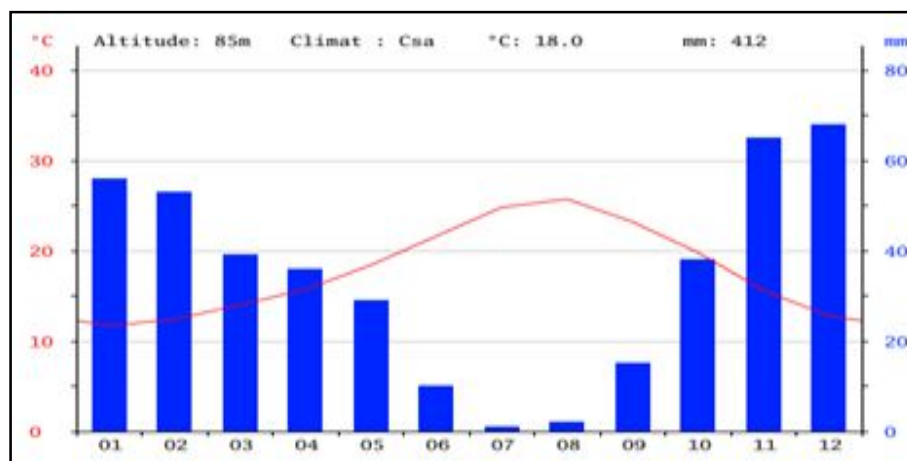


Figure 17 : Variations de la température et des précipitations annuelles dans la région d'Ouled Boudjema. <http://fr.climate-data.org/location/46694/> (08/02/14, 11 :21).

D'après la figure 17, on distingue une période pluvieuse allant d'octobre à mai avec une pluviométrie annuelle moyenne de 412 mm. La température moyenne est de 18°C. Juillet et août sont les mois les plus secs et chauds (1 à 2 mm de précipitation moyenne et 25°C de température moyenne) et la température la plus basse se manifeste au mois de janvier (température moyenne 11.7°C).

1.2. Flore

Les principales formations végétales localisées dans la sablière sont : le Pin d'Alep, le Thuya, le Doum, le Chêne et des herbacées spontanées (lotier, thym...) et dans le but de revégétaliser une partie de la sablière, des arbres fruitiers, principalement le figuier, sont introduits par les exploitants de la sablière.

La sablière d'Ouled Boudjemaa est entourée par des terrains à vocation agricole où la culture est dominée par la céréaliculture, l'arboriculture fruitière, les légumes secs et les cultures fourragères.

2. La sablière de Terga

La sablière du littoral Terga est une partie d'un ensemble de plusieurs générations de dunes superposées datées du calabrien à l'holocène (Thomas, 1985), élevée à 70 m (Ghodbani, 2008). Elle est située sur le littoral ouest algérien à l'embouchure de l'oued El Malah à environ 7 km du village de Terga situé dans la wilaya d'Aïn Témouchent. De forme globalement triangulaire, le site de la dune est limité au nord par l'Oued El Malah et le CW26, à l'ouest par le CW20 la séparant de la plage du même nom et au sud-est par un plateau (Fig. 18).

Elle s'étend sur une superficie d'environ 120 ha et fait l'objet d'une exploitation pour le prélèvement de sable depuis 1941 (Ghodbani, 2008).



Figure 18 : Localisation de la sablière de Terga. **a** : <http://www.wilaya.ain-temouchent.dz/carte/images/carte1.jpg>. 25/02/15, 10:41, **b** : image par satellite (Google map. 25/02/15, 16:23).

2.1. Climat et Température

Le site appartient à l'étage bioclimatique méditerranéen semi-aride tempéré chaud, classé CSA d'après Köppen et Geiger. Il est caractérisé par des périodes pluvieuses irrégulières et importantes allant d'octobre à mai avec une pluviométrie annuelle moyenne de 405 mm (Fig.19).

La température annuelle moyenne est de 18,2°C. Juillet et août sont les mois les plus secs et chauds (précipitation moyenne de 1 à 2 mm et température moyenne de 25°C) et janvier est le mois le plus froid avec une température moyenne de 12,3°C (Fig. 19).

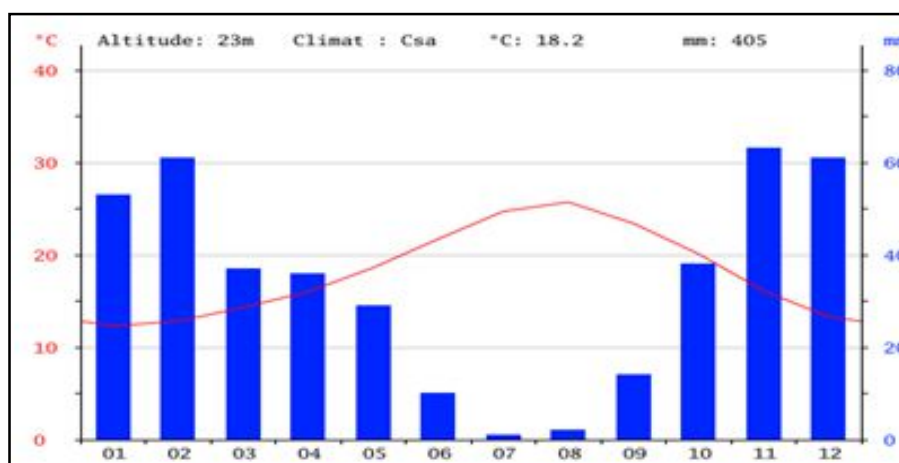


Figure 19 : Variations de la température et des précipitations annuelles dans la région de Terga. (<http://fr.climate-data.org/location/409935/>) (07/02/14, 19 :00).

2.2. Flore

La sablière de Terga était un support d'une flore intéressante dont 51% du couvert végétale fut supprimé à cause de l'extraction du sable. En effet, elle est caractérisée par des rides allongées ouest-est, plus ou moins couvertes par une végétation naturelle, tandis que les fonds sont cultivés (arboriculture, vigne ou labours). Sur le cordon dunaire, la végétation couvre les zones ouest et sud, elle devient claire ou presque inexistante sur les sommets et dans toute la partie nord là où se pratique l'extraction du sable. Les espèces dominantes restent de type psammophile, résistantes à la salinité (Ghodbani, 2008). Les espèces végétales recensées avant l'exploitation sont présentés dans le tableau suivant :

Tableau 2 : Espèces végétales recensées dans la sablière de Terga avant l'exploitation du sable.

Espèces végétales	Abondance
<i>Asteriscus maritimum</i>	Peu abondante
<i>Ammophila arenaria</i>	Peu abondante
<i>Lobularia maritima</i>	Peu abondante
<i>Lotus creticus</i>	Peu abondante
<i>Polygonum maritimum</i>	Peu abondante
<i>Crucianella maritima</i>	Peu abondante
<i>Orlaya maritima</i>	Peu abondante
<i>Cakile maritima</i>	Peu abondante
<i>Carpobrotus edulis</i>	Peu abondante
<i>Cynodon dactylon</i>	Peu abondante
<i>Plantago sp.</i>	Peu abondante
<i>Erigeron canadensis</i>	Peu abondante
<i>Pancreatium maritimum</i>	Peu abondante
<i>Urginea maritima</i>	Peu abondante
<i>Juniperus phoenicea</i>	Abondante
<i>Juniperus oxycedrus</i>	Abondante
<i>Ephedr fragilis</i>	Peu abondante
<i>Pistacia lentiscus</i>	Abondante

<i>Phillyreaan gustifolia</i>	Abondante
<i>Retama monosperma</i>	Reboisement
<i>Acacia cyanophylla</i>	Reboisement
<i>Atriplex halimus</i>	Pas abondant
<i>Phragmites communis</i>	Abondante
<i>Arundo donax</i>	Abondante
<i>Typha latifolia</i>	Peu abondante
<i>Rhamnus lycioides</i>	Peu abondante
<i>Ricinu scommunis</i>	Peu abondante
<i>Salicornia arabica</i>	Peu abondante
<i>Inula viscosa</i>	Peu abondante
<i>Datura stramonium</i>	Peu abondante
<i>Halogeton sativus</i>	Peu abondante
<i>Chenopodium sp.</i>	Peu abondante
<i>Daphne gnidium</i>	Peu abondante
<i>Glaucium corniculatum</i>	Peu abondante
<i>Helichrysum stoechas</i>	Peu abondante
<i>Salsola kali</i>	Peu abondante
<i>Arthrocnemum indicum</i>	Peu abondante

3. Le site salin de Terga (Ain Témouchent)

Le site salin de Terga désigné par SST est rattaché à la commune de Terga, Daïra d'El Malah, wilaya d'Ain Témouchent. Il est situé, à 35°26'04.0" nord et 1°11'12.8" ouest, à une distance de 2,7 km du village Terga via le CW N°26 (Fig. 20). Ce site, situé entre le village et la sablière de Terga, partage les données météorologiques et climatiques avec la sablière de Terga (cf. 2.1).

Le sol est salin et imperméable, ceci a favorisé la dominance de l'halophyte *Arthrocnemum macrostachyum* (Fig. 20).

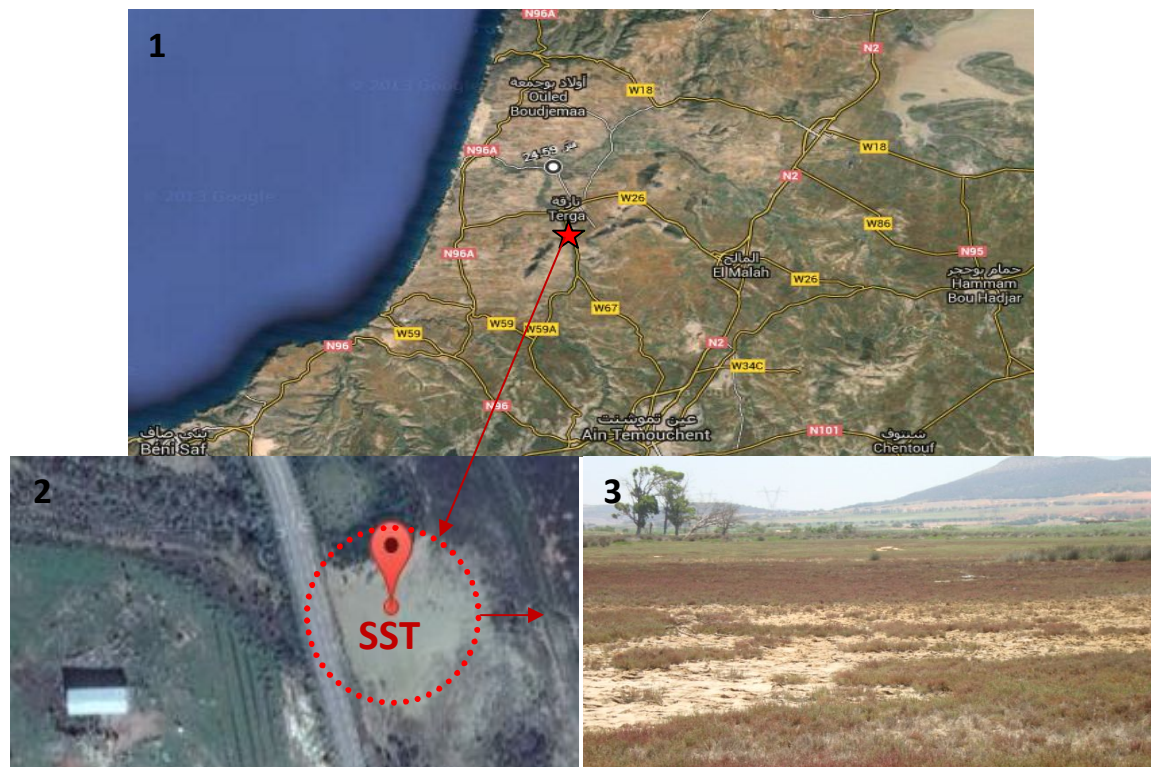


Figure 20 : Localisation du site salin à Terga (SST), Ain Témouchent. **1, 2** : Image par satellite (Google map). **3**: *Arthrocnemum macrostachyum* au site salin de Terga (SST), Ain Témouchent.

4. Ain Skhouna (Saïda)

Aïn Sekhouna, aussi typographiée Aïn Skhouna, est une commune dans la daïra d'El Hassasna de la wilaya de Saïda en Algérie (Fig. 21). Elle est située à environ 100 km au sud-est du chef-lieu de la wilaya de Saïda, à 995 mètres d'altitude, à 34° 30' 19" nord de latitude et à 0° 50' 59" de longitude. Elle s'étend sur une superficie de 404,04 dont 15% est occupée par la sebkha, elle compte une population de 7 129 habitants (ONS, 2008).



Figure 21 : Localisation de la commune d'Ain Skhouna de Saïda en Algérie. Image par satellite (Google map, 25/02/15, 13 :08).

4.1. Climat et Température

Classée zone humide par la convention internationale "RAMSAR" en 2001, Aïn Skhouna est caractérisée par un climat de steppe, classée BSk d'après Köppen et Geiger. Tout au long de l'année, il y a peu de précipitations avec 306 mm en moyenne qui peut atteindre 34 mm en moyenne aux mois de mars et de novembre. Le régime thermique de la région est caractérisé par des températures élevées en été et relativement basses en hiver avec 15°C en moyenne. Juillet est le mois le plus sec et chaud (5 mm de précipitation moyenne et 26,1°C de température moyenne) favorisant aussi une forte évaporation. Les basses températures se manifestent au mois de janvier avec une température moyenne de 5,8°C (Fig. 22).

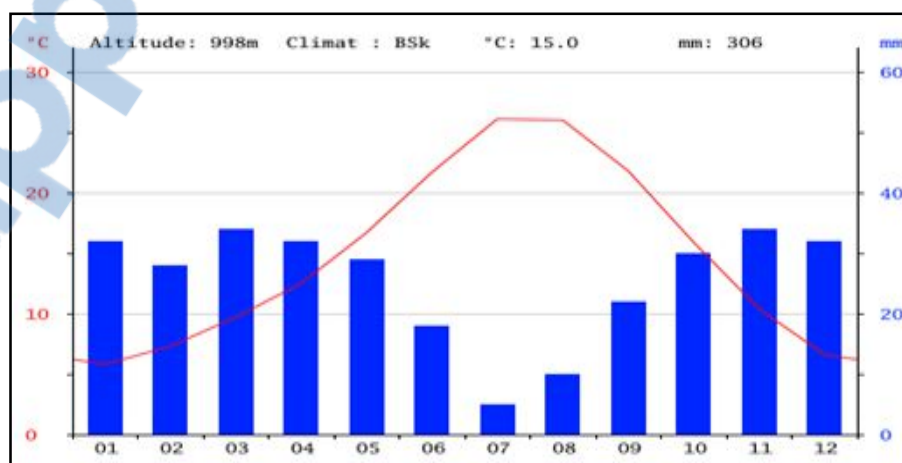


Figure 22 : Variations de la température et des précipitations annuelles dans la région d'Ain Skhouna. <http://fr.climate-data.org/location/340765/> (27/01/14, 10:58).

4.2. Flore

Cette région recèle, selon la Conservation des forêts, une flore très fragile dont certaines espèces salines, endémiques rares ou en voie de disparition, en plus des plantes médicinales très répandues dans la région. On y trouve par exemple *Artemisia*, *Peganum*, *Typha*, *Alfa*, *Atriplex*, *Salicornia* etc. Cette flore steppique favorise le pastoralisme.

Il existe aussi la forêt relique de pin d'Alep ou la forêt humide de tamarix, sous forme de broussailles dispersées dans la partie sud-ouest de la zone d'épandage d'Aïn Skhouna jusqu'au chott salé, qui flotte sur les eaux thermales provenant de la source chaude d'Aïn Skhouna. Cette forêt humide héberge le *Fuligule nyroca* et la *Sarcelle marbrée* deux anatidés classés sur la liste rouge de l'UICN (L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature) comme espèces d'oiseaux vulnérables.

Méthodologie

1. Isolement et diversité des CMA dans les sols dégradés

1.1. Choix des sites et prélèvement des échantillons

Dans le but de comparer l'effet des CMA des sols salins avec ceux isolés de la rhizosphère de *Lotus creticus* et *Acacia saligna* sur la tolérance de ces deux espèces végétales au stress abiotique, quatre sites dégradés sont choisis (Fig. 23, 24).

- ▶ Le premier site est la sablière de Terga (Ain Témouchent), les échantillons sont prélevés de la rhizosphère d'*Acacia saligna*, ce sol est nommé (AT: *Acacia* de Terga) et de la rhizosphère de *Lotus creticus* (LT: *Lotus* de Terga).
- ▶ Le deuxième site est une seconde sablière dans la région d'Ouled Boudjemaa à Ain Témouchent, les prélèvements sont effectués dans la rhizosphère de *Lotus creticus* (LB: *Lotus* d'Ouled Boudjemaa) seule des deux espèces présente.
- ▶ Le troisième et le quatrième site sont des sites salins dans la région de Terga à Ain Témouchent et la région d'Ain Skhouna à Saida. Les sols sont nommés respectivement SST (Sol Salin de Terga) et 3S (Sol Salin de Saida). Les échantillons de sol sont prélevés de la rhizosphère d'*Arthrocnemum macrostachyum*, plante dominante et caractéristique de ces sols salés.

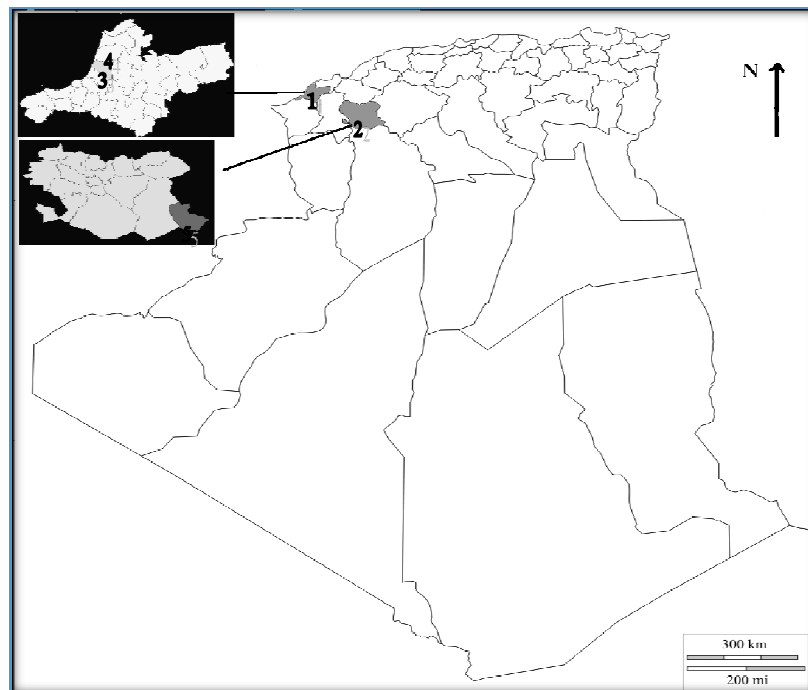


Figure 23 : Localisation des sites de prélèvement des échantillons. **1** : Ain Témouchent, **2** : Saida, **3** : Terga (Ain Témouchent), **4** ; Ouled Boudjemaa (Ain Témouchent), **5** : Ain Skhouna (Saida).

Les échantillons de sol et de racines fines, d'au moins cinq plantes choisies au hasard, sont collectés à une distance de 50 cm et sur une profondeur de 0-20 cm. Les prélèvements de sol sont homogénéisés pour obtenir un échantillon représentatif pour chaque plante puis aérés et conservés à température ambiante dans des sachets en plastique jusqu'à leur utilisation. Les échantillons de racines sont conservés dans une solution d'éthanol/glycérol/eau distillée (1 : 1 : 1) (Ducouso, 1991) jusqu'à leur utilisation.



Figure 24 : Espèces végétales choisies pour les prélèvements des échantillons dans les sites de prélèvements.

1.2. Analyses physico-chimiques

Les analyses physiques et chimiques du sol sont réalisées au laboratoire de microbiologie et des analyses de sol de l'école nationale supérieure d'agronomie à Alger.

1.2.1. Analyse granulométrique

L'analyse granulométrique est réalisée pour définir la texture du sol, expliquer ses propriétés physiques (le comportement vis à vis de l'air, de l'eau et des racines) et pour évaluer sa stabilité structurale (la solidité de la structure du sol et sa résistance aux agents de dégradation). Le principe de cette analyse est de classer les éléments du sol d'après leur grosseur et de déterminer le pourcentage de chaque fraction (sable, limon, argile) (Rouiller *et al.*, 1994).

La granulométrie est déterminée par la méthode de la pipette de Robinson. La terre fine tamisée, avec un tamis à mailles de 2 mm, est utilisée. La matière organique est éliminée par H₂O₂ et la durée d'exposition dépend de la teneur en matière organique (24h à 48h). Les particules

minérales sont ensuite dispersées à l'aide d'un dispersant alcalin l'hexametaphosphate de sodium. Les particules grossières de diamètre supérieur à 50 μ m sont séparées par tamisage et les particules moyennes et fines sont obtenues par la mesure de la vitesse de sédimentation. La texture de sol est définie d'après le triangle des textures (Annexe 1).

1.2.2. Mesure du pH

Le principe consiste à mesurer le pH_{eau} d'un mélange de 20 g de terre fine (séchée à l'air) avec 50 ml d'eau distillée. Le contenu est agité pendant quelques minutes puis filtré à travers un papier filtre. Le pH du filtrat est ensuite mesuré à l'aide d'un pH-mètre après une brève agitation (Callot-Dupuis, 1980).

1.2.3. Mesure de la conductivité électrique

Elle consiste à déterminer la conductivité électrique (CE) du mélange eau/sol pour déterminer le niveau de la salinité du sol. Un mélange de 1/5 du sol avec 4/5 d'eau distillée est agité quelque minute, ensuite la solution est chauffée à 25°C (T), une première lecture est réalisée à cette température (CT) à l'aide du conductivimètre, puis chauffée à 35°C (T') et une deuxième lecture est réalisée (CT') (Aubert, 1978).

Le coefficient de température β est calculé comme suit :

$$\beta = (CT' - CT) \times 100 / (T' - T) \times CT.$$

La conductivité électrique est exprimée en milli Siemens (mS) et le degré de la salinité du sol est évalué en se référant aux normes internationales de la salinité (annexe 2).

1.2.4. Mesure de l'azote total

La méthode suivie est celle de Kjeldahl (1883). Elle consiste à une digestion acide du sol suivie d'une distillation. Le sol est traité avec l'acide sulfurique (H_2SO_4) dans un rapport sol/solution 1/20 en présence d'un catalyseur le sélénium. La distillation est réalisée par l'entraînement de la vapeur en présence de 40 ml de NaOH 1 N et le distillat est recueilli dans 20 ml d'acide borique et 4 gouttes de rouge de méthyle. A la fin, le titrage est fait avec l'acide sulfurique 10N. Les quantités d'azote total mesurées sont comparées avec les normes universelles (annexe 3).

1.2.5. Mesure du phosphore assimilable

L'extraction est réalisée dans une solution de bicarbonate de sodium 0,5 N ajusté à pH 8,5 dans un rapport prise d'essai/volume d'extraction (m/v = 1/20). Le dosage est basé sur la formation et la réduction d'un complexe formé par l'acide phosphorique et l'acide molybdique. Le complexe phospho-molybdique, sous l'effet de la chaleur et en présence d'acide ascorbique développe une coloration bleue dont l'intensité est proportionnelle à la concentration de la solution en orthophosphate (Olsen, 1954). Les quantités de phosphore assimilable mesurées sont comparées avec les normes universelles (annexe 4).

1.2.6. Carbone totale et matière organique

La teneur en matière organique totale du sol est obtenue généralement par la mesure de la teneur en carbone. Le rapport matière organique/carbone est estimé à peu près constant et égal à MO/C=1,72 (Anne, 1945).

Le carbone de la matière organique est oxydé par un mélange de bichromate de potassium et d'acide sulfurique (H₂SO₄). On admet que l'oxygène consommé est proportionnel au carbone que l'on veut doser. L'excès de bichromate inutilisé dans la réaction est dosé par le sel de Mohr. Les quantités de la matière organique mesurées sont comparées avec les normes internationales (annexe 5).

1.3. Estimation du degré de la colonisation MA naturelle des racines

Pour révéler les structures fongiques, les échantillons de racines sont préparés suivant le protocole de Phillips et Hayman (1970). Les racines bien lavées sont mises dans du KOH à 20% pendant 20 minutes à 90°C. Elles sont par la suite abondamment rincées à l'eau et trempées dans une solution de HCl à 1% pendant 5 minutes. Les racines ainsi éclaircies sont colorées dans une solution de bleu Trypan à 0,05% dans du Lactophénol pendant 15 minutes à 90°C. Les racines traitées sont découpées en fragments d'environ un cm de longueur. Vingt à trente fragments, en triplicata, choisis au hasard sont montés et écrasés entre lame et lamelle dans du glycérol en raison de 10 fragments par lame (chaque triplicata représente une plante). Les fragments sont observés au microscope photonique pour calculer les quatre paramètres de la colonisation MA (Trouvelot *et al.*, 1986) :

◆ **F:** Fréquence de colonisation

$$F\% = (\text{nombre de fragments mycorhizés} / \text{nombre des fragments totaux}) * 100.$$

◆ **M:** Intensité de colonisation développée dans le système racinaire entier ;

$$M\% = (95n_5 + 70n_4 + 30n_3 + 5n_2 + n_1) / (\text{nombre des fragments totaux}).$$

$$n_5 = \text{nombre de fragments notés 5; } n_4 = \text{nombre de fragments 4 etc. (annexe 6)}$$

◆ **a:** Teneur arbusculaire de la colonisation dans la partie endomycorhizée du système racinaire :

$$a\% = (100m_{A3} + 50m_{A2} + 10m_{A1}) / 100$$

$$m_{A3} = ((95n_5 A_3 + 70n_4 A_3 + 30n_3 A_3 + 5n_2 A_3 + n_1 A_3) / \text{nombre des fragments mycorhizés}) * 100 / m$$

$$\%m = M * (\text{nombre des fragments totaux}) / (\text{nombre des fragments mycorhizés})$$

◆ **A:** Teneur arbusculaire de la colonisation ramenée au système racinaire entier :

$$A\% = a * (M/100).$$

1.4. Piégeage des endomycorhizes

La méthode de piégeage de Morton (1992) et Walker (1992) est utilisée pour la mise en évidence de la diversité des CMA dans les sites d'étude. Elle consiste à cultiver une plante-piège dans un substrat pauvre en éléments nutritifs et utiliser comme inoculum le sol des sites contenant des propagules viables (spores, hyphes et fragments de mycorhize).

L'inoculum est constitué du sol rhizosphérique contenant des racines des plantes d'intérêt coupées en petits fragments et soigneusement mélangées avec ce sol.

Le substrat est constitué du sable autoclavé trois fois à 120 °C pendant une heure pour éliminer tout risque de contamination par d'autres champignons.

L'inoculum est mélangé (1:1 v/v) avec du substrat sableux autoclavé. Ce mélange est ensuite transféré dans des pots en plastique de 1 l de volume, préalablement lavés et désinfectés à l'eau de Javel. Ils sont remplis à moitié avec du substrat sur lequel sont déposés 200 g d'inoculum; le tout est ensuite recouvert de substrat afin de limiter les risques de contamination. Deux répétitions sont réalisées pour chaque sol. Un témoin sans inoculum est réalisé dans les mêmes conditions avec seulement du substrat autoclavé afin de vérifier que les conditions de culture soit exemptes de contaminants MA.

La variété de maïs HYBRIDE PICO est utilisée comme plante piège. Les graines sont désinfectées avec de l'hypochlorite de sodium 12°Chl pendant 15 min et rincées abondamment avec de l'eau distillée stérile. Les graines désinfectées sont incubées à 25°C à l'obscurité, après trois jours, le semis est effectué à raison de trois plantules par pot qui sont ensuite fermés avec un couvercle perforé (Film alimentaire) pour l'émergence des jeunes plants (Fig. 25).

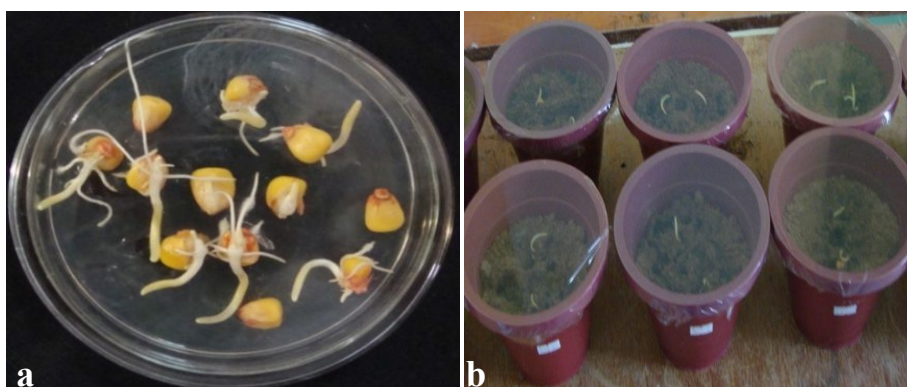


Figure 25 : Dispositif expérimental de la méthode de piégeage Morton (1992) et Walker (1992).
a : Plantules de maïs après trois jours de germination. b : Plantules de maïs transplantées.

Les pots sont arrosés quotidiennement avec de l'eau distillée stérilisée. La fertilisation n'est appliquée que lorsque les plantes montrent des signes de carence en phosphore ou en azote, en utilisant la solution nutritive de Hoagland et Arnon (1938) (annexe 7).

Les pots sont déposés en chambre de culture contrôlée (une température de 25°C ± 1 et une photopériode de 16 heures). Après 42 jours de culture, les plants de maïs sont dépotés, leur

hauteur est mesurée, le système racinaire est utilisé pour l'estimation du taux de colonisation MA et le substrat de chaque sol est récolté, séché à température ambiante pour l'extraction et la caractérisation phénotypique des spores.

1.5. Extraction des spores

Elle est effectuée sur la base de la méthode de tamisage humide décrite par Gerdemann et Nicholson (1963). Nous avons procédé au délayage d'un échantillon de 100 g de sol sec, provenant des échantillons issus du piégeage et prélevés directement des sites d'études, dans 1000 ml d'eau de robinet. Ce mélange sol-eau est agité pendant 1 minute puis laissé à décanter pendant 15 à 30 secondes. Le surnageant est filtré à travers trois tamis superposés à mailles décroissantes (500-200-50 µm de diamètre).

Pour optimiser le rendement, cette étape de mise en suspension suivie de tamisage est répétée au moins trois fois. Les particules retenues par le tamis de 50 µm uniquement sont recueillies dans des tubes de centrifugation remplis à 1/3 d'une solution de saccharose à 60% (p/v) afin de concentrer les spores et de réduire la présence des particules de sol et des fragments racinaires (Daniels et Skipper, 1982). Ces tubes sont soumis à une centrifugation à 1750 r/m pendant 5 minutes à 4°C. Les spores et les particules restées en suspension dans la solution de saccharose sont récupérées dans un tamis de 50 µm d'ouverture de mailles puis rincées avec de l'eau de robinet pour éliminer le saccharose et éviter les phénomènes de plasmolyse. Les extraits ainsi obtenus sont conservés à 4°C pour l'observation, le comptage et tri morphologique des spores.

1.6. Dénombrement des spores

La suspension sporale récupérée est déposée dans une boîte de Pétri pour faciliter le comptage des spores sous une loupe binoculaire. Le nombre moyen de spores est exprimé pour 100g de sol sec et l'abondance relative des spores (**ARS**) est calculée comme suit :

$$\text{ARS} = \left[\frac{\text{nombre total des spores observées d'une espèce}}{\text{nombre total de spores observés dans le site concerné}} \times 100 \right]$$

1.7. Caractérisation et tri morphologique des spores

Les spores sont extraites du sol issu du piégeage pour les sols **LT** (*Lotus creticus* de Terga), **AT** (*Acacia saligna* de Terga) et **LB** (*Lotus creticus* de Ouled Boudjema) ou bien prélevé directement du champ pour les deux sols salins **SST** et **3S**. Ces spores sont examinées sous une loupe binoculaire et la caractérisation morphologique est effectuée au microscope photonique MOTIC version 2.1 reliée à un ordinateur. Les morphotypes sont classifiés selon leurs caractéristiques morphologiques : couleur, forme, taille, bulbe suspenseur et nombre de membranes de séparation etc. La distinction et la description des espèces sont réalisées en se référant à la clé d'identification d'International Culture Collection of Arbuscular and Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM) (<http://www.invam.caf.wvu.edu/>).

1.8. Analyse statistique

Toutes les valeurs des différents tests représentent la moyenne de trois répétitions. Les résultats sont sujets à une analyse de variance multivariée en utilisant le logiciel SPSS 8,0. Les moyennes sont comparées par le test de comparaison multiple de moyennes selon le test de Tukey.

Une simulation des différents paramètres MA est réalisée par le logiciel STATISTICA 7.1 afin de ressortir l'effet région, sol, site et espèce végétale. Ainsi divers représentations graphiques sont réalisées à l'aide de ce logiciel y compris l'analyse en composante principale dans le but de représenter graphiquement la variabilité des facteurs MA et les caractéristiques du sol étudiés.

La diversité des CMA dans les différents sites est appréhendée à l'aide des indices de diversité de Shannon et Weiner (1949) et d'équitabilité de Piéluou (1966) qui sont calculés comme suit :

$$H = - \sum Ni / N \log_2 (Ni / N)$$

H= indice de diversité de Shannon, Ni= effectif des individus du genre *i* dans une catégorie donnée, N= effectif total des individus de tous les genres dans une catégorie donnée, Log₂ = logarithme à base 2.

$$E = H / \log_2 S$$

E= Indice d'équitabilité de Piéluou, H= Indice de diversité de Shannon, S= nombre total des espèces, Log₂ = logarithme à base 2.

2. Préparation de l'inoculum MA

Les spores isolées les plus représentatives de chaque sol sont cultivées et multipliées en association avec une plante mycotrophe (maïs ou sorgho), ensuite les isolats sont sélectionnés, toujours en association avec une plante mycotrophe (le sorgho), vis à vis des stress salin et hydrique, pour l'utilisation ultérieure des isolats efficaces dans l'inoculation d'*Acacia saina* et de *Lotus creticus*.

2.1. Culture monosporale

Les spores extraites (cf. 1.5) sont soigneusement sélectionnées, lavées et les spores de chaque espèce cible sont recueillies manuellement à l'aide d'une pipette Pasteur et conservée à 4°C. Ces spores sont examinées tous les jours et supprimées s'il y a tout changement morphologique (perte du contenu, effondrement et changement de couleur) ou une suggestion de parasitisme.

Les cultures monosporales des spores MA les plus représentatives sont réalisées en plaçant une spore représentative de chaque morphotype à l'extrémité des racines de maïs qui sont cultivées une semaine dans des petits pots contenant 300g de sable stérile. Les plantes sont cultivées en chambre de culture contrôlée (une température de 25 °C ± 1 et une photopériode de 16 heures). Après deux mois de croissance, la colonisation MA des racines de maïs et la sporulation sont vérifiées.

2.2. Production de l'inoculum MA

L'inoculum constitue la forme sous laquelle le CMA sera apporté à la plante. Il s'agit généralement d'une culture pure du CMA cible.

Les techniques de production de l'inoculum fongique diffèrent des techniques de culture en pot (Brundrett et Juniper, 1995) aux techniques actuellement utilisées, telles que la production on-farm (Sieverding et Barea 1991; Douds *et al.*, 2005a, b, 2006), technique du film nutritif (Mosse et Thompson, 1984), les cultures aéroniques (Jarstfer et Sylvia, 1995) et axénique (Fortin *et al.*, 2002).

La technique la plus utilisée pour augmenter le nombre de propagules consiste en la multiplication des champignons MA sur une plante hôte mycotrophe appropriée dans un sol stérilisé en utilisant des cultures en pot.

Pour chaque morphotype, l'inoculum est constitué du sol et des racines de maïs issus de la culture monosporale. Les racines coupées et le sol sont mélangés avec du sable autoclavé 3 fois à 120 °C pendant 1h. Le mélange sol/racines est ensuite transféré dans des pots en plastique, d'une contenance de 200g, désinfectés préalablement à l'eau de Javel.

Le sorgho (*Sorghum sudanense*) est utilisé comme plante-piège en raison de sa croissance rapide et son caractère mycotrophe marqué. Les graines de sorgho sont désinfectées comme c'est décrit précédemment, puis rincées abondamment à l'eau distillée stérile afin d'éliminer les traces du désinfectant. Le semis est effectué à raison de cinq graines par pot, les cultures sont réalisées pendant deux mois, dans une chambre de culture contrôlée sous les mêmes conditions de culture décrites précédemment.

2.3. Sélection des morphotypes vis-à-vis du stress salin et hydrique

La performance de tous les isolats est testée en association avec le sorgho (*Sorghum sudanense*) en conditions de stress salin et hydrique où l'effet de l'inoculation est évalué par comparaison avec un témoin non inoculé stressé et l'effet de la salinité est évalué par comparaison avec un témoin non inoculé et non stressé.

Pour chaque morphotype, l'inoculum est constitué de 1g de racines de sorgho récoltées après 2 mois de croissance, présentant un taux de mycorhization (F%) qui dépasse 50% et 11g de sol issus de la culture de multiplication des propagules.

Les essais sont conduits dans une chambre de culture contrôlée (une température de 25°C ± 1 et une photopériode de 16 heures) avec trois répétitions par isolat à raison de 5 plantes par pot. Les plants sont arrosés quotidiennement avec l'eau de robinet stérile.

Après un mois de croissance et après une vérification de la mycorhization des plants inoculés, le stress est appliqué suivant le protocole de Keunho Cho (2005) qui consiste en l'exposition des plants à un stress salin pendant sept jours (NaCl 40 mM et 80 mM) suivi d'un stress hydrique pendant cinq jours appliqué par suppression de l'arrosage (Fig. 26). Afin d'éviter la concentration du sel dans les différents traitements, un arrosage à l'eau est effectué le quatrième jour du début de stress salin (Keunho Cho, 2005).

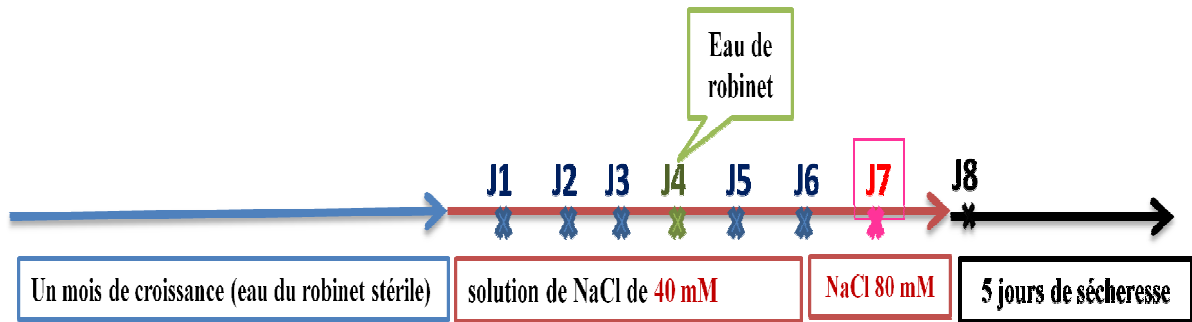


Figure 26 : Schéma explicatif de l'application des stress salin et hydriques chez le sorgho inoculé avec les différents isolats MA.

La biomasse sèche des plants de sorgho est déterminée. Elle est obtenue après un passage à l'étuve à 70°C pendant 72 h. 1 g des racines fraîches est prélevé pour évaluer le taux de colonisation MA sous stress.

2.4. Analyse statistique

Les résultats sont sujets à une analyse de variance multivariée en utilisant le logiciel SPSS 8,0. Les moyennes sont comparées par le test de comparaison multiple de moyennes selon le test de Tukey.

Une ANOVA et une simulation des différents paramètres MA sont réalisées par le logiciel STATISTICA 7.1 afin de ressortir l'effet région, sol, site et espèce végétale. Ainsi, à l'aide de ce logiciel, les différentes données du poids sec ont subi une analyse statistique par classification d'ascendante hiérarchique. Les résultats obtenus sont représentés graphiquement en dendrogramme dont les individus sont alignés sur l'axe des abscisses. Les individus considérés comme similaires ou proches sont regroupés dans le même groupe alors que ceux qui sont considérés comme différents sont rassemblés dans des groupes distincts.

3. Effet des symbioses mycorhizienne et rhizobienne dans la tolérance d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus* au stress salin

3.1. Matériel fongique

L'inoculum MA utilisé dans cette partie comprend les CMA isolés préalablement au cours de cette étude à partir des cinq sites.

Un isolat MA représentatif de chaque sol, sélectionné sur la base de leur performance vis-à-vis du stress salin et hydrique (cf. 2.3), est utilisé pour l'inoculation des plants d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus* comme suit:

- Sol AT (*Acacia saligna* de Terga) : AT6.
- Sol LT (*Lotus creticus* de Terga) : LT3.
- Sol LB (*Lotus creticus* de Ouled Boudjemaa) : LB2.
- Sol 3S (*Arthrocnemum macrostachyum* de Saida) : 3S6.
- Sol SST (*Arthrocnemum macrostachyum* de Terga) : SST5.

L'inoculation mixte correspond en l'utilisation de tous les CMA des différents sols.

3.2. Matériel bactériologique

Deux souches de rhizobium sont utilisées dans l'inoculation des plants d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus*.

La souche *Rhizobium leguminosarum* (S4) (Fig. 27), de la collection du laboratoire de Biotechnologie des Rhizobia et Amélioration des Plantes, est utilisée pour l'inoculation des plants d'*Acacia saligna*. Elle est isolée des nodules de cette dernière dans la sablière de Terga et son pouvoir infectieux a été testé sur cette espèce.

La souche ORS1410 (Fig. 27), *Ensifer* sp. (Merabet *et al.*, 2010), est une souche de référence isolée des nodules de *Lotus creticus* en Tunisie et son pouvoir infectieux a été testé sur cette espèce (Zakhia *et al.*, 2004).

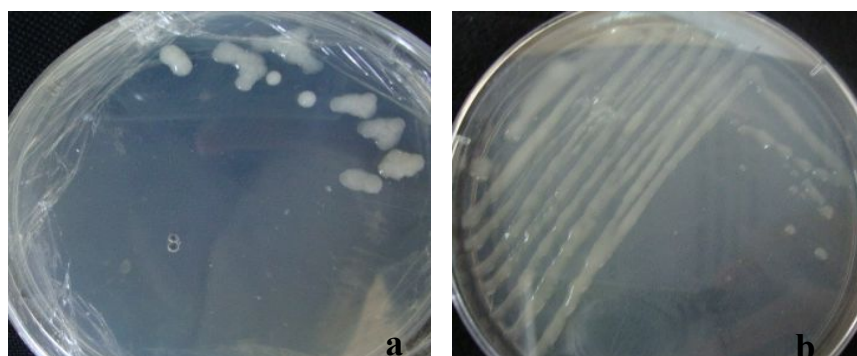


Figure 27 : Aspect des souches de rhizobium sur le milieu YEM. **a** : *Ensifer* sp. (ORS1410) après cinq jours de croissance. **b** : *Rhizobium leguminosarum* (S4) après deux jours de croissance.

3.3. Matériel végétal

Le matériel végétal ayant fait l'objet de notre étude concerne les espèces *Acacia saligna* et *Lotus creticus* dont les graines sont récoltées de la sablière de Terga Ain Témouchent (Fig.28).

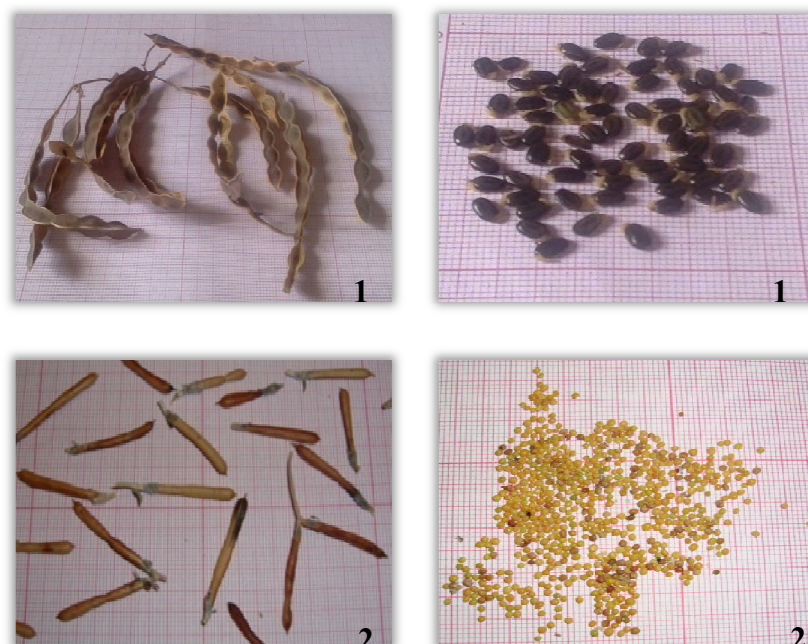


Figure 28 : Gousses et graines d'*Acacia saligna* (1) et de *Lotus creticus* (2) récoltées de la sablière de Terga Ain Témouchent.

3.4. Inoculation des plants

Les graines scarifiées avec l'acide sulfurique 97% pendant 90 min pour *Acacia saligna* et 30 mn pour *Lotus creticus*, sont rincées abondamment avec l'eau distillée stérile afin d'éliminer toute trace d'acide sulfurique. Les graines mises à germer dans des boîtes de Pétri contenant de l'eau gélosé (1 %) (Annexe8) sont incubées à température ambiante et à l'obscurité.

Après 6 jours (Fig. 29), les plantules sont transplantées dans des pots contenant 700g de sable, autoclavé trois fois à 120°C pendant une heure, à raison de 3 plantules par pot.

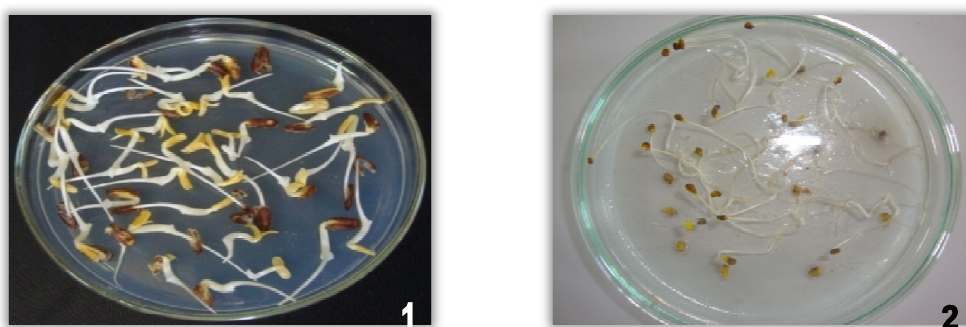


Figure 29 : Plantules d'*Acacia saligna* (1) et de *Lotus creticus* (2) après 6 jours de germination.

Les plants sont inoculés avec les CMA isolés des sols salins (sols 3S et SST) ou ceux isolés de leur rhizosphère (Tab. 3). Les plants subissent soit une simple inoculation ou une inoculation mixte pour évaluer l'effet d'un apport d'inoculum d'une seule et de plusieurs souches sur le développement des deux plantes.

En parallèle de l'inoculation MA, une inoculation rhizobienne est réalisée simplement et en association avec un mixte de CMA (Tab. 3).

Tableau 3 : Différents traitements des plants d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus*.

		Inoculation simple			Inoculation mixte		Inoculation double		Témoin sans inoculation	
		Mycorhizienne		Rhizobienne						
		<i>L. creticus</i>	<i>A. saligna</i>	<i>L. creticus</i> ORS 1410 (1)	<i>L. creticus</i>	<i>A. saligna</i>	<i>L. creticus</i>	<i>A. saligna</i>	Témoin stressé	Témoin non stressé
Sols	AT	-	AT6		-	*	-	2 + *		
	LT	LT3	-		*	-	1 + *	-		
	LB	LB2-	-	<i>A. saligna</i> S4 (2)	*	-	1 + *	-		
	3S	3S6			*		1 + *	2 + *		
	SST	SST5			*		1 + *	2 + *		

✦ - : Inoculation non appliqué

✦ * : inoculation avec tous les CMA de chaque sol.

✦ 1 + * : Double inoculation avec toutes les CMA de chaque sol avec la souche ORS 1410.

✦ 2 + * : Double inoculation avec toutes les CMA de chaque sol avec la souche S4.

3.4.1. Simple inoculation mycorhizienne

Pour chaque isolat, l'inoculum est constitué de 0,5 g de racines de sorgho récoltées après 2 mois de croissance, présentant un taux de mycorhization F% supérieur à 50% et 100g de sol issus de la même culture de multiplication de propagules. L'inoculum est placé à l'extrémité des racines des plants le jour où ils sont transplantés et sur lequel une couche de sable stérile est déposée pour éviter tout risque de contamination.

3.4.2. Simple inoculation rhizobienne

Les bactéries requises pour cette expérience sont purifiées par plusieurs repiquages successifs sur des boîtes de Pétri contenant du milieu YEM (Vincent, 1970) gélosé (annexe 9). Les boîtes sont incubées pendant 48 heures dans l'étuve à 28°C. L'inoculum est préparé par l'introduction d'une colonie pure (pour chaque souche) dans des tubes contenant le milieu YEM liquide (annexe 10). Les tubes sont incubés à 28°C et agités pour assurer l'aération des souches.

Après une semaine de la transplantation des plants, les pots sont inoculé avec 5 ml d'une suspension liquide de la souche à une concentration de 15×10^8 cellules/ml (Mac Farland n°05) (Galiana *et al.*, 1994 ; Diouf *et al.*, 2003) (annexe 11).

3.4.3. Inoculation mixte

Un mixte des espèces MA de chaque sol est utilisé pour l'inoculation des plants. L'inoculum est constitué d'une suspension sporale extraite de chaque sol. Une désinfection des spores est effectuée à l'hypochlorite de sodium 10°Chl afin d'éliminer les contaminants tels que les rhizobia, les PGPR... puis rincées abondamment avec l'eau distillée stérile. L'inoculation est réalisée une semaine après la transplantation des plants.

3.4.4. Double inoculation

Les plants sont ainsi inoculés avec un mixte de spores de chaque sol en association avec une souche de rhizobium dans les conditions décrites précédemment (cf : Double inoculation et inoculation mixte).

3.5. Conduite de la culture et application du stress salin

Les plants sont arrosés un jour sur deux avec l'eau distillée stérile et chaque semaine avec une solution nutritive stérile de Broughton et Dilworth (1971) (annexe 12) pour les plants d'*A. saligna* et celle de Bertrand (1997) (annexe 13) pour les plants de *L. creticus*. L'expérience est menée en trois blocs complètement randomisés. La culture est conduite dans une chambre de culture contrôlée à une température de 25 °C ± 1 et une photopériode de 16 heures.

Après quatre mois de croissance, les plants d'*A. saligna* et de *L. creticus* sont soumis à un stress salin pendant deux semaines par irrigation avec une solution saline de NaCl (eau distillée stérile additionnée de NaCl) à différentes concentrations.

Le stress salin est appliqué par une augmentation progressive de la concentration en sel de 50 mM, 100 mM jusqu'à 150 mM (Craig *et al.*, 1991) et de 200 mM, 250 mM jusqu'à 300 mM pour *L. creticus* (Rejili *et al.*, 2006).

3.6. Caractérisation de la réponse des plants au stress

3.6.1. Paramètres biométriques

- ▶ La biomasse fraîche est déterminée immédiatement après la récolte et le poids sec est obtenu après une lyophilisation. Le broyat lyophilisé est conservé à température ambiante à l'abri de l'humidité jusqu'à leur utilisation pour la caractérisation biochimique.
- ▶ La teneur relative en eau est calculée comme suit :

$$\text{TRE \%} = (\text{poids frais} - \text{poids sec}) / \text{poids sec} \times 100$$

3.6.2. Paramètres symbiotiques

- ▶ La présence ou l'absence de nodules et leur nombre sont noté directement après le déterrement des plants.
- ▶ Pour révéler les structures fongiques, les racines de chaque traitement sont préparées suivant le protocole de Philips et Hayman (1970) et observées au microscope photonique pour calculer, selon Trouvelot *et al.*, (1986), les paramètres de colonisation.
- ▶ L'efficacité de la symbiose (ES) dans la tolérance des plants au stress salin sert à évaluer l'effet des symbioses mycorhizienne et rhizobienne sur le développement des plants d'*A. saligna* et de *L. creticus* en le comparant avec le témoin stressé sans inoculation. Elle est calculée comme suit :

$$\text{ES} = (\text{poids sec des plants inoculés stressés} / \text{poids sec du témoin stressé non inoculé}).$$

3.6.3. Paramètres biochimique

3.6.3.1. Dosage des pigments chlorophylliens

Les pigments chlorophylliens des cellules végétales sont extraits dans un dissolvant tel que l'acétone. 20 mg de matière végétale lyophilisée sont broyés dans 2 ml d'acétone à 80 %. Le broyat est centrifugé à 3000 rpm pendant 3 mn. Le surnageant est récupéré et lu à 645 et 663 nm, à chaque longueur d'onde, le spectrophotomètre est taré avec de l'acétone 80%. Les concentrations en chlorophylles a et b sont déterminées comme suit (Mc Kinney *et al.*, 1941) :

$$\begin{aligned} \text{Chl a } (\mu\text{g/ mg MVL}) &= [(12,25 * \text{Do663}) - (2,79 * \text{Do645})] \\ \text{Chl b } (\mu\text{g/ mg MVL}) &= [(21,5 * \text{Do645}) - (5,1 * \text{Do663})] \end{aligned}$$

MVL : Matière végétale lyophilisée

3.6.3.2. Dosage des sucres solubles

Les sucres solubles totaux sont dosés selon la méthode de Dubois *et al.*, (1956). 20 mg de matière végétale lyophilisée et broyée sont homogénéisés avec 600 µl d'éthanol 80°. Après 48 h d'incubation, l'éthanol est évaporé dans l'étuve à 80°C puis 1 ml d'eau distillée est incorporé, c'est la solution à analyser. 300 µl de cette solution est additionné de 300 µl de phénol 5%. La mixture est soigneusement agitée puis additionnée de 1,6 ml d'acide sulfurique 96%. Après un séjour de 30 mn à l'obscurité, l'absorbance est mesurée à une longueur d'onde de 485 nm. Le blanc servant à étalonner le spectrophotomètre est préparé de la même manière à partir de l'eau distillée jusqu'à l'ajout de l'acide sulfurique.

La gamme étalon est réalisée avec des concentrations croissantes en glucose pure (Annexe 14).

3.6.3.3. Dosage de la proline

La proline est dosée selon la méthode colorimétrique de Bathes *et al.*, (1973). 10 mg de matériel végétal lyophilisé et broyé sont homogénéisés avec 500 µl de l'acide sulfosalicylique 3%. L'homogénat est centrifugé pendant 5 mn à 10000 rpm à température ambiante. 200 µl du surnageant est additionné de 400 µl de réactif (1,25 g ninhydrine, 30 ml acide acétique glacial, 20 ml acide orthophosphorique 6M). La réaction est incubée à 100°C pendant 1h puis arrêtée dans la glace pendant 1h. Après refroidissement, 1 ml de toluène est ajouté au mélange, le tout est vortexé puis laissé à décanter pendant 1h. L'absorbance de la partie toluène (surnageant) est mesurée à 520 nm en utilisant le toluène comme référence.

La courbe étalon est réalisée avec des concentrations croissantes en proline pure (Annexe 15).

3.7. Analyses statistiques

Les données sont calculées sous forme d'une moyenne de 3 répétitions à l'aide du logiciel EXCEL 2007 et les graphiques sont réalisés également à l'aide du même logiciel. Les résultats obtenus ont fait l'objet d'une analyse de la variance multivariée pour évaluer la signification de l'effet seuil P en utilisant le logiciel SPSS 8,0. Les moyennes sont comparées par le test de comparaison multiple de moyennes selon le test de Tukey.

Résultats et discussions

1. Isolement et diversité des CMA dans des sols dégradés

1.1. Analyses physico-chimiques de sols

Les analyses physico-chimiques de sols sont réalisées afin de caractériser les sols des différents sites et de comprendre la relation entre ces caractéristiques et le statut MA dans les sites d'étude. Les résultats de ces analyses sont consignés dans le tableau 4. Il montre que les trois sols dunaires de la région de Ain Témouchent ne sont pas salé, de structure sablonneuse et limono-argileux sablonneuse ce qui fait d'eux des sols biens aérés et faciles à travailler. Ils ont un pH alcalin et une teneur importante en azote et faible à élevée en phosphore.

Les sols 3S (sol salin de Saida) et SST (sol salin de Terga) sont salins avec respectivement une CE de 9,45 mS et 28,4 mS. Ils ont une texture respectivement limoneuse très fine et limono-argileuse fine, un pH alcalin et sont riche en azote et pauvre en phosphore.

Une différence dans l'activité microbienne est notée entre les cinq sols, qui est exprimée en pourcentage de la matière organique. Cette dernière est faible à AT (*Acacia saligna* de Terga), modérée à LT (*Lotus creticus* de Terga) et LB (*Lotus creticus* d'Ouled Boudjemaa) et plus importante à SST et 3S. En effet, Ain Skhouna est une région pastorale ce qui explique le taux élevé d'azote et de la matière organique d'origine animale.

Tableau 4 : Caractéristiques physiques et chimiques des sols prélevés des sites d'études.

	Argile	Limon	Sable	pH	CE mS	Azote Total %	Phosphore Assimilable ppm	Matière Organique %
AT	1,58	13,74	84,68	8,95	0,0893	0,28	50	0,86
LT	1,04	9,31	89,58	9,07	0,0893	0,39	20	2,13
LB	24	12	64	8,26	0,0317	0,4	17,5	2,49
3S	6,65	86,31	7,04	8,42	9,45	0,45	20	5,17
SST	37,29	61,83	0,88	8,12	28,4	0,36	15	3,65

CE : Conductivité électrique ; mS: milli-Siemens ; ppm : part par million.

AT : Rhizosphère d'*Acacia saligna* à Terga ; LT : Rhizosphère de *Lotus creticus* à Terga ; LB : Rhizosphère de *Lotus creticus* à Ouled Boudjemaa ; 3S : Rhizosphère d'*Arthrocnemum macrostachyum* à Ain Skhouna ; SST : Rhizosphère d'*Arthrocnemum macrostachyum* à Terga.

Les sols sablonneux sont généralement pauvre en phosphore (Ranwell, 1972 ; Koske et Halvorson, 1981) et en azote (Fisher et Turner, 1978 ; Hatimi et Tahrouche, 2007). Cependant, les taux d'azote enregistrés dans les sols dunaires sont probablement dus à l'effet bénéfique de la fixation biologique de l'azote effectuée en association avec les rhizobia par les diverses légumineuses présentes dans ces site. C'est le cas des espèces d'*Acacia* qui ont un rôle important dans l'amélioration du statut azotique des sols (Dommergues, 1994). Cette amélioration résulte

de la contribution de la matière organique riche en azote par le renouvellement des racines et des feuilles et principalement par la décomposition de la litière (Bernhard-Reversat *et al.*, 1998).

1.2. Piégeage des endomycorhizes

Le piégeage est réalisé afin d'obtenir de nombreuses spores saines pour l'identification et la préparation de l'inoculum. Cette étape nous permet également d'étudier et de comparer la colonisation des CMA des différents sites.

Après une semaine de culture en pots, une première observation est faite sur la croissance des plants de maïs. Les plants présentent un bon développement sur les sols dunaires AT, LT et LB contrairement aux sols salins 3S et SST où aucun développement n'est observé (Fig. 30). Seuls les CMA des sols dunaires AT, LT et LB sont alors piégés.

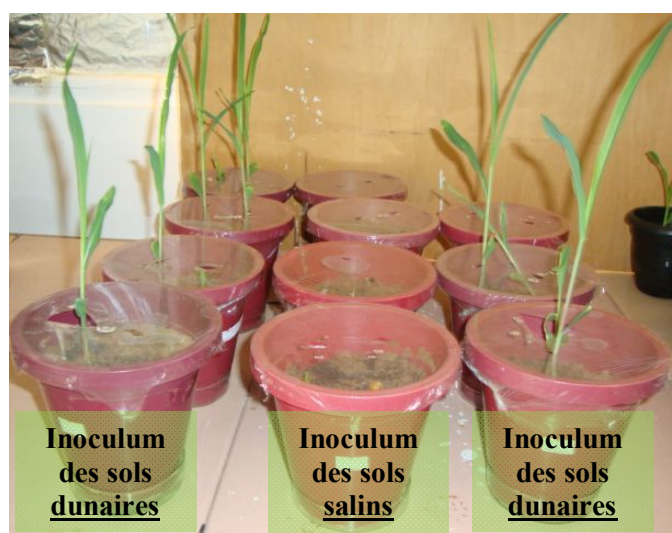


Figure 30 : Plants de maïs inoculés avec les différents sols après une semaine de culture.

Après 42 jours de croissance en chambre de culture, la colonisation MA et la croissance du maïs sont évaluées. L'analyse microscopique des racines de maïs, obtenues sur les différents sols, a permis d'observer des hyphes, des arbuscules et des vésicules de différentes formes (ovale, arrondie, allongée...) (Fig. 31).

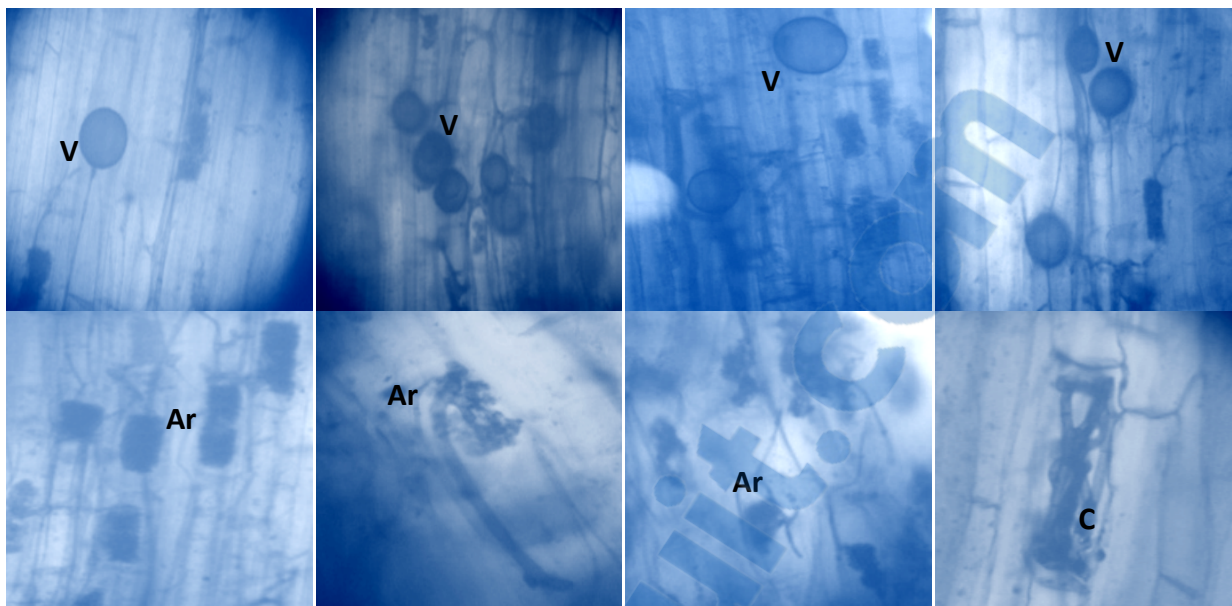
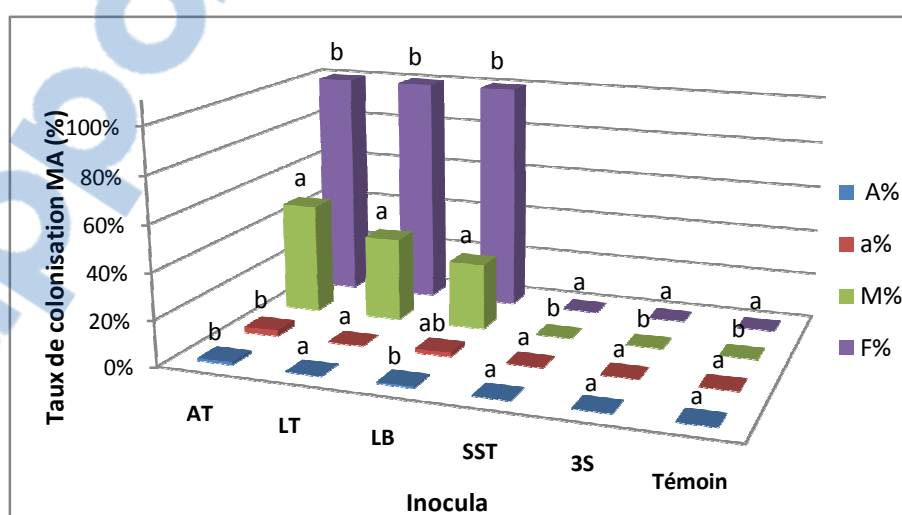


Figure 31: Racines de maïs colonisées par les CMA des sols AT, LT et LB. V : vésicules, H : hyphes, Ar : arbuscules. C : Coils.

D'après la figure 32, les racines de maïs présentent des taux de colonisation très élevés dans les trois sols (100%), mais avec un degré d'intensité modéré et une teneur arbusculaire faible. La fréquence de colonisation MA (F%) ne change pas d'un inoculum à l'autre. Cependant, l'intensité de colonisation MA (M%) présentent une différence significative ($p < 0,05$) entre AT et LB. Les racines de maïs poussant sur le sol (AT) présentent les valeurs de l'intensité de colonisation (M%) et de la teneur arbusculaire (a) les plus élevées, alors que celles poussant sur le sol (LB) présentent le paramètre M% le plus faible.

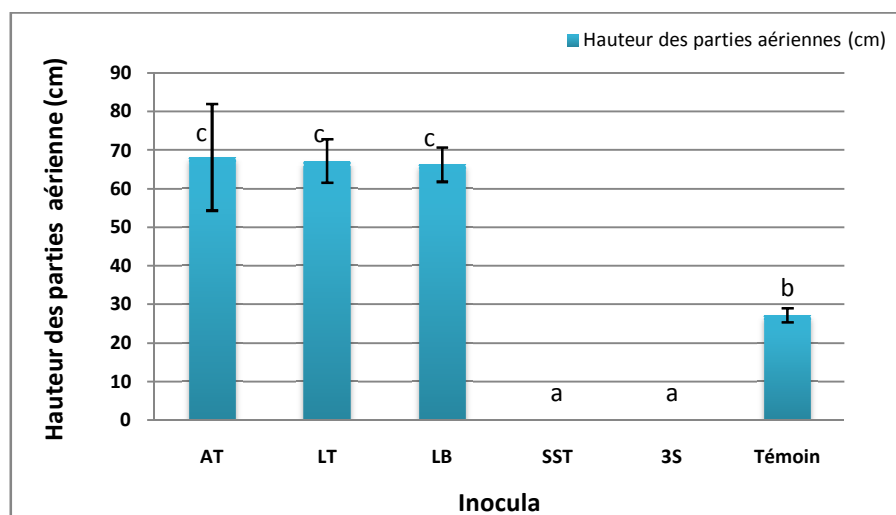


Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 32 : Comparaison des taux de colonisation MA du maïs inoculés avec les différents inocula.

AT : *Acacia saligna* à Terga ; LT : *Lotus creticus* à Terga ; LB : *L. creticus* à Ouled Boudjemaa ; 3S : *Arthrocnemum macrostachyum* à Ain Skhouna ; SST : *A. macrostachyum* à Terga. A% : Teneur arbusculaire racinaire ; a% : Teneur arbusculaire de la partie mycorhizée de la racine ; M% : Intensité de colonisation ; F% : Fréquence de colonisation.

Ces résultats montrent que les sols, prélevés des sites dunaires, renferment des propagules MA viables, infectieuses et efficaces stimulant une croissance significativement élevée du maïs. D'après la figure 33, les sols salins (3S et SST) inhibent la croissance des plantes contrairement à celle du maïs poussant sur les sols dunaires. Ce dernier présente une croissance importante comparée au témoin non inoculé ($p < 0,001$). Cependant, il n'y a pas de différence significative ($p \geq 0,05$) notée concernant la croissance en hauteur des plants inoculés avec les différents sols dunaires (AT, LT, LB) (Fig. 33).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 33 : Variations de la moyenne de la hauteur des plants de maïs inoculés avec les différents substrats.

AT : Rhizosphère d'*Acacia saligna* à Terga ; LT : Rhizosphère de *Lotus creticus* à Terga ; LB : Rhizosphère de *Lotus creticus* à Ouled Boudjemaa ; 3S : Rhizosphère d'*Arthrocnemum macrostachyum* à Ain Skhoua ; SST : Rhizosphère d'*Arthrocnemum macrostachyum* à Terga ; T : Témoin.

Les structures MA observées dans les racines de maïs reflète une diversité importante des CMA dans les différents sols d'étude. Plusieurs auteurs ont signalé l'occurrence et la diversité des CMA dans des sols sablonneux (Stahl, 1900 ; Read, 1989 ; Hatimi et Tahrouch, 2007). Hu *et al.*, (2010) ont rapporté que l'inoculum riche en CMA diversifiés est plus bénéfique écologiquement. L'amélioration de la croissance et l'observation des arbuscules signifient que les plantes de maïs ont établie une symbiose fonctionnelle vue que les arbuscules sont considérés comme le site d'échange des nutriments (Abbott, 1982 ; Gianinazzi-Pearson, 1996 ; Ramos *et al.*, 2011). Cette amélioration observée par plusieurs auteurs (Gerdemann, 1964 ; Sylvia *et al.*, 1993 ; Boomsma et Vyn, 2008 ; Zhu *et al.*, 2012 ; Estrada *et al.*, 2013) est liée à la nutrition minérale, notamment la nutrition phosphatée, azotée et hydrique qui sont améliorées (Allen, 1982 ; Davies *et al.*, 1996 ; Augé, 2001 ; Smith et Smith, 2012 ; Liu *et al.*, 2015 ; Habibzadeh, 2015).

1.3. Colonisation MA naturelle des racines

Dans le but d'étudier le statut MA dans les différents sites d'études et en association avec les différentes espèces végétales, nous avons estimé et comparé le degré de colonisation MA racinaire des plantes indiquées dans les différents sites (*Acacia saligna*, *Lotus creticus*, *Arthrocnemum macrostachyum*).

L'analyse microscopique des racines des espèces étudiées indique la présence de différentes structures MA à l'exception des arbuscules chez l'halophyte des sites salins *Arthrocnemum macrostachyum* (Fig. 34).

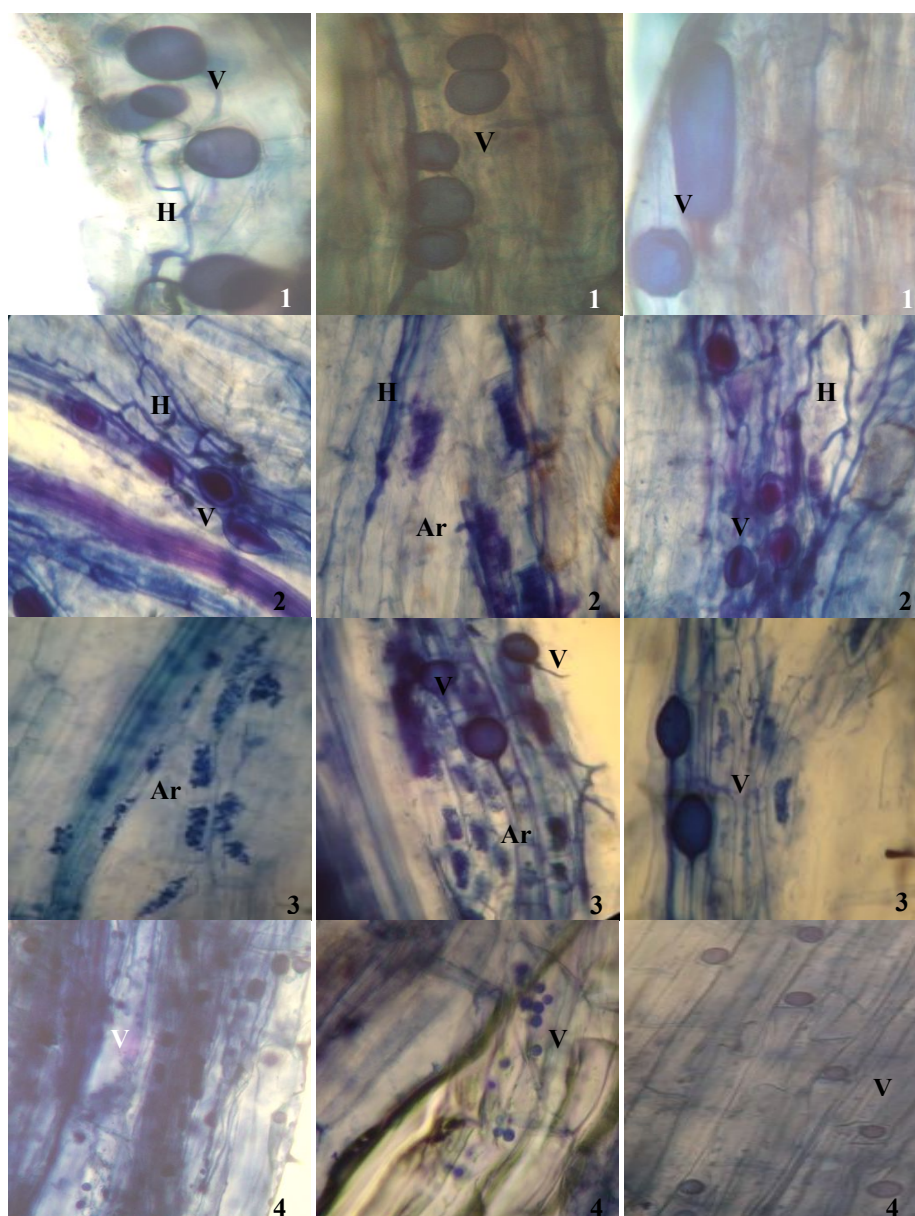


Figure 34 : Colonisation MA racinaire des espèces étudiées dans les différents sites d'étude.

Acacia saligna de Terga (1), *Lotus creticus* de Terga (2), *Lotus creticus* de Ouled Boudjema (3), *Arthrocnemum macrostachyum* des sols salins (4).

Une différence significative ($p < 0,05$) est notée entre le taux de colonisation racinaire des espèces végétales des sites dunaires et celui des sites salins (Tab. 5). La fréquence de colonisation racinaire (F%) est significativement faible chez ces derniers ($p < 0,005$), particulièrement chez l'halophyte *Arthrocnemum macrostachyum* ($p < 0,001$) du site salin de Terga (SST) comparé à celui de la même espèce provenant du site salin de Saida (3S) (Tab. 5), ceci est négativement ($p < 0,05$) corrélé avec la salinité élevée dans le cas de SST ($r = - 0,99$). Cette corrélation négative est ainsi significativement observée entre F% et la quantité de limon des sols de prélèvement ($r = - 0,89$).

Tableau 5: Paramètres d'estimation du degré de colonisation (F% : Fréquence de colonisation, M% : Intensité de colonisation) naturelle racinaire des espèces végétales dans les différents sites étudiés.

	AT	LT	LB	3S	SST
F%	88,88 ^b	89,70 ^b	92,31 ^b	78,30 ^b	25,71 ^a
M%	38 ^a	24,46 ^a	40,08 ^a	28,26 ^a	1,91 ^a

Les valeurs suivies de la même lettre sur la même ligne ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $P \leq 0,05$.

Arthrocnemum macrostachyum appartient à la famille des plantes non mycorhizées des *Chenopodiaceae* (Koch, 1853) alors que l'analyse microscopique des racines révèle que cette espèce est faiblement mycorhizée. En effet, Hirrel *et al.*, (1978) ont observé des structures mycorhiziennes dans les racines de plusieurs espèces de *Chenopodiaceae*. Cette observation est en accord avec les résultats de Caravaca *et al.*, (2005) en déterminant l'influence de huit halophytes, y compris *A. macrostachyum*, sur les propriétés microbiologiques et biochimiques et la stabilisation des sols des zones semi arides du sud-est d'Espagne. Robinson (1972) a rapporté que la présence de composés fongitoxiques dans les cellules corticales racinaires empêche les CMA de coloniser ces plantes. Cependant Tester *et al.*, (1987) ont suggéré que la barrière des plantes faiblement mycorhizées à la colonisation MA est située au niveau de l'interaction entre le champignon et la paroi cellulaire et (ou) de la lamelle moyenne de l'hôte.

L'absence des structures arbusculaires, considérées comme le site d'échange entre la plante et le CMA, chez *Arthrocnemum macrostachyum* des sites 3S et SST indique l'établissement d'une symbiose non fonctionnelle (Hirrel *et al.*, 1978 ; Malloch et Malloch, 1981). Planchette et Duponnois (2005) ont supposé la présence d'un troisième groupe de symbiose mycorhizienne sans arbuscules et ceci en étudiant la réponse de la croissance d'*Atriplex nummularia* à l'inoculation avec *Glomus intraradices*. Cependant, cette absence peut être due à la courte longévité des arbuscules ou leur formation pendant des périodes spécifiques (saison ou période de stress) (Brundrett et Kendrick, 1990a ; Yawney et Schultz, 1990 ; Mullen et Schmidt, 1993).

Le faible taux de colonisation MA des racines d'*Arthrocnemum macrostachyum* peut être également expliqué par l'effet néfaste de la salinité sur les plantes et leur symbiote MA (Hirrel, 1981 ; McMillen *et al.*, 1998 ; Jahromi *et al.*, 2008 ; Evelin *et al.*, 2009). Elle influe négativement sur la capacité de colonisation, la germination des spores et la croissance des hyphes du champignon (Hirrel et Gerdemann, 1980 ; Menconi *et al.*, 1995 ; Sheng *et al.*, 2008), probablement en raison de l'effet direct du NaCl sur les CMA (Juniper et Abbott, 2006). Tian *et al.*, (2004) ; Sheng *et al.*, (2008) ont rapporté que la salinité supprime ou réduit la formation de mycorhizes à arbuscules.

Dans les sablières de Terga et d'Ouled Boudjemaa, la nature mycotrophe de *Lotus creticus* et d'*Acacia saligna* pourrait expliquer les taux de colonisation (F%) élevés avec cependant des degrés d'intensité (M%) variables (Tab. 5). Ces paramètres de colonisation ne changent pas significativement entre les trois sites (AT, LT et LB). Karaarslan et Uyanöz (2011) ont rapporté que la croissance des plantes dans les régions arides et semi-arides est plus dépendante de la symbiose MA, ce qui explique la fréquence élevée de mycorhization observée.

Plusieurs auteurs ont observé l'association MA avec les plantes dunaires (Stahl, 1900 ; Asai, 1934 ; Jehne et Thompson, 1981 ; Read 1989 ; Hatimi et Tahrouch, 2007), indiquant que les plantes dominantes et pionnières étaient naturellement mycorhizées. Vu leur déficit en phosphore, les sols dunaires sont propices pour le développement des CMA et leur association avec les plantes (Ranwell, 1972 ; Koske et Halvorson, 1981). L'importance de ces champignons dans la croissance et la succession des plantes dans ces sols a été observée pour la première fois par Nicolson (1959) où les CMA contribuent indirectement à la fixation des dunes en formant des agrégats de grains de sable (Koske et Polson, 1984). Le principal mécanisme liant les grains de sable en agrégats est le rattachement du sable à un important réseau de mycélium fongique de CMA (Sutton et Sheppard, 1976).

Malgré la pauvreté des sols d'étude en phosphore, l'installation de la végétation reposerait probablement sur l'apport bénéfique des CMA. Ces derniers améliorent le statut nutritionnel des plantes particulièrement la nutrition phosphatée (Hatch, 1937 ; Mousain *et al.*, 1997 ; Landeweert *et al.*, 2001). Le transfert du phosphate a été rapporté par Jakobsen *et al.*, (1992) et Harrison et van Buuren (1995) ont identifié des transporteurs de phosphate (GVPT, GIPT et GmosPT) qui sont impliqués dans l'absorption du phosphate du sol par le champignon.

1.4. Dénombrement de spores MA dans chaque site

Le statut MA est ainsi étudié dans les différents sites en estimant la densité des spores dans 100 g de sol de chaque site. Les résultats obtenus montrent que cette densité est hautement significativement ($p \leq 0,001$) élevée dans les sols salins provenant de Saida (3S) et de Terga

(SST) qui dépasse 300 spores par 100 g de sol sec comparée aux sols dunaires avec 73s/100 gss à LB, 41s/100 gss à LT et seulement 37s/100gss à AT (Tab. 6).

Aliasgharzadeh *et al.*, (2001) ont rapporté que malgré une faible colonisation racinaire, les CMA peuvent produire des spores même en condition de salinité sévère. La richesse des sols salins en spores MA est signalée par plusieurs auteurs (Aliasgharzadeh *et al.*, 2001 ; Landwehr *et al.*, 2002). Evelin *et al.*, (2009) ont signalé un nombre de spores relativement élevé et qu'il ne diminue pas significativement avec la salinité du sol. Il serait dû selon Tressner et Hayes (1971) à la stimulation de la sporulation sous stress salin mais également à leur accumulation dans ces sols qui résulte de l'inhibition par le sel de la germination et la croissance des hyphes MA (McMillen *et al.*, 1998). La densité des spores MA enregistrée dans les sols salins de Ain Témouchent (SST) et de Saida (3S) est largement au dessus de celles obtenues par Carvalho *et al.*, (2001) dans un marécage salin au Portugal.

Dans le cas des trois sols dunaires, la diminution des spores est probablement liée à l'état dégradé de ces sols. En effet, les régions dégradées présentent souvent des densités réduites de propagules mycorhiziennes (Sieverding, 1991) liées selon Brundrett (1991) à la texture du sol. Selon ce dernier, les sols sableux sont peu favorables à la formation des endomycorhizes contrairement aux sols riches en colloïdes, c'est le cas des sols salins de Saida et de Terga. Ceci est confirmé par la corrélation positive ($p < 0,05$) avec la quantité de limon ($r = 0,96$) et négative avec la quantité de sable ($r = -0,99$).

La densité des spores est moins importante dans le cas d'*Acacia saligna* (AT) et de *Lotus creticus* (LT) de la région de Terga comparée à celle observée chez *Lotus creticus* d'Ouled Boudjemaa (LB). Ce résultat est corrélé positivement et significativement avec la colonisation racinaire MA de ces espèces ($p \leq 0,01$). Selon Cordoba *et al.*, (2001), le degré de complexité structurelle, la diversité de la végétation et le degré de stabilisation des dunes peuvent influencer l'abondance des spores MA. Ces dernières sont plus élevées dans les vieilles et stables dunes que dans les jeunes situées près de la mer et dans les dunes mobiles (Koske, 1975 ; Greipsson et El-Mayas, 2000).

Les taux de spores enregistrés dans les trois sols dunaires sont en général similaires si on les compare à ceux trouvés par Hatimi et Tahrouch (2007) dans le complexe dunaire de l'embouchure de l'Oued Souss au Maroc. En revanche, ils sont relativement faibles par rapport aux dunes côtières de Goa au sud-ouest de l'Inde (Jaiswal et Rodrigues, 2001) ou de Seyhan Delta en Turquie (Aytok *et al.*, 2013).

1.5. Diversité spécifique et répartition des espèces de Glomales dans les différents sites

En se basant sur la classification de Morton et Benny (1990), 45 morphotypes de Glomales sont notés dans tous les sols de Terga (AT, LT, SST), Ouled Boudjemaa (LB) et de Saida (3S) (Tab. 6). Ces morphotypes sont de 6 au site de SST, 9 au site de AT et 3S, 10 au site LT et 11 au site LB. La diversité des CMA est plus importante dans les sols dunaires que les sols salins.

En utilisant une technique de piégeage pour estimer le nombre de propagules viables d'un sol agricole dilué, An *et al.*, (1990) ont révélé 17 espèces de Glomales alors qu'une extraction effectuée directement avec le même sol non dilué avait permis de ne révéler que 10 espèces.

La répartition et la dominance des différents morphotypes observés dans les différents sites montrent que les morphotypes marron foncée et jaune sont communs dans tous les sites avec une abondance variable, tandis que les autres sont spécifiques. Dans les sites dunaires, la dominance des morphotypes marron foncé et rouge est noté. En plus de ces deux morphotypes, la dominance du morphotype jaune est observée également à LB. Dans la sablière de Terga, les sites AT et LT sont caractérisés par la présence du morphotype beige et l'absence du morphotype marron clair notée seulement dans cette sablière. Alors que les sites salins 3S et SST sont caractérisés par la dominance du morphotype jaune et l'absence des morphotypes noir et orange (à 3S) et rouge (à SST). Cette absence confirme que ces morphotypes présentent une très grande spécificité aux sols dunaires.

Ces observations indiquent que les morphotypes dominants de chaque site y constituent une composante majeure de la flore endomycorhizienne et que les sites et leurs conditions pédologiques sont favorables et propices au développement de ces morphotypes. D'un autre côté, les sites et leurs conditions pédologiques entravent également certains morphotypes. Ainsi la sablière de Terga est propice au développement du morphotype beige et entrave le morphotype marron clair. L'absence des morphotypes noir et rouge dans le site salin de Saida montre une différence entre la région de Saida et d'Ain Témouchent et l'absence de morphotype rouge seulement dans le site salin de Terga (SST) suggère que ce morphotype ne semble pas supporter la salinité élevée.

La dominance des morphotypes marron foncé et rouge dans les sols dunaires est signalée par plusieurs auteurs (Bergen et Koske, 1984 ; Beena *et al.*, 2000 ; Hatimi et Tahrouch, 2007). La dominance de morphotype jaune dans les sols salins est déjà observée par Karaarslan et Uyanöz (2011). Plusieurs auteurs ont signalé la dominance du genre *Glomus* dans les régions arides et semi-arides (Tarafdar et Kumar, 1996 ; Mathur *et al.*, 2007 ; Al-Raddad, 1993) mais également dans les sols salins (Allen et Cunningham, 1983 ; Ho, 1987; Wang *et al.*, 2004). Il a été rapporté que certaines espèces telles que *Glomus intraradices* se retrouve dans une large gamme de sol, tandis que d'autres telles que les espèces d'*Acaulospora* sont limitées dans les sols acidiques dans les régions tropicales.

Tableau 6 : Nombre, diversité et abondance relative des différents morphotypes observés dans les cinq sites d'étude.

AT: Rhizosphère d'*Acacia saligna* à Terga; **LT**: Rhizosphère de *Lotus creticus* à Terga; **LB**: Rhizosphère de *Lotus creticus* à Ouled Boudjema; **3S**: Rhizosphère d'*Arthrocnemum macrostachyum* à Ain Skhouna; **SST**: Rhizosphère d'*Arthrocnemum macrostachyum* à Terga.

	LB			LT			AT			3S			SST		
	Nombre de spores	Abondance relative de spores%	Codes des spores	Nombre de spores	Abondance relative de spores %	Codes des spores	Nombre de spores	Abondance relative de spores %	Codes des spores	Nombre de spores	Abondance relative de spores %	Code des spores	Nombre de spores	Abondance relative de spores %	Codes des spores
NOIR	5,61	7,69	(LB1)	3,94	9,62	(LT1)	3,44	9,30	(AT1)	0	0		20,55	6,85	(SST1)
ROUGE	12,36	16,93	(LB2)	10,25	25	(LT2)	6,88	18,60	AT2	27,9	9,30	(3S1, 3S2)	0	0	
MARRON FONCÉE	20,21	27,69	(LB3, LB4)	10,25	25	(LT3, LT4)	12,05	32,56	AT3, AT4	52,32	17,44	(3S3)	24,66	8,22	(SST2)
MARRON CLAIRE	13,48	18,46	(LB5, LB6, LB7, LB8)	0	0		0	0		83,73	27,91	(3S4, 3S5)	49,32	16,44	(SST3)
JAUNE	16,85	23,08	(LB9, LB10)	5,52	13,46	(LT5, LT6)	4,30	11,63	(AT5)	136,05	45,35	(3S6, 3S7, 3S8, 3S9)	168,48	56,16	(SST4, SST5)
BEIGE	0	0		7,09	17,30	(LT7)	4,30	11,63	(AT6)	0	0		0	0	
ORANGE	4,49	6,15	(LB11)	3,94	9,62	(LT8, LT9, LT10)	6,02	16,28	(AT7, AT8, AT9)	0	0		36,99	12,33	(SST6)
N Total	73 ^b			41 ^a			37 ^a			≥ 300 ^c			≥ 300 ^c		
Morphotype	11 ^a			10 ^b			9 ^c			9 ^c			6 ^d		

Les valeurs suivies de la même lettre sur la même ligne ne sont pas significativement différentes selon le test Tukey à $p \leq 0,05$.

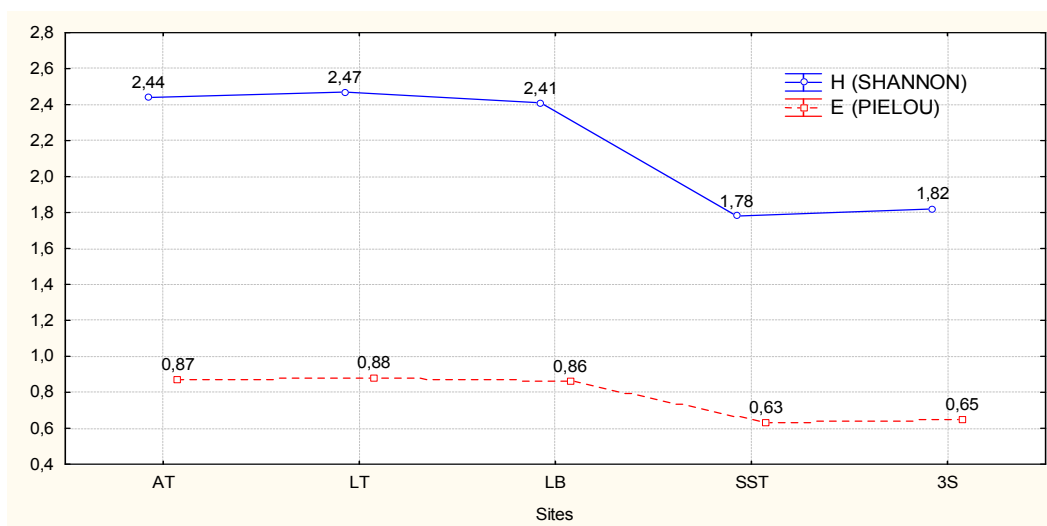
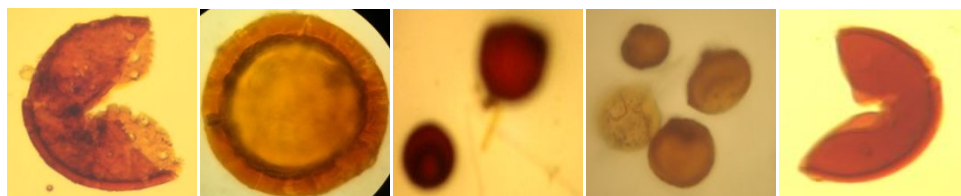


Figure 35 : Indices de diversité de Shannon et Weiner et d'équitabilité de Piélou des cinq sols sur la base du comptage des spores.

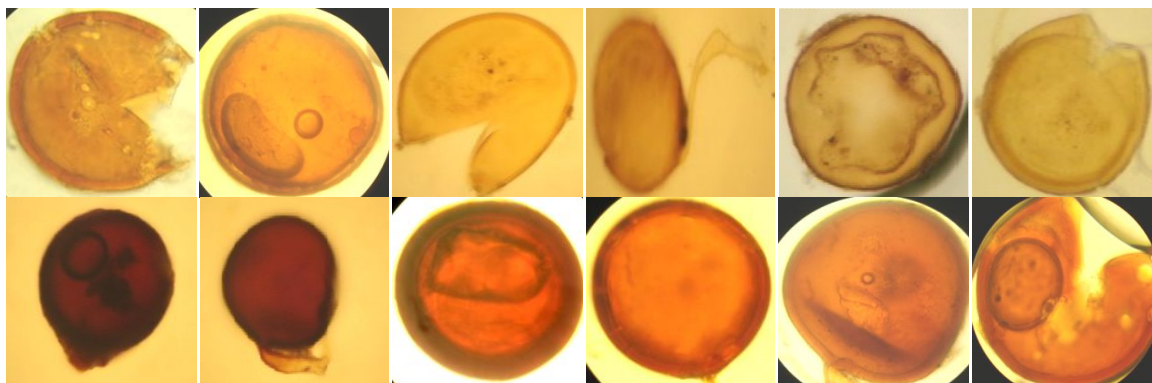
AT: Rhizosphère d'*Acacia saligna* à Terga; LT: Rhizosphère de *Lotus creticus* à Terga; LB: Rhizosphère de *Lotus creticus* à Ouled Boudjema; 3S: Rhizosphère d'*Arthrocnemum macrostachyum* à Ain Skhouna; SST: Rhizosphère d'*Arthrocnemum macrostachyum* à Terga.

Les valeurs de l'indice de diversité de Shannon et Weiner varient entre les sites salins et les sites dunaires. Elles sont élevées dans les sites dunaires et montrent que les conditions dans ces régions sont favorables à toutes les espèces et qu'elles leur offrent les mêmes chances de survie. Par contre, les valeurs faibles obtenues dans les sites salins sont un signe d'une spécialisation de la catégorie par rapport à une ou quelques espèces. Certaines espèces (morphotypes jaune) présentent donc de grands effectifs d'individus au détriment des autres (Fig. 35).

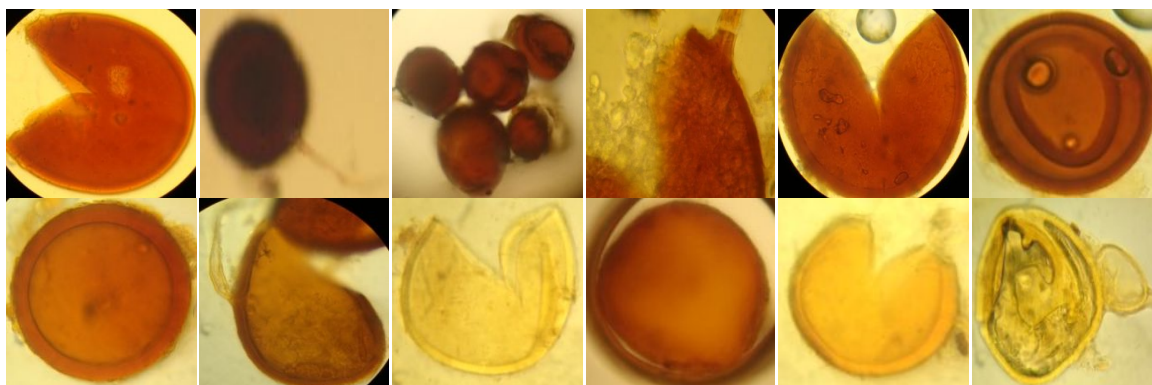
Les valeurs de l'équitabilité de Piélou sont supérieures à 0,6 dans les cinq sites. Elles sont proches de 1 dans les sites dunaires et témoignent d'une distribution équitable des espèces. Les valeurs obtenues pour les sites salins signifient qu'il y a dans le milieu plusieurs espèces rares et qu'il existe une disproportionnalité au niveau de la répartition des espèces. Cela traduit donc des formations végétales très sélectives (Fig. 35).



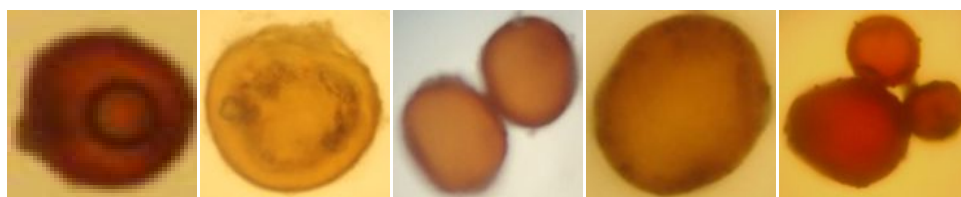
Acacia saligna de Terga.



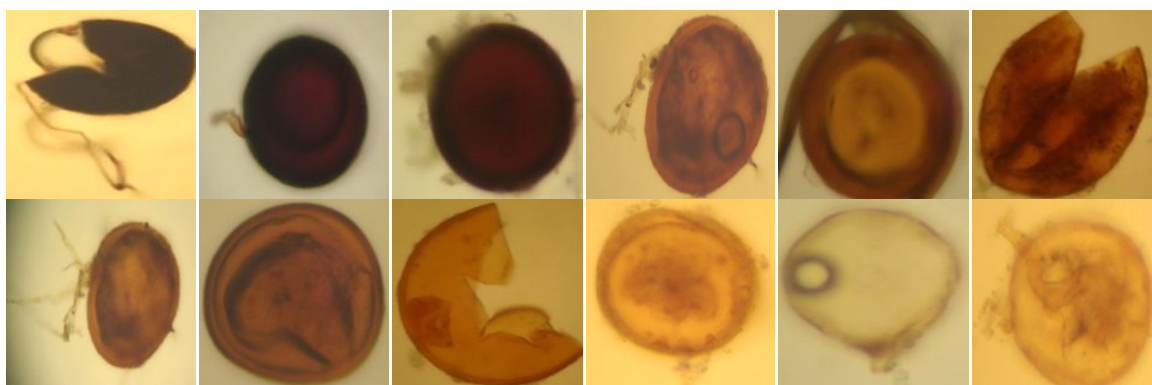
Lotus creticus de Terga.



Lotus creticus de Ouled Boudjema.



Arthrocnemum macrostachyum de sol salin de Terga.



Arthrocnemum macrostachyum de sol salin de Saida.

Figure 36: Différents morphotypes des spores isolées de la rhizosphère des plantes d'intérêt.

1.6. Relation du statut MA à la région, le site, le sol et l'espèce végétale

Les résultats obtenus sont sujets à une analyse de variance à plusieurs facteurs (la région, le site, le sol et l'espèce végétale) afin de ressortir l'effet de ces facteurs sur le statut MA. Les résultats de cette analyse sont consignés dans le tableau 7 et représenté graphiquement dans la figure 37. Ces derniers confirment les résultats obtenus précédemment et montrent que la fréquence de colonisation MA (F%) présente des différences hautement significative suivant la région, le site de prélèvement, la nature de sol et significative suivant l'espèce végétale. Cependant, l'intensité de colonisation MA (M%) diffère entre les sols salins et les sols dunaires et entre les régions de Terga, Ouled Boudjemaa et Saida. Le nombre de spores et de morphotypes varie énormément entre les régions, la nature de sols, les espèces végétales et les différents sites. Ceci est en accord avec plusieurs auteurs (Brundrett, 1991 ; Requena *et al.*, 1996 ; Mohammad *et al.*, 2003 ; Bouazza Marouf *et al.*, 2015).

Tableau 7 : Effet des facteurs simples sur le taux de colonisation, la densité et la diversité des spores.

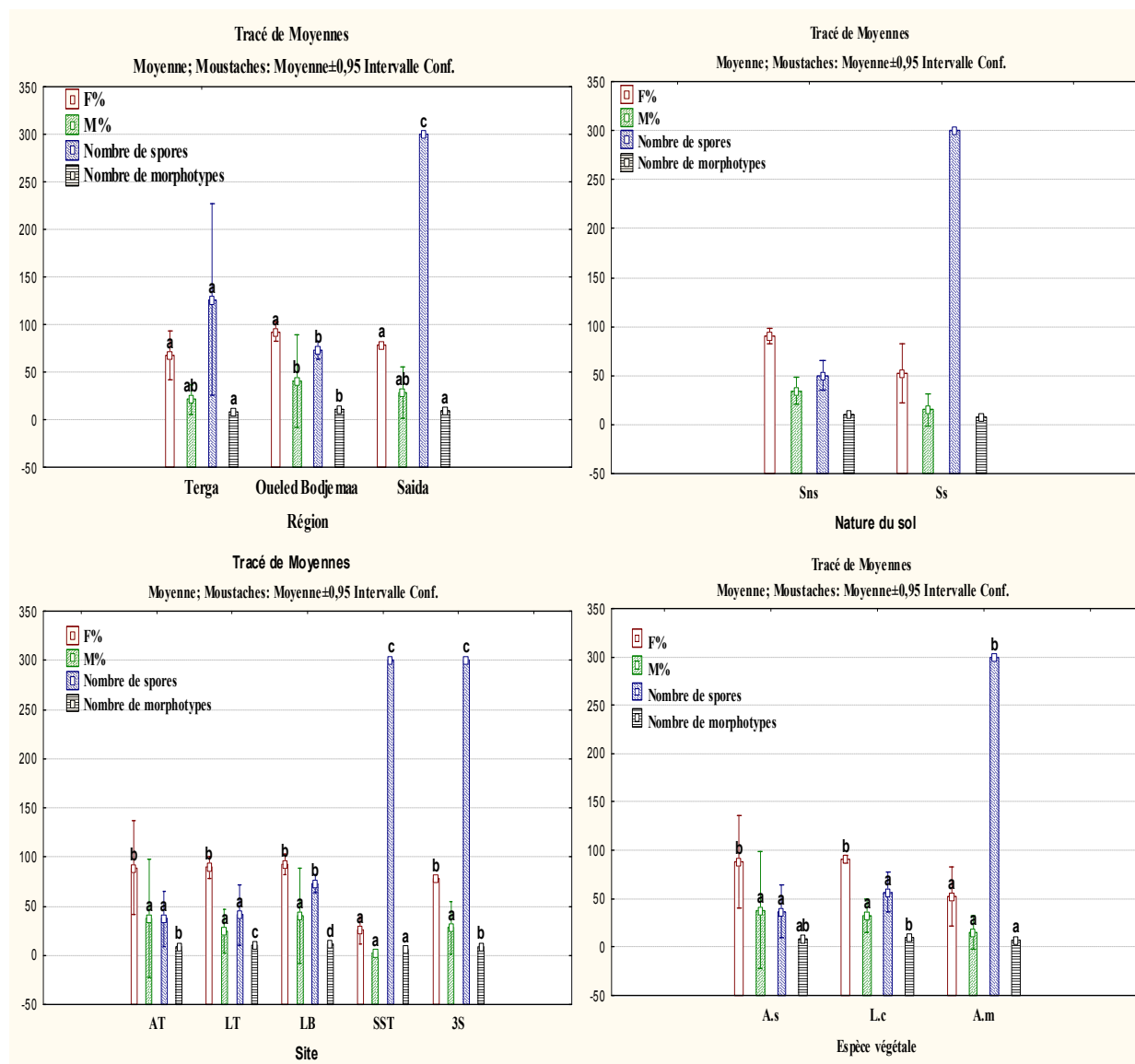
	Région	Type de sol	Espèce végétale	Site
F%	**	**	*	**
M%	*	*	Ns	Ns
Spore	**	**	**	**
Morphotype	**	**	**	**

** : Différence très significative $p < 0,005$. * : Différence significative $p < 0,05$. Ns : Différence non significative.

Région (Terga, Ouled Boudjemaa, Saida) – **Type de sol** (salin et non salin) – **Espèce végétale** (*A. saligna*, *L. creticus*, *A. macrostachyum*) – **Site** (AT, LT, LB, SST, 3S).

Li *et al.*, (2007) ont montré que la colonisation MA et la densité des spores varient énormément entre les espèces végétales et les différents types de substrat. Les facteurs édaphique et anthropique, la composition floristique et microbiologique sont très important pour la colonisation, la croissance et la distribution des CMA (Johnson *et al.*, 1991 ; Xavier et Germida, 1999 ; Dahlberg, 2002 ; Jones *et al.*, 2003 ; Treseder, 2004). La densité de spores varient considérablement entre les espèces végétales (Requena *et al.*, 1996 ; Bouazza Marouf *et al.*, 2015) et entre les écosystèmes (Brundrett, 1991 ; Mohammad *et al.*, 2003). Les valeurs varient de quelques dizaines à 10000 spores par 100 g de sol (Frioni *et al.*, 1999 ; Abbas *et al.*, 2006 ; Camprubí *et al.*, 2010). Gaur et Kaushik (2011) ont rapporté que l'abondance de spores est plus élevée dans les sols sableux-limoneux suivie par les sols argileux puis limoneux. La nature du

sol sableux se révèle supporter des populations élevées de Glomales sous plusieurs climats et latitudes (Abe *et al.*, 1994). Nos résultats rejoignent cette observation car une corrélation positive est notée entre le nombre de morphotype et la quantité du sable ($r= 0,68$). Gavin (2005) a rapporté que la structure et la productivité des plantes hôtes influent sur la diversité des CMA. A ce propos, Burrows et Pflieger (2002) ont trouvé que la communauté la plus riche en plantes est plus riche en CMA.



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 37 : Variation des moyennes de la fréquence de colonisation, de l'intensité de colonisation, du nombre de spores et du nombre de morphotypes entre les différentes régions, sites, espèces végétales et entre les deux types de sols.

F% : Fréquence de colonisation ; **M%** : Intensité de colonisation ; **Sns** : Sols non salins ; **Ss** : Sols salins ; **AT** : *Acacia saligna* à Terga ; **LT** : *Lotus creticus* à Terga ; **LB** : *L. creticus* à Ouled Boudjemaas ; **3S** : *Arthrocnemum macrostachyum* à Ain Skhouana ; **SST** : *A. macrostachyum* à Terga **A.s** : *Acacia saligna* ; **L.c** : *Lotus creticus* ; **A.m** : *A. macrostachyum*.

1.7. Relation entre la colonisation MA, le nombre de spores, le nombre de morphotype et les caractéristiques du sol

L'analyse en composante principale (ACP) a permis de représenter graphiquement la variabilité des facteurs MA et les caractéristiques des sols étudiés. Les deux axes décrivent 95,19% de la variation totale. Le premier axe exprime le plus important pourcentage de la variation (67,46%). Il est positivement corrélé au taux de colonisation, le nombre de morphotype, le sable, le pH et le phosphore assimilable. Il est négativement corrélé au nombre de spore, l'argile, le limon, la matière organique, la CE et l'azote total. Le deuxième axe représente 27,73% de l'information, il est corrélé positivement à la fréquence de colonisation (F%), l'argile, le sable, le pH et le phosphore assimilable et négativement à l'intensité de colonisation (M%), le nombre de morphotype, le nombre de spores, le limon, la matière organique, la CE et l'azote total (Fig. 38).

Quatre groupes de variables sont observés : le premier rassemble le nombre de spore, le limon, la matière organique, la conductivité électrique et l'azote total, indiquant une corrélation positive entre le nombre de spores et ces variables avec respectivement ($r = 0,96$, $r = 0,98$, $r = 0,83$, $r = 0,47$). Ce groupe est positivement corrélé au deuxième groupe représenté par l'argile, mais négativement corrélé au troisième (la fréquence de colonisation, le sable, le phosphore assimilable et le pH) et quatrième groupe (nombre de morphotype et intensité de colonisation).

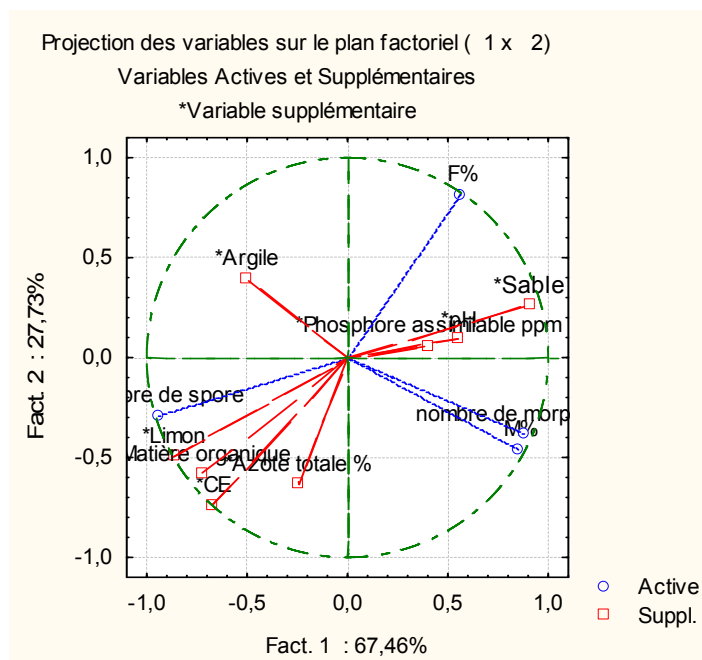


Figure 38 : Représentation graphique de la corrélation entre les différents paramètres MA et les caractéristiques du sol.

Le nombre de spore est corrélé négativement avec le taux de colonisation et la diversité des CMA. Par contre, ces deux derniers sont positivement liés. Cette corrélation négative est observée également par Bouazza Marouf *et al.*, (2015) en étudiant le statut MA de cinq plantes (*Acacia saligna*, *Lotus creticus*, *Retama monosperma*, *Pistacia lentiscus* et *Juniperus oxycedrus*) présentes dans le sol dunaire de Terga. Ces auteurs ont suggéré que les perturbations ont un impact élevé sur la production des spores que la colonisation racinaire des plantes hôtes. Par ailleurs, les résultats obtenus suggèrent que la salinité inhibe la colonisation MA racinaire, provoquant ainsi une accumulation des spores. Plusieurs études ont rapporté qu'il n'existe pas une corrélation entre ces deux variables (Mukerji et Kapoor, 1986 ; Clapp *et al.*, 1995 ; Merryweather et Fitter, 1998) et en conditions contrôlées, cette corrélation est souvent positive (Jensen et Jakobsen, 1980). Elle peut être attribuée également au fait que parfois les spores semblent saines mais non viables ou en état de dormance (Jasper *et al.*, 1991) et que la sporulation de certains membres de Glomeromycota est assez discontinu (Schüßler *et al.*, 2001). En plus, les spores ne sont pas les seules structures infectieuses des CMA mais également les racines mycorhizées et les hyphes extra-racinaires dans le sol (Klironomos et Hart, 2002).

Les caractéristiques physico-chimiques du sol ont un effet sur les CMA. Le sable, le phosphore assimilable et le pH influent négativement sur le nombre de spores alors qu'ils sont corrélés positivement avec le taux de colonisation MA et la diversité des CMA. Inversement, le limon, la matière organique, la conductivité électrique et l'azote total semblent lié au nombre de spores mais ils influent négativement sur le taux de colonisation MA et la diversité des CMA. En outre, l'argile qui est positivement corrélé au nombre de spores et à la fréquence de colonisation influe négativement sur l'intensité de colonisation et la diversité des CMA.

Plusieurs auteurs ont rapporté une corrélation positive de F% au sable (Sylvia et Williams, 1992) et au pH (Priyadharsini *et al.*, 2012), alors que d'autres études ont signalé une corrélation négative entre le nombre de spores et le sable (Koske *et al.*, 2004 ; Beena *et al.*, 2000a), le pH (Priyadharsini *et al.*, 2012) et le phosphore assimilable (Das et Kayang, 2010b). En effet, les sols sableux sont généralement plus poreux, plus chauds, plus secs et moins fertiles ; des conditions qui ont un effet direct et indirect sur les CMA (Sylvia et Williams, 1992). La bonne aération est une condition préalable pour le développement optimal des CMA (Saif, 1981), la température de 30 à 35 °C favorisent la germination des spores, la colonisation MA racinaire et la formation des arbuscules (Schenck et Schroder, 1974 ; Tommerup, 1983 ; Bowen, 1987 ; Costa *et al.*, 2013).

Le pH du sol a une grande importance pour la croissance des plantes, car il influe sur la disponibilité et la mobilisation des nutriments. Il influe également sur la germination des spores MA, le développement des hyphes, le taux de colonisation MA, la formation des structures intra-

racinaires et la densité de spores MA (Goransson *et al.*, 2008 ; Maia *et al.*, 2010 ; Panwar *et al.*, 2011 ; Varga et Kytöviita, 2010). Les espèces de CMA se développent à différentes gamme de pH et l'optimum pour la majorité des espèces se situe entre 6 à 7 (Moreira et Siqueira, 2006 ; Postma *et al.*, 2007). Le pH du sol des différents sites d'étude est supérieur à 7, indiquant que la population de CMA détectée dans les différents sols préfère des sols alcalins, reflétant ainsi le rôle de ce paramètre dans la distribution de CMA. Panwar *et al.*, (2011) ont rapporté une corrélation négative entre la densité de spores et le pH. Johnson et Wedin, (1997) ; Lingfei *et al.*, (2005) ; Priyadharsini *et al.*, (2012) ont rapporté une corrélation positive entre le taux de colonisation et le pH.

Il est admis que le phosphore assimilable affecte négativement le statut mycorhizien (Hafeel, 1991 ; Ananthkrishnan *et al.*, 2004 ; Lingfei *et al.*, 2005 ; Khanam *et al.*, 2006 ; Valsalakumar *et al.*, 2007, Das et Kayang, 2010b). En condition de déficit en phosphore la dépendance des plantes sur la symbiose MA est augmentée et inversement. Dans ce cas, Xiao Lin *et al.*, (1997) ont rapporté que plus de 80% du phosphore consommé par la plante est absorbé par les hyphes extra-racinaire des CMA, par l'exploration du sol hors de la zone d'épuisement de P autour de la racine (Hayman, 1982b). Similairement, cet effet négatif est induit également par l'azote total, qui présente une corrélation négative au taux de colonisation MA.

Hafeel (1991) a montré une corrélation positive entre la population des spores MA et la matière organique. En effet, la matière organique augmente la capacité de rétention de l'eau dans le sol (Brady et Weil, 1996) ce qui augmente l'humidité du sol condition favorable pour la population de CMA. Par ailleurs, Siqueira et Saggin Júnior (1995) ont rapporté que la baisse de la matière organique limite le développement des plantes, augmentant par conséquent leur dépendance à la symbiose MA. Beyer *et al.*, (1999) ont suggéré que l'augmentation de l'activité microbiologique après l'ajout de la matière organique augmente la concentration des nutriments dans le sol, ce qui affecte négativement la population de spores (Dhillon et Zack., 1993).

La CE élevée affecte non seulement les plantes mais aussi les CMA. Elle inhibe la capacité de colonisation, la germination des spores et la croissance des hyphes (Hirrel, 1981 ; Estaun, 1989 ; McMillen *et al.*, 1998 ; Jahromi *et al.*, 2008). La corrélation positive observée entre la densité de spores et la CE est probablement due au fait que les spores sont accumulées dans le sol à cause de la stimulation de la sporulation sous stress salin ou de l'inhibition de leur germination par la CE élevée. L'effet du limon est similaire à celui de la CE et présente une corrélation positive avec cette variable.

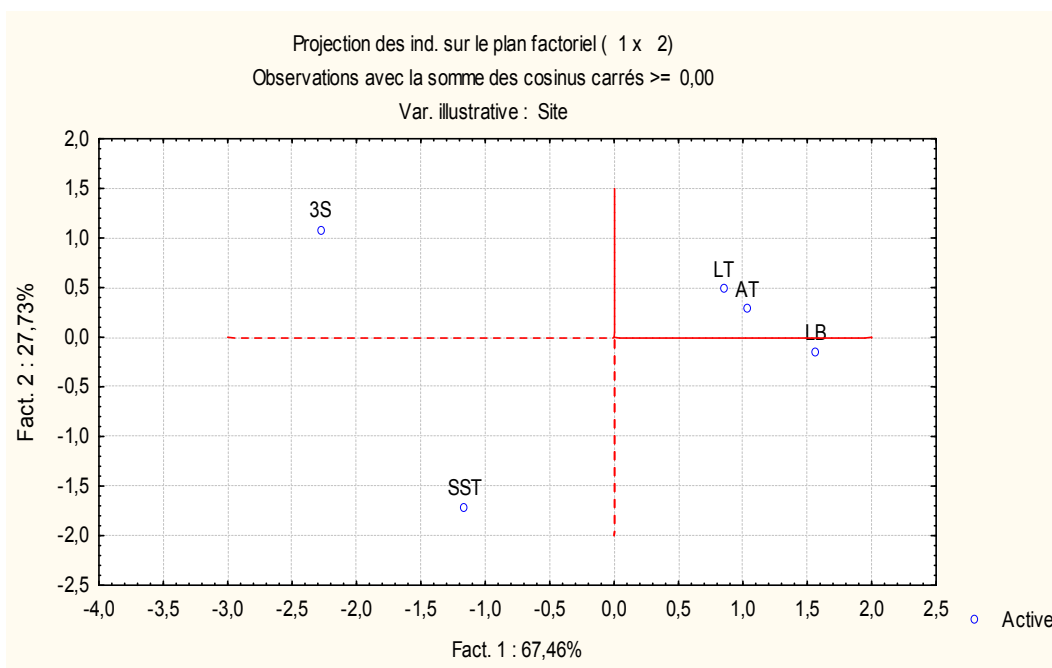


Figure 39: Représentation graphique des individus par l’analyse en composante principale (ACP). Sites dunaires (AT, LT et LB), sites salins (3S et SST).

La figure 39 récapitule statistiquement et graphiquement les résultats obtenus précédemment. Il en ressort que le premier axe oppose les individus des sites dunaires (AT, LT et LB) de ceux des sites salins (3S et SST) qui présentent un statut mycorhizien contrasté. Les individus des sites salins sont corrélés positivement avec le nombre de spore, l’argile, le limon, la matière organique, la CE et l’azote total, tandis que les individus des sites dunaires sont corrélés positivement avec le taux de colonisation, le nombre de morphotype, le sable, le pH et le phosphore assimilable. Les individus des sols salins présentent des densités de spores élevées mais un taux de colonisation et une diversité faibles contrairement aux individus des sols dunaires.

Le deuxième axe a permis de discriminer entre l’individu LB (du sol d’Ouled Boudjemaa) et les individus LT, AT (du sol de Terga). Ces deux derniers sont en faveur avec la fréquence de colonisation alors que l’autre est en faveur avec l’intensité de colonisation et la diversité des CMA. Cet axe a montré également la différence entre les individus SST et 3S des sols salins.

1.8. Conclusion partielle

L'étude menée dans les différents sols salins et dunaires nous a permis de comprendre le comportement, la répartition et la diversité des CMA dans ces sols et en association avec les trois espèces végétales (*Acacia saligna*, *Lotus creticus* et *Arthrocnemum macrostachyum*). A l'issue de cette étude nous avons constaté que la région, les caractéristiques physico-chimiques du sol, l'espèce végétale et le site influent sur la colonisation MA, l'intensité des spores, la diversité et la répartition des CMA. En effet nous avons observé que le nombre de spore est corrélé négativement au taux de colonisation et à la diversité des CMA. Les facteurs qui sont positivement liés à la densité des spores sont négativement liés au taux de colonisation et à la diversité des CMA. Parmi les paramètres qui influent significativement sur le statut mycorhizen, nous avons noté les caractéristiques physiques (le limon, le sable) et chimiques du sol (la CE, la matière organique).

L'analyse du statut MA a montré l'omniprésence des CMA dans les régions dunaires et salines, malgré les conditions stressantes de ces deux écosystèmes, témoignant d'une activité microbiologique non négligeable. Cette analyse a décelé une différence significative entre les sites salins et les sites dunaires. Ces derniers abritent un nombre réduit de propagules MA, mais les racines de leurs plantes sont fortement mycorhizées, contrairement aux sols salins, suggérant aussi que la salinité affecte négativement la germination des spores et la colonisation racinaire des plantes hôtes, provoquant l'accumulation des spores dans le sol.

Sur la base des caractères morphologiques, une diversité de Glomales associées aux différentes espèces végétales dans deux écosystèmes différents est mise en évidence. Cette diversité semble variée significativement entre la région, le site, le sol et l'espèce végétale. De même, La dominance des morphotypes jaune et marron respectivement dans les sols salins et dunaires suggère que les conditions édaphiques et pédologiques affectent la distribution des CMA. Cependant, en absence d'une analyse moléculaire, ces résultats restent incomplets.

Ce travail a permis aussi la constitution d'une collection de 45 morphotypes de CMA natifs des régions perturbées pour leur utilisation ultérieure dans divers recherche par la production d'inoculum et la valorisation de ces isolats.

2. Préparation de l'inoculum MA

2.1. La culture monosporale

Des morphotypes de Glomales au nombre de 45 sont détectés dans les différents sites d'étude (6 au site SST, 9 au site AT et 3S, 10 au site LT et 11 au site LB (cf. 1.5). Afin de tester leur performance vis-à-vis de la salinité et la sécheresse, ces différents morphotypes sont d'abord cultivés en culture monosporale en association avec le maïs. Les figures 40, 41 et le tableau 8 font apparaître les résultats du taux de colonisation MA et de la sporulation des différents morphotypes. De ces résultats il ressort que :

Différentes structures MA sont observées, y compris les hyphes, les vésicules et pour certains morphotypes les arbuscules ou les cellules auxiliaires (Fig. 40) dans toutes les racines du maïs inoculées avec les différentes spores à l'exception de celles inoculées avec les morphotypes du site SST (SST2, SST3 et SST4).

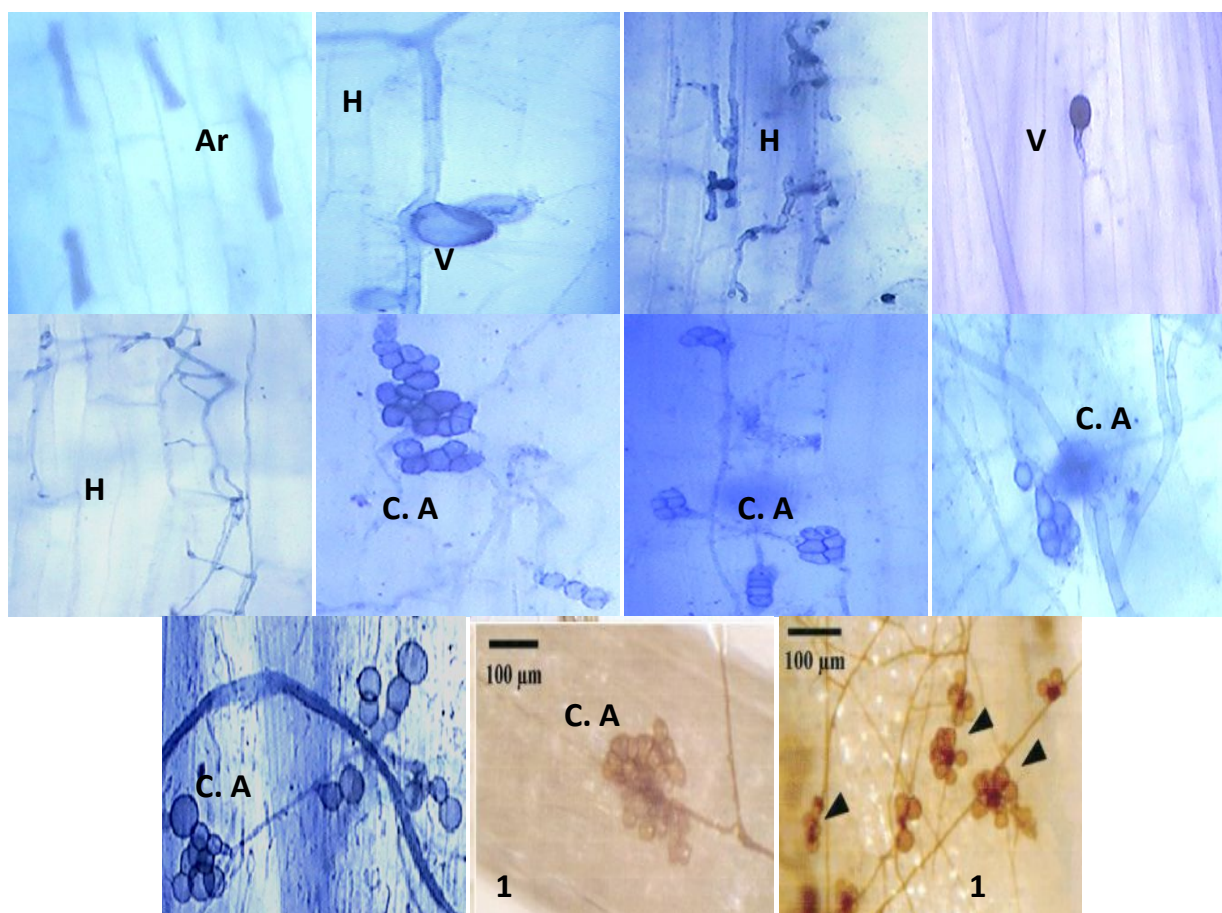


Figure 40 : Racines de maïs colonisées par les différents morphotypes.

Ar : Arbuscules. **V** : Vésicules ; **H** : Hyphe. **1** : Cellules auxiliaires observées par de Souza et Declerck, 2003. **C.A** : Cellules auxiliaires.

Les paramètres d'estimation du degré de colonisation des racines varient fortement entre les différents morphotypes. La fréquence de colonisation MA (F%) est supérieure à 50% pour tous les morphotypes à l'exception de quelques uns tels que LT10, 3S8, 3S2, 3S4, 3S5, 3S3, SST1, SST6 et SST5. Cependant les degrés d'intensité de colonisation MA (M%) restent très faible et ne dépassent pas 50%. Les valeurs de la fréquence de colonisation (F%) les plus élevées sont observées chez les racines de maïs colonisées avec les morphotypes suivant : AT1, AT2, AT8, AT4, AT6, LB11, LB8, 3S6 avec des valeurs respectivement de 97,18%, 84%, 90%, 89,61%, 81,13%, 81%, 91%, 91,31%. L'intensité de la colonisation (M%) varie entre les différents morphotypes de 0,15% pour 3S5 à 50% pour 3S6. Les morphotypes 3S6 et LT7 présentent les valeurs de l'intensité de l'infection M% les plus élevées avec respectivement 50% et 38,61%. Ces résultats laissent suggérer que la souche 3S6 est la plus infective (Fig. 41).

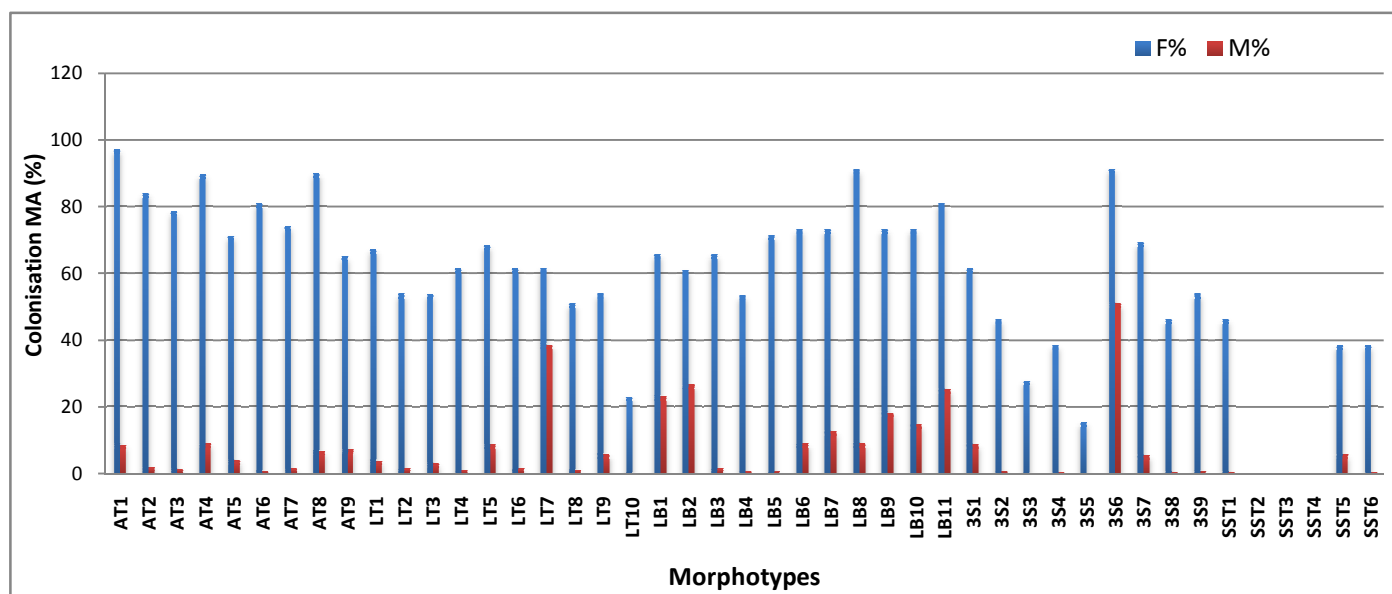


Figure 41 : Taux de colonisation MA racinaire du maïs inoculés avec les différents morphotypes. **F%** : Fréquence de colonisation MA ; **M%** : Intensité de colonisation MA.

Après deux mois de culture, la formation de nouvelles spores est vérifiée. Un nombre très réduit de spores MA est observée seulement dans la rhizosphère de 10 morphotypes (Tab. 8). Les plants inoculés avec ces morphotypes ne présentent pas un taux de colonisation MA élevé, ce qui laisse suggérer que la sporulation n'est pas corrélée avec le pouvoir infectieux des morphotypes. En effet, l'analyse statistique n'a montrée aucune corrélation entre les différents paramètres (F%, M%, sporulation).

Tableau 8 : Spores formées par les différents morphotypes après une association de deux mois avec les plants de maïs.

Les morphotypes	AT7	AT9	LT3	LT7	LT10	LB10	LB9	LB8	3S8	3S2
Nombre de spores/100g de sol	2	1	10	1	3	1	3	1	1	2

Le taux de colonisation et la sporulation des différents morphotypes ont été soumis à une analyse de variance (ANOVA) à plusieurs facteurs (la région, le site, les sols et l'espèce végétale d'isolement de ces morphotypes). Les résultats de cette analyse sont présentés dans le tableau 9. Il en ressort que la fréquence de colonisation MA (F%) présente une différence significative ($P < 0,001$) suivant les sites d'isolement (AT, LT, LB, 3S et SST), le sol d'isolement (dunaire et salin) et suivant l'espèce végétale (*A. saligna*, *L. creticus*, *A. macrostachyum*). Cependant, l'intensité de colonisation (M%) et la sporulation des différents morphotypes ne présentent aucune différence suivant ces différents facteurs. Ceci laisse suggérer que la différence observée au niveau de la fréquence de colonisation (F%) entre les différents morphotypes est liée aux sites, sols et plantes d'isolement alors que la différence de l'intensité de colonisation (M%) et de la sporulation dépend des morphotypes eux-mêmes.

Tableau 9 : Effet des facteurs simples sur la fréquence (F%) et l'intensité (M%) de colonisation MA et la sporulation de différents morphotypes.

	Région d'isolement	Site d'isolement	Sols d'isolement	Espèces végétales
F%	Ns	**	**	**
M%	Ns	Ns	Ns	Ns
Nombre de spores	Ns	Ns	Ns	Ns

** : Différence hautement significative $p < 0,001$. Ns : Différence non significative.

La figure 42 montre que les plants de maïs inoculés avec les morphotypes isolés des sols dunaires (Terga et Ouled Boudjema) présentent les plus hautes valeurs moyennes de F% ($p < 0,05$), spécifiquement ceux inoculés avec les morphotypes isolés du site AT de la rhizosphère d'*A. saligna*. Alors que la différence dans les valeurs moyennes de l'intensité de colonisation M% n'est pas significative, mais elles sont légèrement élevées chez les plants inoculés avec les morphotypes isolés des sols dunaires de la rhizosphère de *L. creticus*, spécifiquement dans le site d'Ouled Boudjema. De plus, la sporulation ne présente pas de différence suivant les facteurs édaphiques ou écologiques.

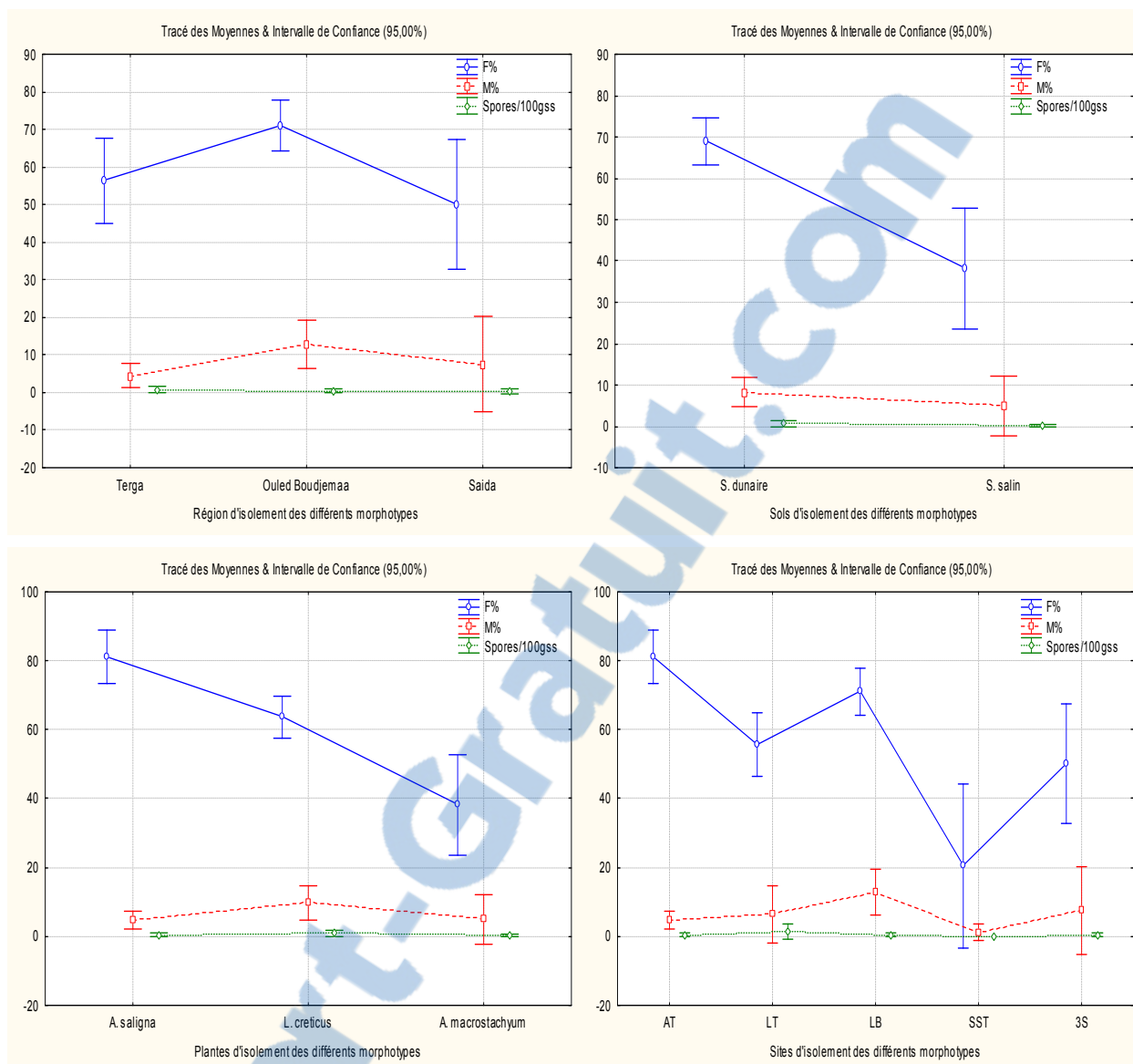


Figure 42 : Variation des moyennes de la fréquence de colonisation, de l'intensité de colonisation, du nombre de spores entre les différentes régions, sites, espèces végétales et entre les deux types de sols.

F% : Fréquence de colonisation ; **M%** : Intensité de colonisation ; **S** : Sols ; **gss** : gramme de sol sec ; **AT** : *Acacia saligna* à Terga ; **LT** : *Lotus creticus* à Terga ; **LB** : *L. creticus* à Ouled Boudjemaa ; **3S** : *Arthrocnemum macrostachyum* à Ain Skhouna ; **SST** : *A. macrostachyum* à Terga **A.s** : *Acacia saligna* ; **L.c** : *Lotus creticus* ; **A.m** : *A. macrostachyum*.

Les variations du taux de colonisation MA et de la sporulation observées entre les différents morphotypes peuvent être expliquées par la croissance des hyphes et la colonisation MA des racines qui diffèrent d'une espèce ou d'un isolat MA à l'autre (Allen *et al.*, 1995 ; Smith *et al.*, 2003 ; Munkvold *et al.*, 2004). Selon Brundrett et Juniper (1995) le taux de germination diffère entre les espèces MA, cette différence de colonisation est due en grande partie à la différence de la germination des spores qui varie d'une espèce à l'autre. Elle est effectuée après 44 à 60 jours pour *Scutellospora calospora*, alors qu'elle prend 3 à 25 jours pour *S. reticulata* (de Souza et Declerck, 2003 ; Kandula *et al.*, 2006). De même, Turrini *et al.*, (2008) ont rapporté que les spores de *Scutellospora fulgida* et *S. persica* germent et la colonisation des hyphes dans les racines est observée après deux semaines. C'est le cas également des spores d'*Acaulospora*

rehmii qui germent après 15 jours (Dalpe et Declerck, 2002). Koske (1981a) a rapporté que les spores de *Gigaspora gigantea* récoltées des dunes sont capables de germer après un jour et celles de *G. marguerita* après trois jours (Sward, 1981c ; Siqueira *et al.*, 1982).

Les résultats obtenus montrent que certaines spores présentent un échec de germination ou de colonisation. Ces spores semblent saines mais ne sont pas probablement infectieuses ou viables, sont erratiques ou en état de dormance (Tommerup, 1984 ; An *et al.*, 1990). Les spores de nombreuses espèces semblent exiger une période de dormance avant qu'elles soient infectieuses telles que *Glomus intraradices*, *G. clarum*, *G. caledonium*, *G. monosporum* (Hepper, 1979 ; Tommerup, 1983a ; Douds et schenk, 1991 ; Juge *et al.*, 2002), des espèces d'*Acaulospora* (Gazey, 1993) et *Gigaspora margarita* (Sward, 1981a) etc. Similairement, d'autres espèces telles que *Glomus coronatum* montrent une germination erratique (Giovannetti *et al.*, 1991). Tommerup (1983a) a défini la dormance des spores par l'échec de la germination lors de l'exposition aux conditions physiques et chimiques appropriées à la germination des spores apparemment identiques.

Les résultats obtenus ont montré également que les facteurs édaphiques de l'environnement d'isolement des spores MA jouent un rôle important dans la germination des spores et dans la croissance présymbiotique des hyphes. En effet, il a été rapporté que la germination de différentes spores est affectée par les exsudats phytochimiques (Tsai et Phillips, 1991 ; Chabot *et al.*, 1992 ; David-Schwartz *et al.*, 2001). Il en est de même pour le pH qui joue un rôle important dans la germination des spores. Les résultats obtenus par Hepper (1984) ont montré que la germination des spores d'*Acaulospora laevis* est fortement régulée par le pH du sol. Douds (1997) a observé que le meilleur taux de germination est noté dans un milieu à pH 7.3-7.68, après une période de 14 à 20 jours. Dans le cas des spores de *Gigaspora corraloidea* et *G. heterogama* isolées des sols acides, elles germent à un pH de 4 à 6 (Green *et al.*, 1976) alors que Mosse (1988) a signalé l'inhibition de *Glomus intraradices* dans un milieu à pH bas. Costa *et al.*, (2013) ont observé que la meilleure germination des spores de *Gigaspora decipiens* et *Glomus clarum* est notée à une température de 22°C à 28°C et à un pH de 6,5 pour *G. decipiens* et de 4 pour *G. clarum*. Le faible taux de colonisation MA observé pourrait être du au fait que la culture monosporale est arrosée avec de l'eau distillée ou la solution nutritive à pH 7 alors que le pH des sols d'isolement des différentes spores est légèrement basique (8,12 à 9,07).

La température est un autre facteur qui influe sur la germination des spores, le développement des CMA et la colonisation racinaire MA (Maia *et al.*, 2010 ; Wu et Zou, 2010 ; Barrett *et al.*, 2011). Tommerup (1983) a considéré 20 °C une température idéale pour la germination des spores d'*A. laevis* et entre 15 et 25°C pour la croissance de ses hyphes. Alors que Siqueira et Hubbell (1985) ont observé que la température optimale de la germination des spores de *Glomus*

versiforme est de 18 à 25°C et que les températures supérieures à 35°C et inférieures à 15°C sont inhibitrices.

Bien que plusieurs espèces de CMA germent bien en culture axénique, une stimulation de la germination des spores et la croissance des hyphes par des microorganismes rhizosphériques a été également rapporté (Mosse 1959 ; Watrud *et al.*, 1978 ; Daniels et Trappe 1980 ; Azcón, 1987 ; Gryndler *et al.*, 2000 ; Scervino *et al.*, 2008 ; Pivato *et al.*, 2009). Plusieurs bactéries peuvent influencer la germination des spores et l'extension des hyphes telles que *Streptomyces orientalis* qui a stimulé la germination des spores de *Glomus mossae* (Mugnier et Mosse, 1987), *Klebsiella pneumoniae* qui a augmenté l'extension des hyphes de *Glomus deserticola* (Will et Sylvia, 1990), *Pseudomonas* et *Corynebacterium* qui ont amélioré la germination *in vitro* des spores de *Glomus versiforme*. De même, le champignon de sol *Trichoderma* spp a amélioré le développement de mycélium issu d'une spore germée de *Glomus mossae* (Calvet *et al.*, 1992). Ces microorganismes produisent des composés intervenant dans la germination des spores et certains sont adsorbés à la surface des spores, digèrent la paroi des spores favorisant ainsi leur germination. Ces travaux suggèrent que les spores germent mieux en condition non stérile. Ceci pourrait expliquer le taux de colonisation faible observé au cours de la culture monosporale, réalisée dans des conditions stériles, en absence de microorganismes qui peuvent aider les différents morphotypes à germer et à coloniser les racines de maïs.

La différence de colonisation MA observée chez les racines de maïs inoculées avec les différentes spores peut être également due au mode de germination des spores MA qui diffère suivant les genres MA. La plupart des spores des espèces de *Glomus* germent à partir de l'extrémité d'hyphes attaché à la spore (Godfrey, 1957 ; Mosse, 1959), par contre, celles des espèces de *Gigaspora*, *Scutellospora* et *Acaulospora* germent par l'émergence de tube de germination à partir des spores. De plus, une germination multiple, définie comme la capacité des spores à germer plusieurs fois par une production successive de tube de germination lorsque ceux produits précédemment sont détachés de la spore (Koske, 1981b), est considérée comme une stratégie adoptée pour augmenter les probabilités de colonisation racinaire par certaines spores MA germées.

L'élongation des tubes de germination donne naissance à un réseau mycélien dont l'extension est variable entre les individus MA (Mosse, 1959 ; Giovannetti *et al.*, 1993 ; Douds *et al.*, 1996 ; Logi *et al.*, 1998). A partir de ce réseau, les différentes structures MA sont formées. Les espèces de *Scutellospora* et de *Gigaspora* ne forment pas de vésicules mais forment plutôt des cellules auxiliaires (Dodd *et al.*, 2000 ; Kandula *et al.*, 2006). Des structures similaires (si on les compare à celles observées par de Souza et Declerck, 2003) sont observées chez certains morphotypes (Fig. 40) suggérant que ces morphotypes appartiennent au *Scutellospora* et/ou *Gigaspora*.

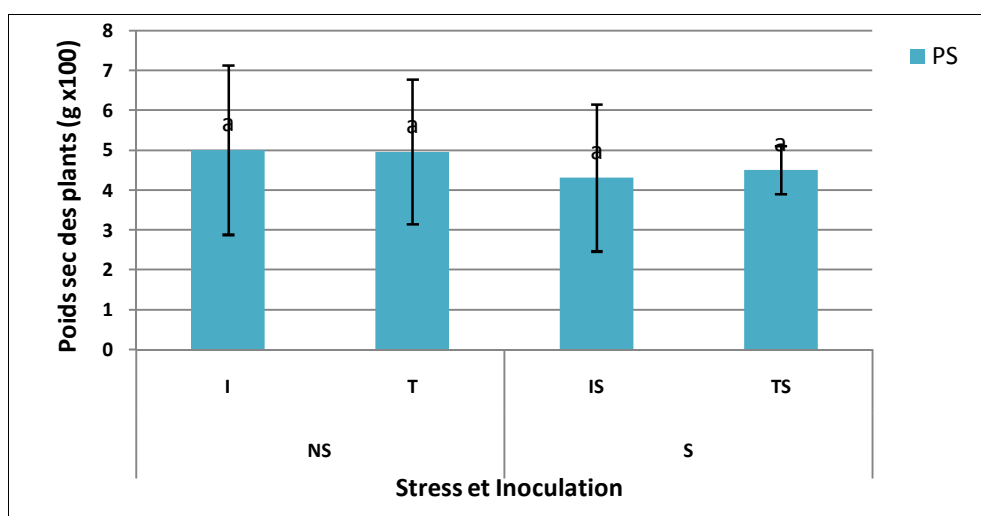
Plusieurs auteurs ont rapporté que le taux de sporulation varie entre les différentes espèces MA (Morton *et al.*, 1995 ; Bever *et al.*, 1996 ; Eom *et al.*, 2000) et que la production de spores n'est pas toujours corrélée avec la colonisation des racines (Clapp *et al.*, 1995 ; Merryweather et Fitter 1998) car la sporulation de certains membres de Glomeromycota est assez discontinue (Schüßler *et al.*, 2001a). De plus, il semble que les spores ont moins d'importance comme propagules pour les espèces de *Glomus*, par contre, elles sont plus importantes pour les genres *Acaulospora*, *Gigaspora* et *Scutellospora* (Gazey *et al.*, 1992 ; Brundrett, 1999).

Le faible nombre de spore noté peut être due également au fait que les spores ont une phase végétative (2 à 3 mois avant la sporulation) et un processus d'expansion et de développement assez long. L'observation microscopique de mycélium par Souza et Declerck (2003) a révélé que les dommages des hyphes causés par la croissance des racines peuvent affecter négativement la formation des spores. Declerck *et al.*, (2004) ont estimé qu'une spore de *Scutellospora* et *Gigaspora* a besoin des ressources d'au moins 19 cellules auxiliaires.

2.1. Sélection des isolats vis-à-vis du stress salin et hydrique

Globalement, le stress salin et hydrique a affecté négativement la biomasse sèche du sorgho inoculé et non inoculé avec une réduction respectivement de 13% et 9,20% par rapport aux témoins inoculé et non inoculé. L'inoculation avec les différents morphotypes n'a pas un effet significatif sur la croissance du sorgho en condition de stress et en condition non stressantes (Fig. 43).

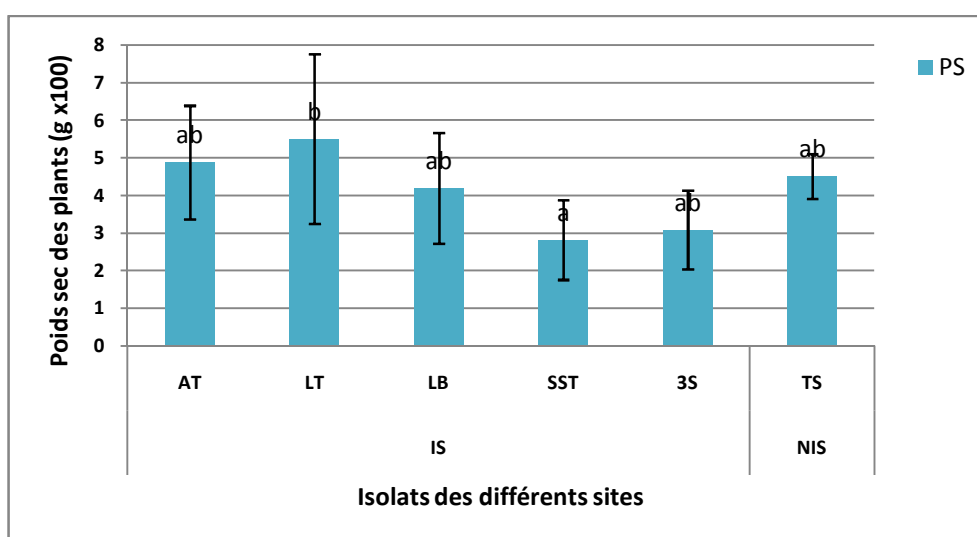
Ce résultat est en accord avec les travaux de Keunho *et al.*, (2005) qui ont rapporté que les plants de sorgho, inoculés avec *Gigaspora margarita* et exposés à la salinité et à la sécheresse ont les mêmes poids secs aériens et les mêmes longueurs racinaires par rapport au témoin non inoculé.



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 43 : Effet de l'inoculation et du stress salin et hydrique sur le poids sec des plants de sorgho. PS : poids sec. I : Plants inoculés. IS : Plants inoculés stressés. T : Témoin non inoculé. TS : Témoin non inoculé stressé. NS : non stressé. S : stressé.

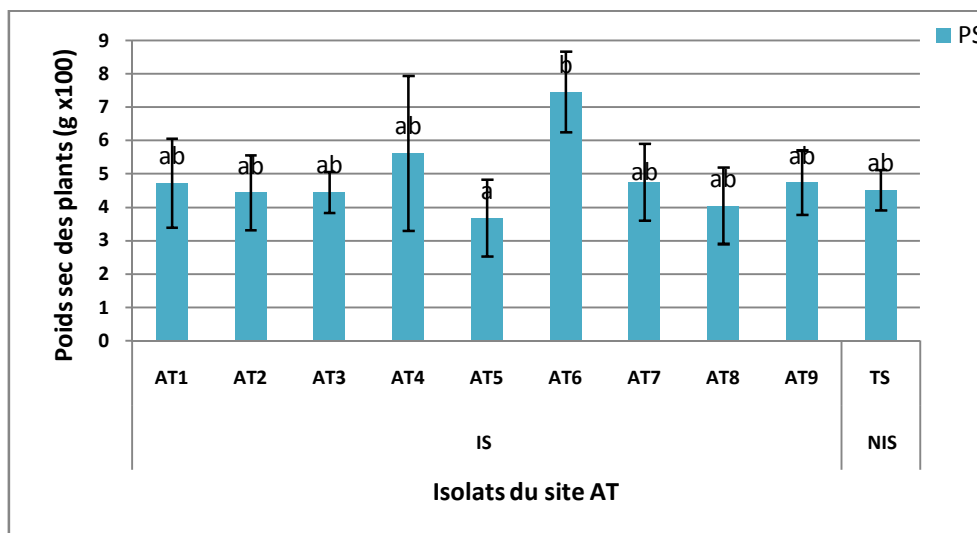
Cependant, en observant l'effet des isolats MA de chaque site sur le poids sec des plants de sorgho en condition de stress salin et hydrique, ils s'avèrent que l'inoculation avec les isolats de la rhizosphère d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus* de la région de Terga (AT et LT) a induit un effet ($p > 0,05$) positif sur le poids sec des plants de sorgho, avec en moyenne une augmentation respectivement de 8,12% et 21,94% par rapport au témoin stressé (Fig. 44). En revanche, l'inoculation avec les isolats provenant de sites LB, SST et 3S n'a pas amélioré le poids sec du Sorgho, par contre, elle a induit une diminution de ce paramètre, avec en moyenne une réduction respectivement de 7%, 37,53% et 19% par rapport au témoin stressé (Fig. 44). Néanmoins, l'effet de l'inoculation diffère d'un isolat à l'autre même s'ils proviennent du même site (Fig. 45, 46, 47, 48, 49).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 44 : Effet de l'inoculation avec les isolats des cinq sites sur le poids sec des plants de sorgho en condition de stress salin et hydrique. PS : Poids sec. IS : Plants inoculés stressés. NIS : Plants non inoculés stressés.

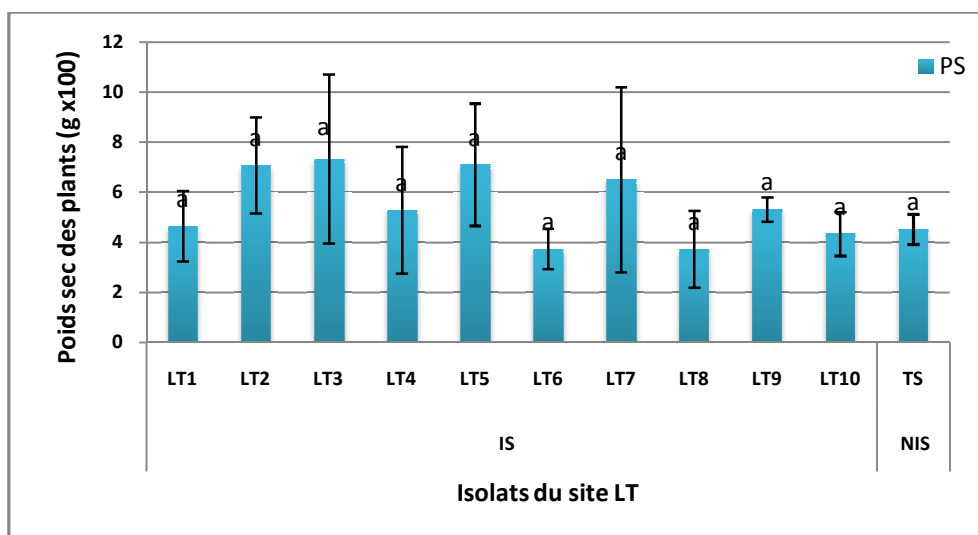
Pour le site AT (*A. saligna* à Terga), l'inoculation avec les isolats AT4 ($p > 0,05$) et AT6 ($p < 0,05$) a amélioré nettement le poids sec des plants de sorgho avec une augmentation respectivement de 24,63% et de 65,39% par rapport au témoin stressé. Les autres isolats n'ont induit aucun effet remarquable sur la croissance des plants de sorgho (Fig. 45).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 45 : Effet de l'inoculation avec les isolats de site AT sur le poids sec des plants de sorgho en condition de stress salin et hydrique. **PS** : Poids sec. **IS** : Plants inoculés stressés. **NIS** : Plants non inoculés stressés.

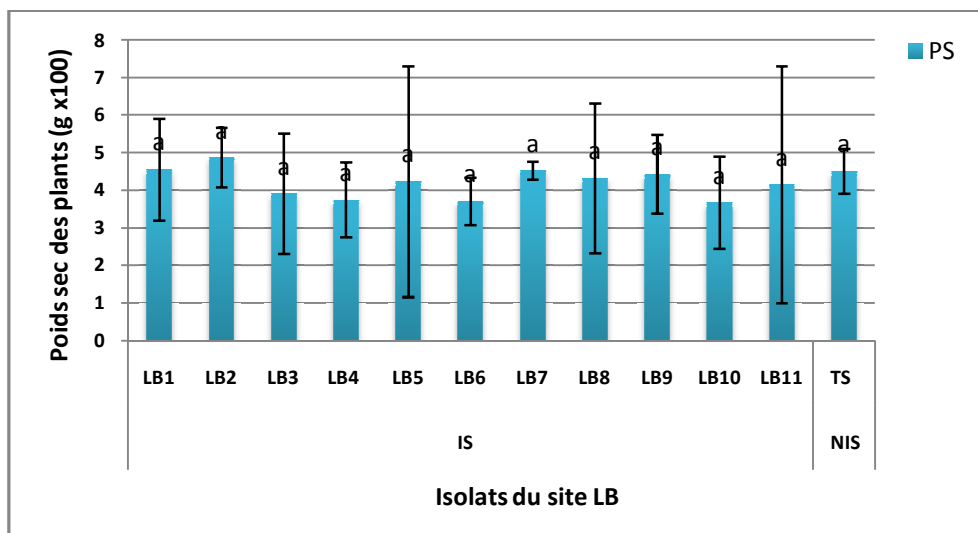
L'inoculation avec la majorité des isolats du site LT (*L. creticus* à Terga) a induit une augmentation remarquable ($p > 0,05$) du poids sec du sorgho, qui peut atteindre jusqu'à 62,56% pour les plants inoculés avec l'isolat LT3, suivie d'environ 57% pour les isolats LT2 et LT5. Par ailleurs, une diminution de la biomasse sèche du sorgho est induite dans le cas des isolats LT6 et LT8 ($p > 0,05$) par rapport au témoin stressé (Fig. 46).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 46 : Effet de l'inoculation avec les isolats de site LT sur le poids sec des plants de sorgho en condition de stress salin et hydrique. **PS** : Poids sec. **IS** : Plants inoculés stressés. **NIS** : Plants non inoculés stressés.

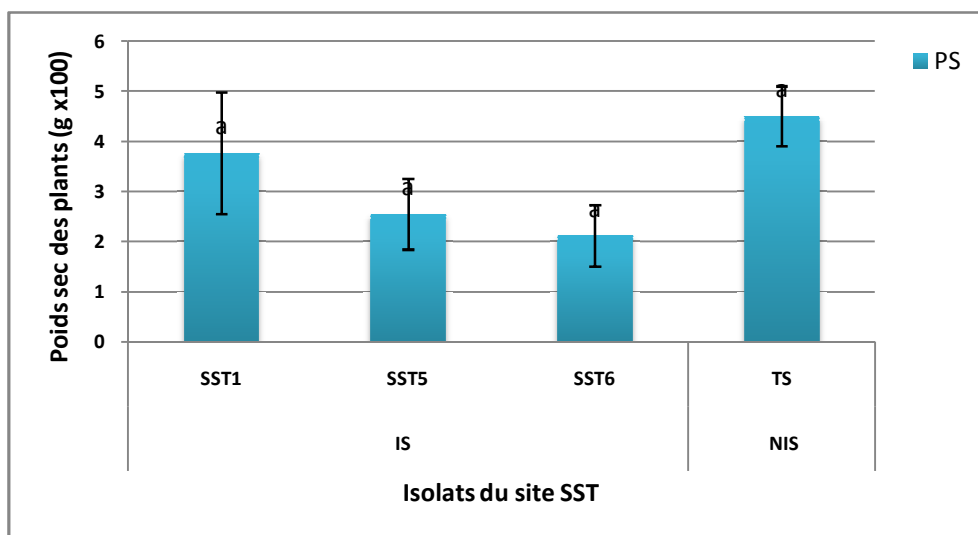
L'inoculation avec les isolats du site LB (*L. creticus* à Ouled Boudjema) ne semble pas affecter significativement ($p > 0,05$) la croissance des plants de sorgho, sauf, l'inoculation avec l'isolat LB2 qui a induit une augmentation ($p > 0,05$) du poids sec de 8,07% par rapport au témoin stressé (Fig. 47).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

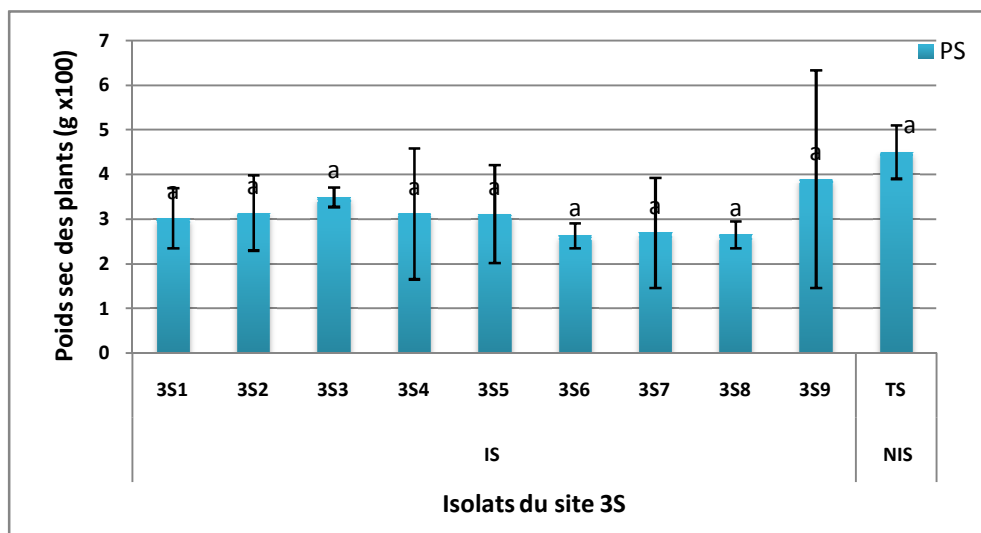
Figure 47 : Effet de l'inoculation avec les isolats de site LB sur le poids sec des plants de sorgho en condition de stress salin et hydrique. **PS** : Poids sec. **IS** : Plants inoculés stressés. **NIS** : Plants non inoculés stressés.

Les plants de sorgho inoculés avec les isolats des sites salins SST (*A. macrostachyum* à Terga) et 3S (*A. macrostachyum* à Saida) ne présentent aucune amélioration de la croissance comparée au témoin stressé, une réduction de la biomasse sèche est même observée par ces différents isolats (Fig. 48, 49).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 48 : Effet de l'inoculation avec les isolats de site SST sur le poids sec des plants de sorgho en condition de stress salin et hydrique. **PS** : Poids sec. **IS** : Plants inoculés stressés. **NIS** : Plants non inoculés stressés.



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 49 : Effet de l'inoculation avec les isolats de site 3S sur le poids sec des plants de sorgho en condition de stress salin et hydrique. **PS :** Poids sec. **IS :** Plants inoculés stressés. **NIS :** Plants non inoculés stressés.

L'effet des différents isolats MA et les paramètres influençant cet effet sont analysés par une classification hiérarchique selon l'indice de similarité du poids sec des plants de sorgho inoculés avec les 42 isolats. Cette classification nous a permis de classer les isolats en deux groupes dont le premier est constitué des isolats qui affectent négativement le poids sec des plants et le deuxième rassemble les isolats qui n'affectent pas négativement le poids sec des plants. Ce dernier groupe, à son tour, regroupe les isolats qui ont induit une augmentation du poids sec des plants (sous-groupe a) et ceux qui n'ont aucun effet sur le poids sec des plants (sous-groupe b) (Fig. 50).

Le groupe 1 agrège majoritairement les isolats des sols salins, alors que le groupe 2 agrège seulement les isolats des sols dunaires isolés des différents sites (AT, LT et LB) dans le sous-groupe b et spécifiquement les isolats du site LT dans le sous-groupe a (Fig. 50). Ces résultats suggèrent que tous les isolats des sols salins ont induit une diminution du poids sec des plants de sorgho et que les isolats du LT et l'isolat ATS6 semblent être les plus performants en condition de stress salin et hydrique. Ces résultats indiquent également que le sol et le site d'isolement contribuent à la performance des isolats en condition de stress salin et hydrique.

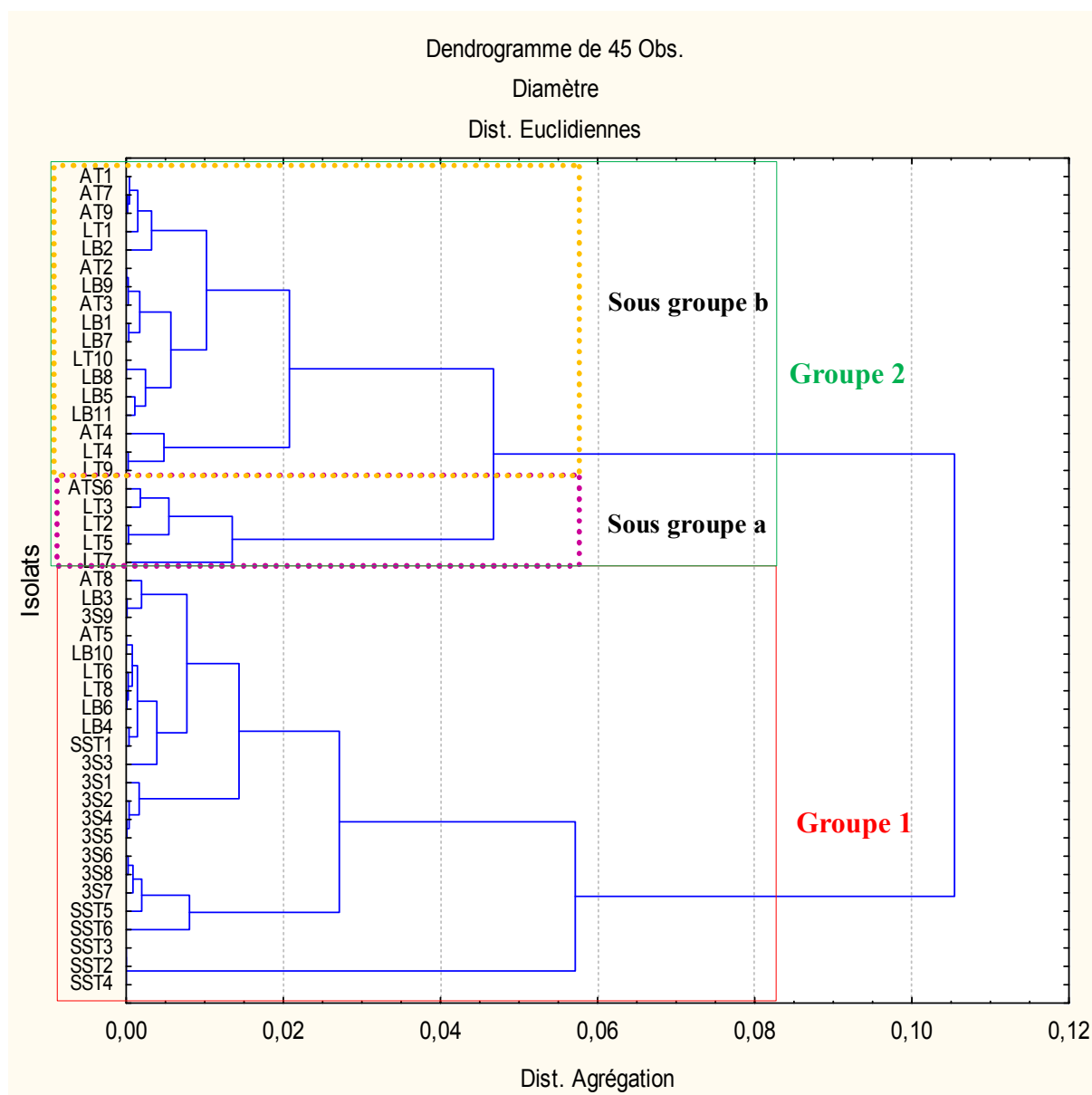


Figure 50 : Dendrogramme présentant la classification hiérarchique selon l'indice de similarité du poids sec des plants de sorgho inoculés avec les 42 isolats.

Les résultats obtenus ont montré que la combinaison du stress salin et hydrique a affecté la biomasse du sorgho. En effet, les paramètres de la croissance sont souvent les plus touchés par le stress abiotique. La diminution de la biomasse sèche en condition de stress salin et/ou hydrique est observée chez plusieurs plantes (Stewart et Lee, 1974 ; Morales *et al.*, 1998 ; Muns, 2002 ; Taiz et Zeiger, 2010 ; Soliman *et al.*, 2012 ; Avramova *et al.*, 2015) et chez le sorgho (Lacerda *et al.*, 2001). Cette diminution peut être causée par plusieurs modifications dont les principales sont : 1) la diminution de l'épaisseur de l'épiderme, du mésophylle, des espaces intercellulaires (Parida *et al.*, 2004a) et la diminution de la taille cellulaire (Mensah *et al.*, 2006 ; khedr *et al.*, 2003). 2) la réduction du nombre de chloroplastes, de la surface foliaire, de la densité stomatique (Bruns et Hecht-Buchholz, 1990 ; Romeroaranda *et al.*, 2001) 3) les dommages structuraux des parois cellulaires, la dilation et la réduction de nombre des crêtes mitochondriales. 4) les dommages causés par l'augmentation de l'éthylène induite par le stress (Shaharoon *et al.*,

2006). Elle peut être due également à la toxicité ionique provoquée par l'accumulation des ions Na^+ et Cl^- (Lluch *et al.*, 2007 ; Rejili *et al.*, 2008).

Ces résultats montrent également que le poids sec des plants de sorgho inoculés avec les différents isolats en condition de stress est amélioré, diminué ou inchangé comparé au témoin non inoculé. Plusieurs auteurs ont rapporté l'effet bénéfique des CMA sur le poids sec des plantes en condition de stress salin et hydrique (Al-Karaki, 2000 ; Cantrell et Linderman, 2001 ; Giri *et al.*, 2003 ; 2007 ; Keunho *et al.*, 2005 ; Zuccarini et Okurowska, 2008 ; Arafat et Miransari, 2014). Les CMA augmentent l'absorption des nutriments, l'accumulation des osmoprotectants, le taux de la photosynthèse et l'utilisation de l'eau suggérant que la symbiose MA améliore la tolérance des plantes aux stress abiotiques par la combinaison des effets nutritionnels, biochimiques, physiologiques et moléculaires (Evelin *et al.*, 2009). Cependant, les CMA divergent fonctionnellement ; différentes espèces ou isolats présentent une hétérogénéité de performance dans la croissance des hyphes, l'absorption fongique du P, le transport symbiotique du P et la colonisation MA racinaire (Allen *et al.*, 1995 ; Smith *et al.*, 2003 ; Munkvold *et al.*, 2004).

Certaines plantes associées avec les CMA, comme le montre les résultats obtenus, présentent une croissance modérée ou réduite. Pendant plusieurs années, l'inhibition de la croissance des plantes mycorhizées n'a pas reçu d'attention, il a été déduit qu'elle est probablement engendrée par les conditions environnementales de l'expérience (Smith, 1980). Cependant, Klironomos (2003) et Tawaraya (2003) ont montré que l'association avec les CMA peut améliorer ou non la croissance des plantes. Récemment, la symbiose MA est considérée comme un continuum mutualisme parasitisme, basée sur les variations des échanges de C/P entre les deux symbiotes (Sensoy *et al.*, 2007). Ils sont considérés comme des parasites en utilisant une voie symbiotique très évoluée pour coloniser les racines et bénéficier du carbone mais sans offrir aucun avantage nutritionnel à la plante hôte (Kiers et van der Heijden, 2006).

Outre leur apport bénéfique, les CMA peuvent également influencer la physiologie des plantes en réduisant l'expression des gènes codant des transporteurs du phosphate inorganique (Burleigh *et al.*, 2002).

D'autre part, les microorganismes du sol influent sur la formation et le fonctionnement de la symbiose MA (Azcon-Aguilar et Barea, 1992 ; Barea *et al.*, 1997). Les bactéries aidant les CMA sont connues pour stimuler la croissance du mycélium et pour améliorer la formation des mycorhizes à arbuscules (Barea *et al.*, 1997 ; Frey-Klett *et al.*, 1997 ; Garbaye, 1994). Le phosphate solubilisé microbiologiquement peut être exploité par le mycélium de CMA, ce qui développe une interaction microbienne synergétique (Barea *et al.*, 1997). Les conditions

aseptiques de notre culture, qui élimine l'effet assistant des microorganismes de sols, peuvent être une cause de l'inefficacité des morphotypes sur la croissance de sorgho.

La classification hiérarchique a montré que l'effet des isolats sur le poids sec du sorgho varie généralement suivant le sol et le site de prélèvement. Ces résultats confirment les observations de la 1^{ère} partie et de la culture monosporale et les observations de plusieurs auteurs (Brundrett, 1991 ; Requena *et al.*, 1996 ; Mohammad *et al.*, 2003 ; Bouazza Maroufet *et al.*, 2015) qui suggèrent que les espèces végétales et la nature de sol influent sur le comportement des spores MA. Ces résultats suggèrent également que les conditions des sols dunaires sont propices au développement des CMA, tandis que les sols salins influent négativement sur la capacité des spores à germer et à coloniser les plantes. Selon Juniper et Abbott (2006) cette différence est due à la différence dans la quantité d'eau et d'énergie requise pour la germination entre les différentes spores. Tommerup (1984) a rapporté que l'extension initiale des hyphes exige plus d'eau que le stage intermédiaire pour activer la production du tube germinatif d'où l'hypothèse émise par Juniper et Abbott (2006) que la germination des spores préhydratées est meilleure que celle des spores non préhydratées des sols salins.

La croissance du sorgho inoculé avec les isolats des sites AT et LT suggèrent que le sol de la sablière de Terga renferme des propagules MA efficaces et que les conditions dans cette sablière sont propices pour l'efficacité de CMA.

Les isolats des sols salins n'ont pas permis d'améliorer la croissance des plants de sorgho par rapport aux isolats des autres sites. Ce résultat est en accord avec Copeman *et al.*, (1996) qui ont rapporté que les isolats des sols non salins ont augmenté la croissance des parties aériennes des plants de tomate alors que cette dernière est réduite par les isolats MA des sols salins. Similairement, Tian *et al.*, (2004) ont observé que le coton inoculé avec *Glomus mosseae* isolé de sol non salin présentent une biomasse et des concentrations en phosphore plus élevées que celui inoculé avec la même espèce isolé du sol salin. Alors que les travaux de Ruiz-Lozano et Azcón (2000) ont montré que *Glomus* sp et *G. deserticola* isolées du sol salin ont atténué l'effet dépressif du sel.

L'examen microscopique a montré que les racines des plants de sorgho inoculés avec les différents morphotypes ont développé une colonisation MA faible. Les structures MA observées sont les vésicules (de petite taille) et les hyphes mais aucun arbuscule n'est observé (Fig. 51). Cette absence peut être due à la courte longévité des arbuscules (Yawney et Schultz, 1990 ; Mullen et Schmidt, 1993) ou signifie que la symbiose établie n'est pas fonctionnelle (Hirrel *et al.*, 1978; Malloch et Malloch, 1981).

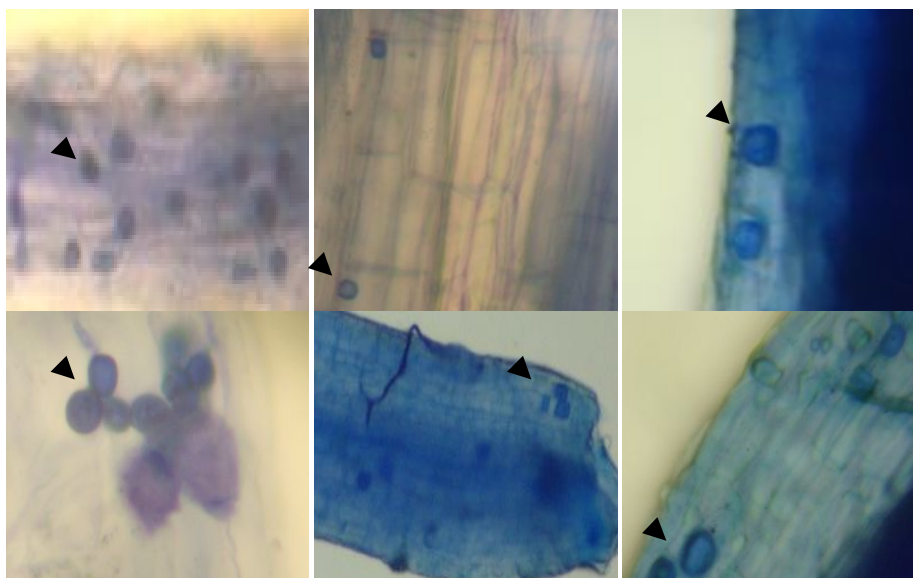
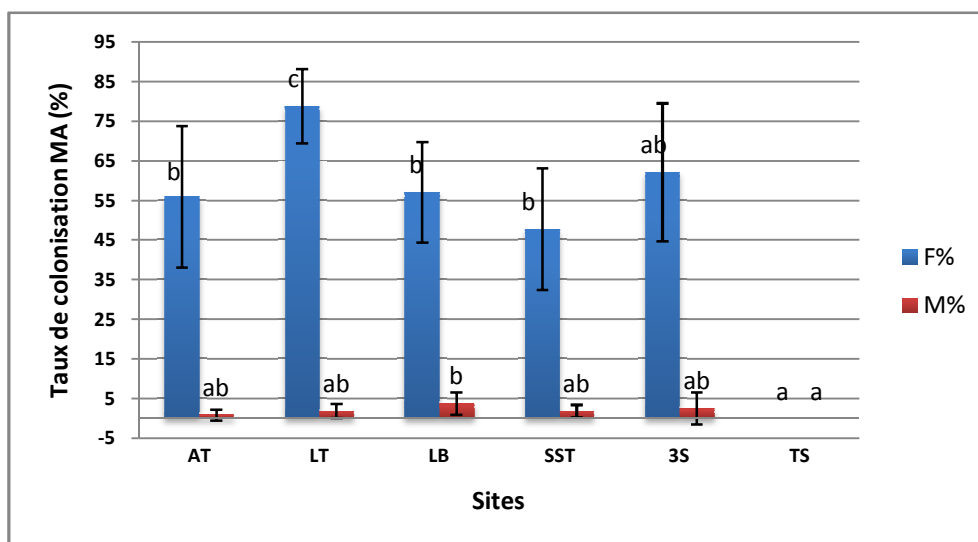


Figure 51 : Racines de sorgho colonisées par différents isolats MA (flèches : vésicules).

D'après les figures 52 et 53, Les différents paramètres d'estimation du degré de colonisation des racines varient fortement entre les différents isolats et entre les isolats de chaque site. La fréquence de colonisation (F%) est supérieure à 50% chez la majorité des plantes mais avec des degrés d'intensité (M%) très faible qui ne dépassent pas 10%.

La fréquence de colonisation MA (F%) est élevée pour tout les isolats et notamment ($p > 0,001$) pour les isolats du site LT comparé aux isolats des autres sites (Fig. 52).

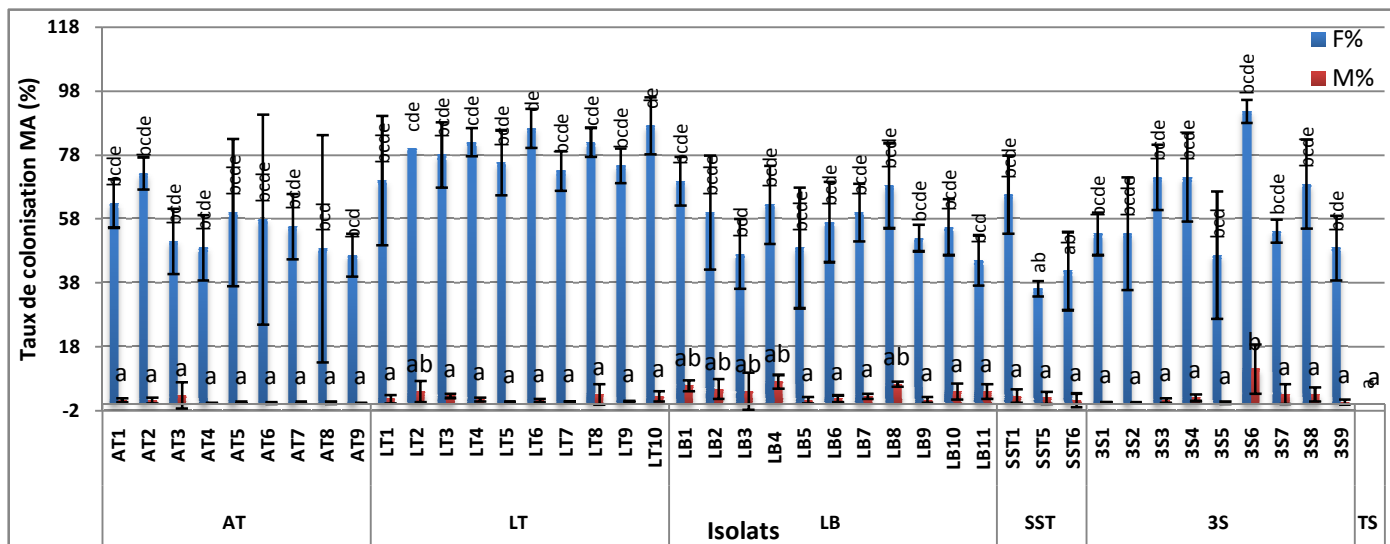


Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 52 : Taux de colonisation MA des plants de sorgho inoculés avec les isolats de chaque site. **F%** : Fréquence de colonisation. **M%** : Intensité de colonisation.

La fréquence de colonisation (F%) la plus élevée (91,97%) est observée chez les racines de sorgho colonisées avec l'isolat 3SS6 (Fig. 53). Cet isolat a présenté approximativement le même

taux de colonisation durant la culture monosporale. Ce qui témoigne de son infectivité. Cependant ce morphotype a induit une réduction importante du poids sec (41,61%) des plants de sorgho par rapport au témoin stressé. Ceci suggère donc, que le taux de colonisation MA élevé des racines ne garantit pas un meilleur bénéfice de la symbiose.



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 53 : Taux de la colonisation MA des plants de sorgho inoculés avec les différents isolats. **F%** : Fréquence de colonisation. **M%** : Intensité de colonisation.

La fréquence de colonisation observée chez le sorgho est à peu près similaire à celle observée par Keunho *et al.*, (2005) chez le sorgho inoculé avec *Gigaspora margarita* et exposé au stress salin et hydrique.

La croissance des hyphes des CMA, la colonisation MA des racines diffèrent d'une espèce ou d'un isolat MA à l'autre (Allen *et al.*, 1995 ; Smith *et al.*, 2003 ; Munkvold *et al.*, 2004). Cependant, la faible colonisation MA observée peut être due à l'effet néfaste de la salinité sur la symbiose MA (Hirrel, 1981 ; McMillen *et al.*, 1998 ; Jahromi *et al.*, 2008 ; Evelin *et al.*, 2009). Elle influe négativement sur la croissance des hyphes des CMA et sur leur capacité de colonisation (Hirrel et Gerdemann, 1980 ; Menconi *et al.*, 1995 ; Sheng *et al.*, 2008), probablement en raison de l'effet direct du NaCl sur les champignons (Juniper et Abbott, 2006) qui supprime ou réduit la formation des MA (Tian *et al.*, 2004 ; Sheng *et al.*, 2008).

L'état symbiotique entre les deux symbiotes est défini également par la stabilité de l'association symbiotique. L'interaction à bénéfice mutuel n'est pas accidentelle, elle s'exerce pendant une durée précise de la vie des deux partenaires symbiotiques. L'effet bénéfique des CMA n'est observé que durant la période de stabilité de l'association et de l'activité symbiotique, c'est-à-dire entre la fin de reconnaissance et d'installation et le début de la phase de sénescence. Cette durée, limitée par celle de la structure des racines et le type de mycorhize, est généralement de

l'ordre de quelques semaines à quelques mois (Garbaye, 2013). Aussi, la durée de l'expérimentation (42 jours) semble insuffisante pour le fonctionnement efficace de la symbiose avec les différents isolats, mais suffisante pour établir une symbiose significativement efficiente et fonctionnelle avec un mixte des CMA isolés des mêmes sites d'isolement des différents morphotypes (cf. partie 1, piégeage des endomycorhizes). De ce qui précède, il ressort que la symbiose établie avec un seul CMA est moins rentable que la symbiose établie avec un mixte de CMA et qu'elle nécessite plus de temps pour qu'elle soit fonctionnelle et efficiente. Hu *et al.*, (2010) ont rapporté que l'inoculum riche en CMA diversifiés est écologiquement plus bénéfique.

Par ailleurs, la qualité de l'inoculum reflète la qualité de la symbiose. Un inoculum de bonne qualité doit contenir un nombre élevé de propagules MA viables. L'inoculum vital et efficient assure une meilleure nutrition minérale et hydrique. Il faut cependant rester prudent dans l'interprétation de l'efficacité de l'inoculum utilisé dans nos conditions expérimentales car ce dernier est issu de la culture monosporelle et de multiplication qui demandent plus de temps pour produire plus de propagules MA.

2.1. Conclusion partielle

Après deux mois de culture, les différents morphotypes isolés ont pu germer, coloniser les plants de maïs et sporuler pour un nombre très faible de morphotypes. Cette colonisation et sporulation est différente pour les différents morphotypes. Les résultats obtenus ont montré que la fréquence de colonisation MA est liée aux sites, sols, espèces végétales d'isolement, tandis que l'intensité de colonisation et la sporulation dépendent des morphotypes eux-mêmes. La meilleure colonisation est obtenue par les morphotypes isolés des sols dunaires, particulièrement de la rhizosphère d'*A. saligna*. Cette étape nous a permis aussi de produire des inocula de 42 morphotypes sous différentes formes (sols contenant de propagules MA, spores MA, racines mycorrhizées) issus de différentes régions, sols, sites et d'espèces végétales.

Le test de performance des différents isolats en condition de salinité et de sécheresse nous a permis de classer les différents isolats, selon leur effet sur la croissance des plants de sorgho, en trois groupes : les isolats qui améliorent la croissance du sorgho, les isolats qui réduisent le poids sec des plants et les isolats qui n'ont aucun effet sur ce paramètre. La classification hiérarchique basée sur l'indice de similarité de poids sec des plants de sorgho inoculés avec les 42 isolats des morphotypes a montré que le poids sec des plants de sorgho est réduit lorsqu'ils sont associés aux isolats des sols salins et que les isolats du LT et l'isolat ATS6 sont les plus performants en condition de stress salin et hydrique. Cette classification a indiqué également que le sol et le site d'isolement contribuent à la performance des isolats en condition de stress salin et hydrique.

Enfin, les différents isolats MA présentent une divergence dans leur germination, colonisation des plantes, sporulation et dans leur performance en condition de stress salin et hydrique. En outre, nous avons supposé que l'amélioration du poids sec des plants de sorgho et le taux de colonisation sont faibles à cause du temps court de l'expérimentation et/ou la qualité de l'inoculum qui nécessite d'autres cultures de multiplication, plus de temps pour produire plus de propagules MA.

De chaque sol, un isolat est sélectionné et multiplié pour son utilisation ultérieure dans l'inoculation des plants d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus*. Ces morphotypes sont AT6, LT3, LB2, SST5 et 3S6 isolés respectivement des sites AT, LT, LB, SST et 3S. Les morphotypes AT6, LT3, LB2 ont induit une amélioration de la croissance des plants de sorgho par contre les morphotypes SST5 et 3S6 sont choisis en se basant sur leur taux de colonisation élevé.

3. Effet du stress salin et de l'inoculation sur les plants d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus*

Afin d'évaluer le rôle de la symbiose MA et rhizobienne dans la tolérance des plants d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus* à la salinité, l'effet de l'inoculation simple mycorhizienne ou rhizobienne, celui de l'inoculation mixte mycorhizienne et de l'inoculation double mycorhizienne et rhizobienne, sur la croissance et la physiologie des plants en condition de stress salin, est analysé.

3.1. *Acacia saligna*

Les résultats obtenus montrent que le stress salin et l'ensemble des inoculations ont induit des effets sur le développement et les paramètres étudiés chez *Acacia saligna* (Fig. 54).

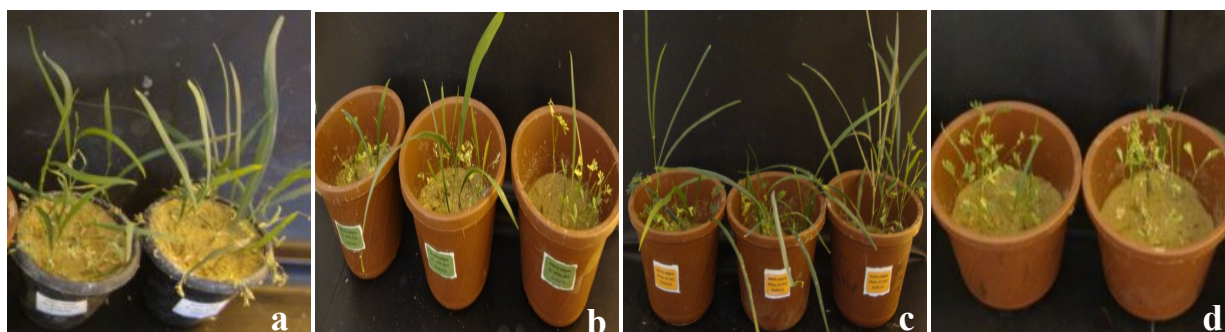
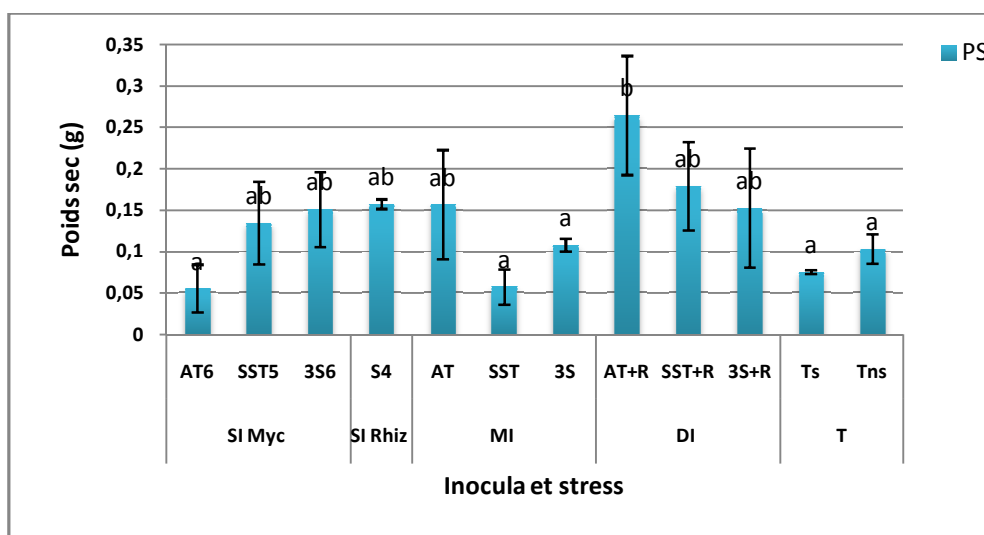


Figure 54 : Croissance des plants d'*Acacia saligna* après quatre mois de culture et deux semaines de stress salin. **a** : Simple inoculation rhizobienne. **b** : Simple inoculation mycorhizienne. **c** : Inoculation mixte. **d** : Témoin.

3.1.1. Effet du stress salin et de l'inoculation sur le poids sec

Comparé au témoin non stressé (Tns), le stress salin a induit une diminution de 17,17% du poids sec des plants d'*Acacia saligna* non inoculé (Ts) (Fig. 55).

L'ensemble des inocula a permis d'améliorer significativement ($p < 0,05$) le développement d'*A. saligna* par rapport au témoin stressé (Ts) à l'exception de l'isolat AT6 et du mixte de CMA SST. Dans le cas de l'inoculation MA simple, ce développement est amélioré par les isolats provenant des sols salins alors qu'il est amélioré par les CMA de la rhizosphère d'*A. saligna* de Terga (AT) dans le cas de l'inoculation mixte et double. Le développement est plus important lorsque *A. saligna* est simultanément inoculé avec les CMA AT, SST et la souche rhizobienne, soit une augmentation respectivement de 209,29% et de 137,68% par rapport au témoin stressé (Ts) (Fig. 55).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

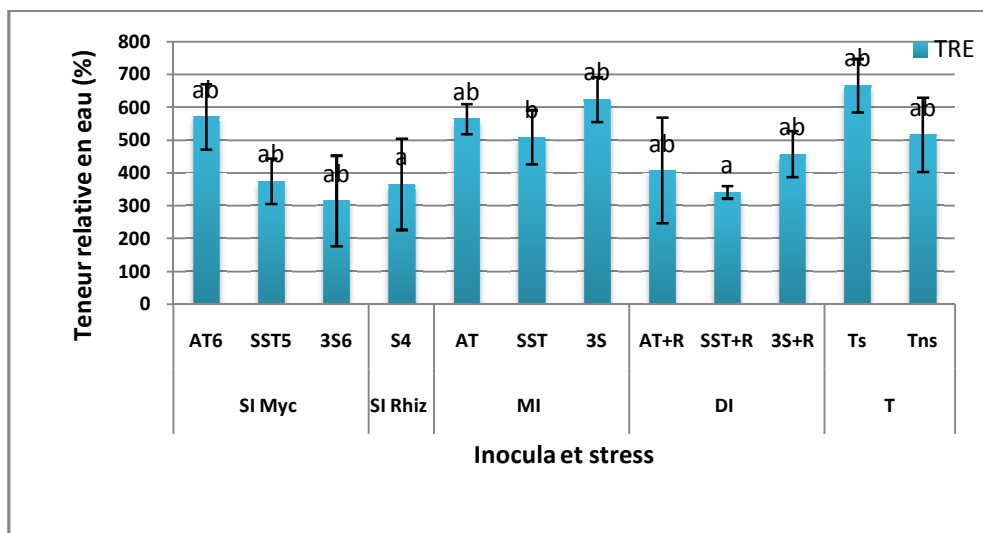
Figure 55 : Effet des différents inocula sur le poids sec des plants d'*A. saligna* sous stress salin.

PS : Poids sec. **SI Myc** : Simple inoculation mycorrhizienne, **SIRhiz** : Simple inoculation rhizobienne, **MI** : Mixte inoculation, **DI** : Double inoculation, **Ts** : Témoin stressé, **Tns** : Témoin non stressé.

3.1.2. Effet du stress salin et de l'inoculation sur La teneur relative en eau (TRE)

Comparé au témoin non stressé (Tns), le stress salin a induit une augmentation de 11,52% de la teneur relative en eau des plants d'*A. saligna* non inoculé (Ts) ($p > 0,05$) (Fig. 56).

L'inoculation des plants sous stress salin a induit des réponses variables quant à la teneur relative en eau. Une augmentation de ce paramètre est remarquable chez les plants inoculés avec le mixte de CMA SST. Une diminution de la teneur relative en eau est également observée notamment chez les plants inoculés avec la souche rhizobienne et la combinaison SST-S4 (Fig. 56).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 56 : Effet des différents inocula sur la teneur relative en eau des plants d'*Acacia saligna* sous stress salin. **TRE** : Teneur relative en eau. **SI Myc** : Simple inoculation mycorhizienne, **SI Rhiz** : Simple inoculation rhizobienne, **MI** : Mixte inoculation, **DI** : Double inoculation, **Ts** : Témoin stressé, **Tns** : Témoin non stressé.

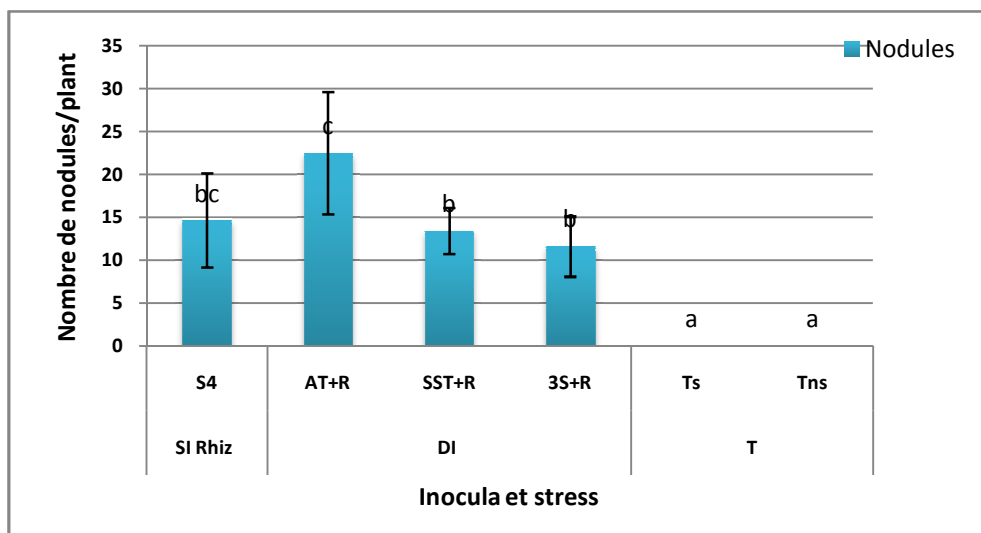
3.1.3. Effet du stress salin et de l'inoculation sur les paramètres symbiotiques

3.1.3.1. Nombre de nodule

L'établissement de la symbiose entre les plants d'*A. saligna* et la souche *Rhizobium leguminosarum* (S4) est observée (Fig. 57). Le nombre de nodule le plus important est obtenu dans le cas des plants d'*A. saligna* co-inoculés avec la souche S4 et les CMA AT, avec une augmentation de 29.27% par rapport à l'inoculation avec la souche S4 seule ($p < 0,005$). Cependant, ce nombre diminue dans le cas des autres co-inoculations ($p > 0,05$) (Fig. 58).



Figure 57 : Nodules racinaires des plants d'*A. saligna* inoculés avec la souche de *Rhizobium leguminosarum* (S4) et soumis au stress salin.



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 58 : Effet des différents inocula sur le nombre de nodules chez les plants d'*Acacia saligna* sous stress salin. **SI Rhiz** : Simple inoculation rhizobienne, **DI** : Double inoculation, **Ts** : Témoin stressé, **Tns** : Témoin non stressé.

3.1.3.2. Taux de colonisation MA

L'analyse microscopique du statut mycorhizien a révélé la présence de toutes les structures MA (hyphes, vésicules et arbuscules) chez les racines d'*Acacia saligna* inoculés avec les différents CMA (Fig. 59).

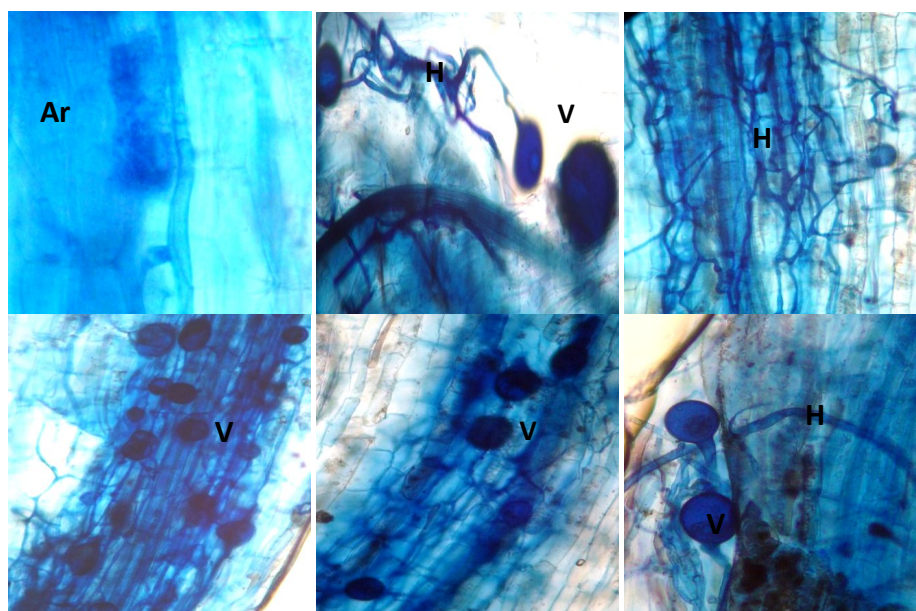
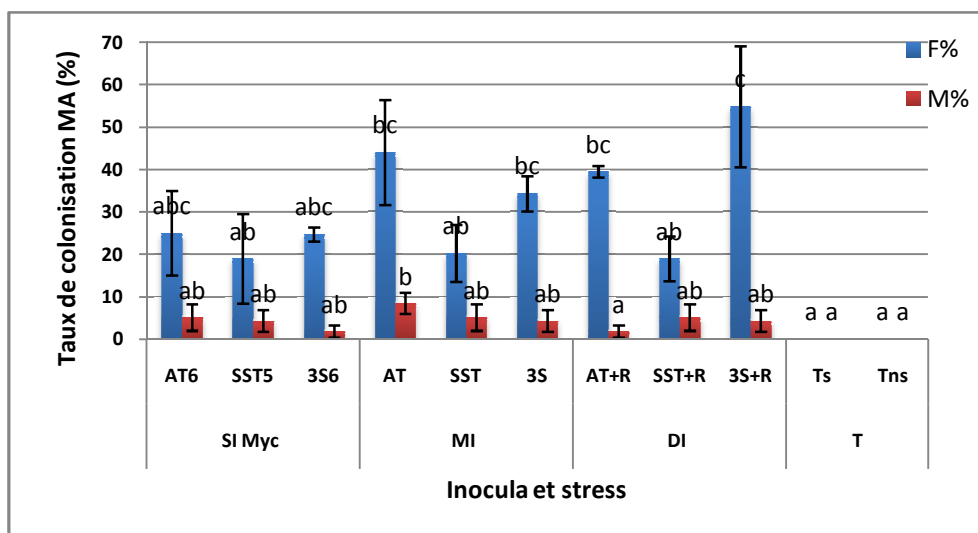


Figure 59: Racines d'*Acacia saligna* colonisées par les différents CMA. **Ar** : arbuscule, **H** : hyphes ; **V** : vésicules

D'après la figure 60 et selon l'analyse de la variance des paramètres de colonisation MA, la fréquence de colonisation MA (F%) diffère souvent d'une manière significative entre les différents CMA contrairement à l'intensité de colonisation MA (M%) qui varie très peu.

Dans le cas de l'inoculation MA simple, les plants d'*A. saligna* présentent les valeurs F% les moins élevées, qui ne dépasse pas 25%. En inoculation mixte, ce sont les CMA AT qui présentent une fréquence de colonisation la plus élevée suivie par celle des CMA 3S. Alors, qu'en double inoculation ce classement est inversé, le paramètre F% des CMA du AT est le plus élevé suivi par celui des CMA 3S.

Les valeurs de la fréquence de colonisation F% les plus faibles sont notées chez les plants inoculés avec les CMA isolés du SST, seul, mixte ou en combinaison avec la souche rhizobienne.

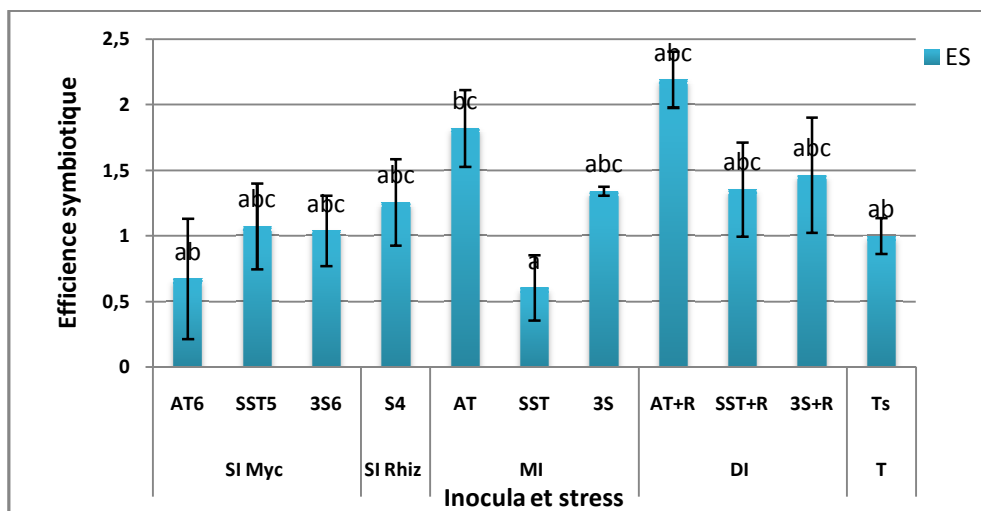


Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 60 : Taux de colonisation MA des plants d'*A. saligna* inoculés avec les différents CMA. F% : Fréquence de colonisation. M% : Intensité de colonisation. SIMyc : Simple inoculation mycorhizienne, SIRhiz : Simple inoculation rhizobienne, MI : Mixte inoculation, DI : Double inoculation, Ts : Témoin stressé, Tns : Témoin non stressé.

3.1.3.3. L'efficacité symbiotique

D'après la figure 61, comparé au témoin stressé, seules les symbioses simple rhizobienne, mixte mycorhizienne et double rhizobienne et mycorhizienne qui sont efficaces. Cette efficacité est par contre diminuée dans le cas de la symbiose simple MA et de la symbiose avec le mixte de SST ($p < 0,05$). L'efficacité symbiotique la plus élevée est notée chez les plants d'*A. saligna* co-inoculés avec la combinaison S4-CMA du AT.



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

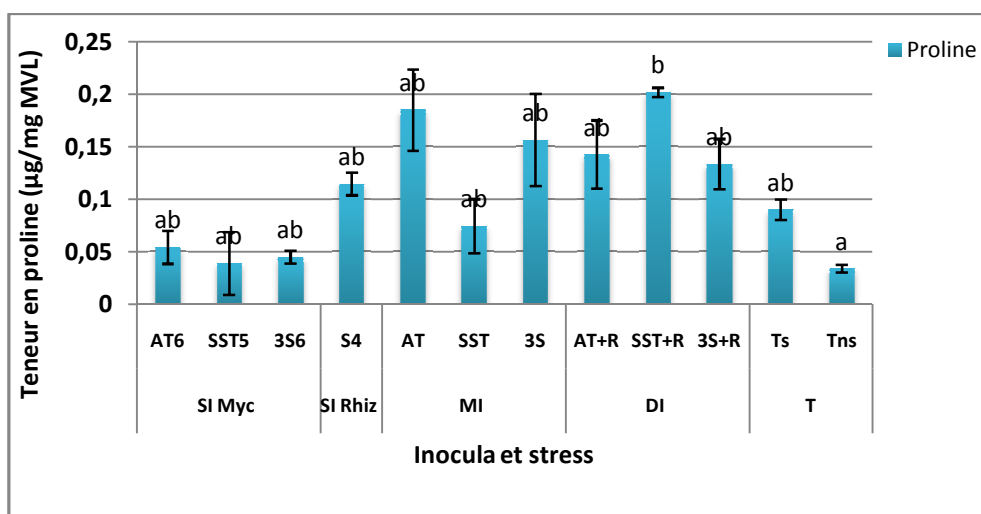
Figure 61 : Efficience de différentes symbioses des plants d'*A. saligna* inoculés avec les différents inocula. **ES** : Efficience symbiotique. **SI Myc** : Simple inoculation mycorhizienne, **SIRhiz** : Simple inoculation rhizobienne, **MI** : Mixte inoculation, **DI** : Double inoculation, **Ts** : Témoin stressé, **Tns** : Témoin non stressé.

3.1.4. Effet du stress salin et de l'inoculation sur les paramètres biochimiques

3.1.4.1. La proline

Comparé au témoin non stressé (Tns), le stress salin a induit une accumulation de 164,7% de la teneur en proline chez les plants d'*Acacia saligna* non inoculé (Ts) (Fig. 62).

L'ensemble des inocula a induit une augmentation ($p > 0,05$) de ce paramètre par rapport au témoin stressé (Ts), à l'exception des isolats MA AT6, SST5 et 3S6 et le mixte de CMA SST. Cette augmentation est enregistrée particulièrement chez les plants co-inoculés (DI) notamment avec la combinaison CMA SST-S4, chez ceux inoculés avec le mixte de CMA AT et 3S puis chez les plants inoculés avec la souche S4 (Fig. 62).



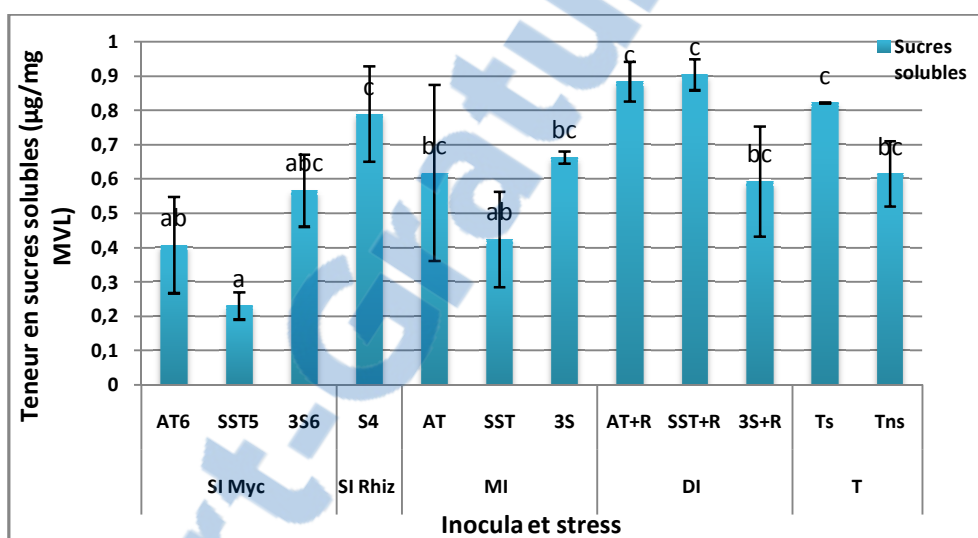
Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 62 : Effet des différents inocula sur l'accumulation de la proline chez les plants d'*A. saligna* sous stress salin. **MVL** : Matière végétale lyophilisée **SI Myc** : Simple inoculation mycorhizienne, **SIRhiz** : Simple inoculation rhizobienne, **MI** : Mixte inoculation, **DI** : Double inoculation, **Ts** : Témoin stressé, **Tns** : Témoin non stressé.

3.1.4.2. Les sucres solubles

Le stress salin a induit également une accumulation de 33,57% du contenu en sucres solubles chez *Acacia saligna* non inoculé (Ts) comparé au témoin non stressé (Tns) (Fig. 63).

Des variations de la teneur en sucres solubles sont observées sous l'effet de l'inoculation et du stress. Seules les plantes co-inoculées avec la combinaison S4-CMA SST présentent des teneurs en sucres solubles significativement supérieures au témoin stressé. Les autres inocula n'ont induit aucun effet significatif sur les teneurs en sucres solubles, à l'exception des CMA AT6, SST5, 3S6 et les CMA du SST qui ont induit une diminution significative ($p \leq 0,01$) de ce paramètre (Fig. 63).



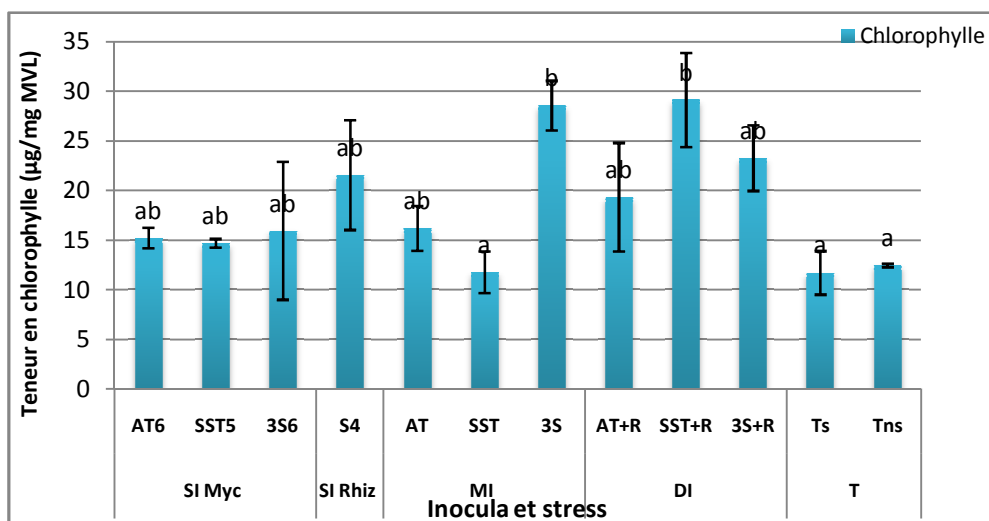
Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 63 : Effet des différents inocula sur l'accumulation des sucres solubles chez les plants d'*A. saligna* sous stress salin. MVL : Matière végétale lyophilisée. SIMyc : Simple inoculation mycorrhizienne, SIRhiz : Simple inoculation rhizobienne, MI : Mixte inoculation, DI : Double inoculation, Ts : Témoin stressé, Tns : Témoin non stressé.

3.1.4.3. La chlorophylle totale

Comparé au témoin non stressé (Tns), le stress salin a induit une diminution faible de 6.17% de la teneur en chlorophylle totale chez les plants d'*Acacia saligna* non inoculé (Ts) (Fig. 64).

L'ensemble des inocula a induit une augmentation de la chlorophylle totale chez *Acacia saligna*, à l'exception des CMA SST. Cette augmentation est significativement élevée chez les plants inoculés avec la souche rhizobienne, le mixte de CMA 3S et les combinaisons CMA SST-S4 et CMA 3S-S4 (Fig. 64).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 64 : Effet des différents inocula sur les teneurs en chlorophylle totale chez les plants d'*A. saligna* sous stress salin. MVL : Matière végétale lyophilisée. SIMyc : Simple inoculation mycorhizienne, SIRhiz : Simple inoculation rhizobienne, MI : Mixte inoculation, DI : Double inoculation, Ts : Témoin stressé, Tns : Témoin non stressé.

3.2. *Lotus creticus*

Les résultats obtenus montrent que le stress salin et l'ensemble des inoculations ont induit des effets sur le développement et les paramètres étudiés chez *Lotus creticus* (Fig. 65).

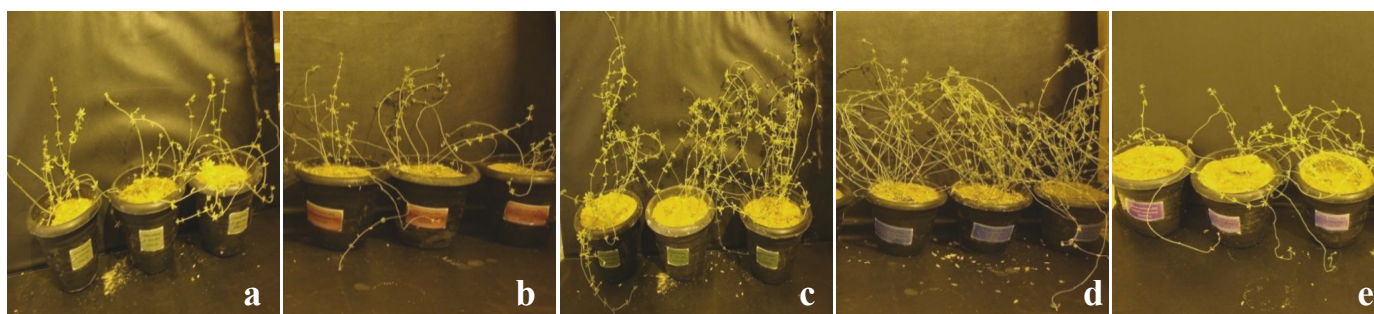
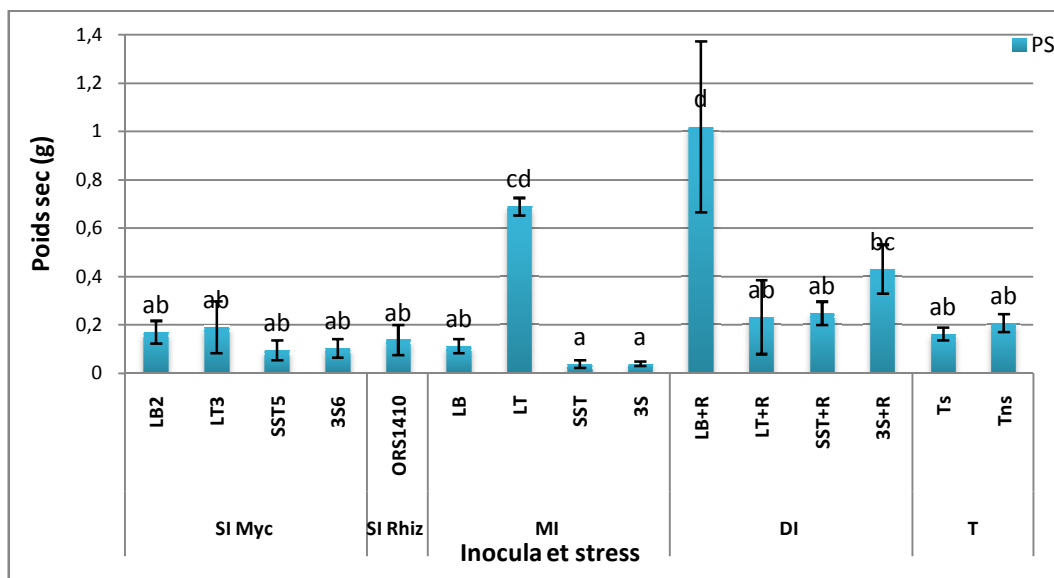


Figure 65 : Croissance des plants de *Lotus creticus* après quatre mois de culture et deux semaines de stress salin. **a** : Simple inoculation mycorhizienne. **b** : Simple inoculation rhizobienne. **c** : Inoculation mixte mycorhizienne. **d** : double inoculation (rhizobienne et mycorhizienne). **e** : Témoin stressé.

3.2.1. Effet du stress salin et de l'inoculation sur la production de la matière végétale sèche

Le stress salin a induit une diminution de 22% du poids sec des plants de *Lotus creticus* non inoculé (Ts) comparé au témoin non stressé (Tns) (Fig. 66).

Comparé au témoin stressé (Ts), une augmentation de la biomasse végétale sèche est observée dans le cas de l'inoculation double notamment avec les combinaisons ORS1410-CMA LB et ORS1410-CMA 3S et de l'inoculation avec le mixte LT ($p < 0,05$). En revanche, les inoculations simples mycorhizienne et rhizobienne n'ont induit aucun effet significatif sur ce paramètre (Fig. 66).



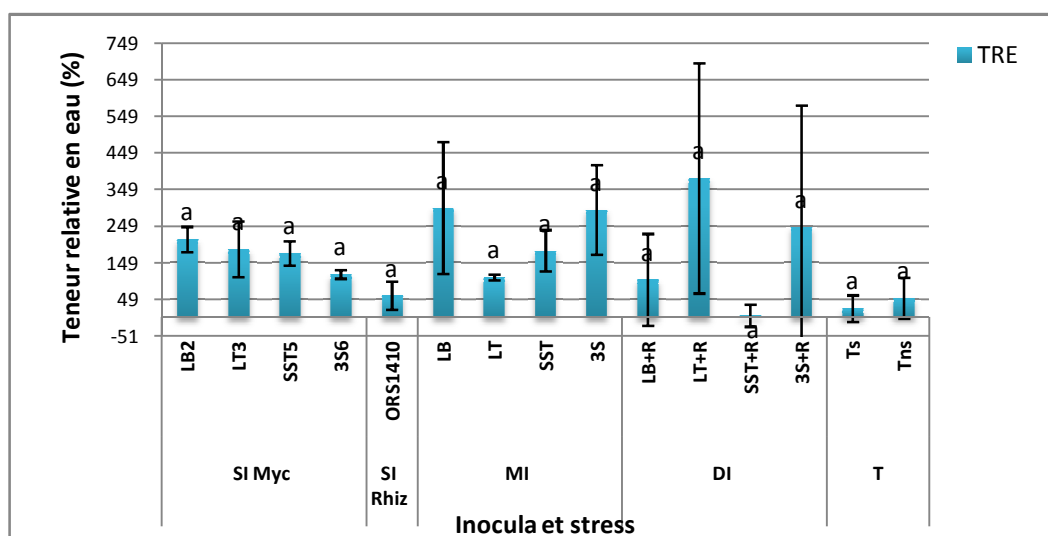
Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 66 : Effet des différents inocula sur le poids sec des plants de *Lotus creticus* sous stress salin. **PS** : Poids sec. **SIMyc** : Simple inoculation mycorhizienne, **SIRhiz** : Simple inoculation rhizobienne, **MI** : Mixte inoculation, **DI** : Double inoculation, **Ts** : Témoin stressé, **Tns** : Témoin non stressé.

3.2.2. Effet du stress salin et de l'inoculation sur la teneur relative en eau

Comparé au témoin non stressé (Tns), le stress salin a induit une diminution de 61.36 % de la teneur relative en eau de *Lotus creticus* non inoculé (Ts) (Fig. 67).

A l'exception de la souche ORS1410 et la combinaison ORS1410-CMA SST, l'ensemble des inoculations a permis d'augmenter les teneurs relatives en eau de *L. creticus*. Cette amélioration est hautement significativement ($P > 0,005$) induite par la combinaison ORS1410-CMA LT et non significativement par la combinaison ORS1410-CMA 3S et les mixtes de CMA LT et 3S (Fig. 67).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 67 : Effet des différents inocula sur la teneur relative en eau des plants de *Lotus creticus* sous stress salin. **TRE** : Teneur relative en eau. **SIMyc** : Simple inoculation mycorhizienne, **SIRhiz** : Simple inoculation rhizobienne, **MI** : Mixte inoculation, **DI** : Double inoculation, **Ts** : Témoin stressé, **Tns** : Témoin non stressé.

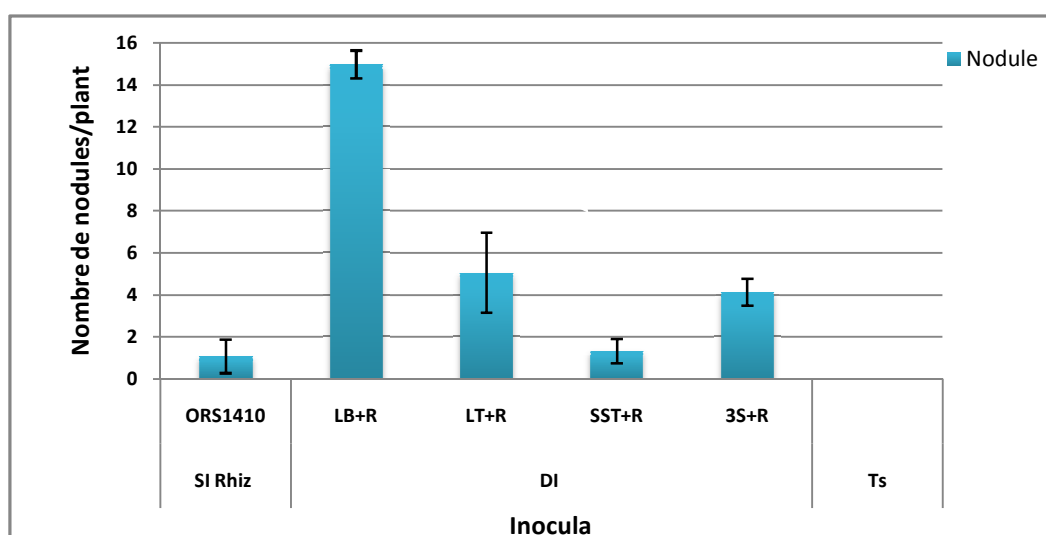
3.2.3. Effet du stress salin et de l'inoculation sur les paramètres symbiotiques

3.2.3.1. Nombre de nodule

L'établissement de la symbiose entre *Lotus creticus* et la souche *Ensifer sp* (ORS 1410) est observée (Fig. 68). Les plants de *L. creticus* inoculés avec la souche ORS1410 présentent un nombre de nodule ($p < 0,005$) très faible qui ne dépasse pas en moyenne 2 nodules par plant. Cependant, l'inoculation simultanée avec la souche ORS1410 et le mixte de CMA a permis d'augmenter significativement ($p < 0,005$) le nombre de nodule notamment chez les plants co-inoculés avec la combinaison ORS1410-CMA LB (Fig. 69).



Figure 68 : Nodules racinaires des plants de *Lotus creticus* inoculés avec la souche de rhizobium (ORS1410) et soumis au stress salin.



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 69 : Effet des différents inocula sur le nombre de nodules chez les plants de *Lotus creticus* sous stress salin. SI rhiz : Simple inoculation rhizobienne, DI : Double inoculation, Ts : Témoin stressé.

3.2.3.2. Taux de colonisation MA

L'analyse microscopique du statut mycorhizien a révélé la présence de toutes les structures MA (hyphes, vésicules et arbuscules) chez les racines de *Lotus creticus* inoculés avec les différents CMA (Fig. 70).

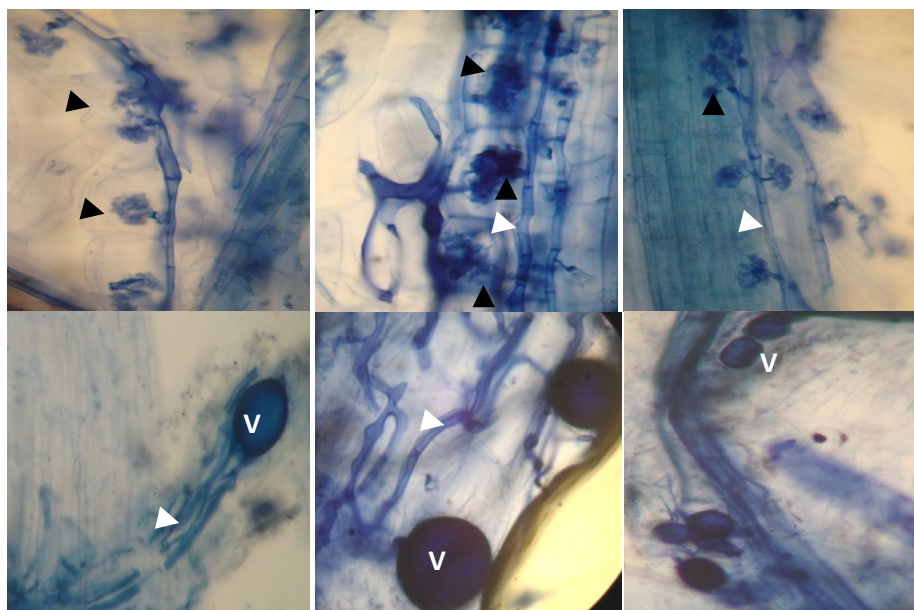
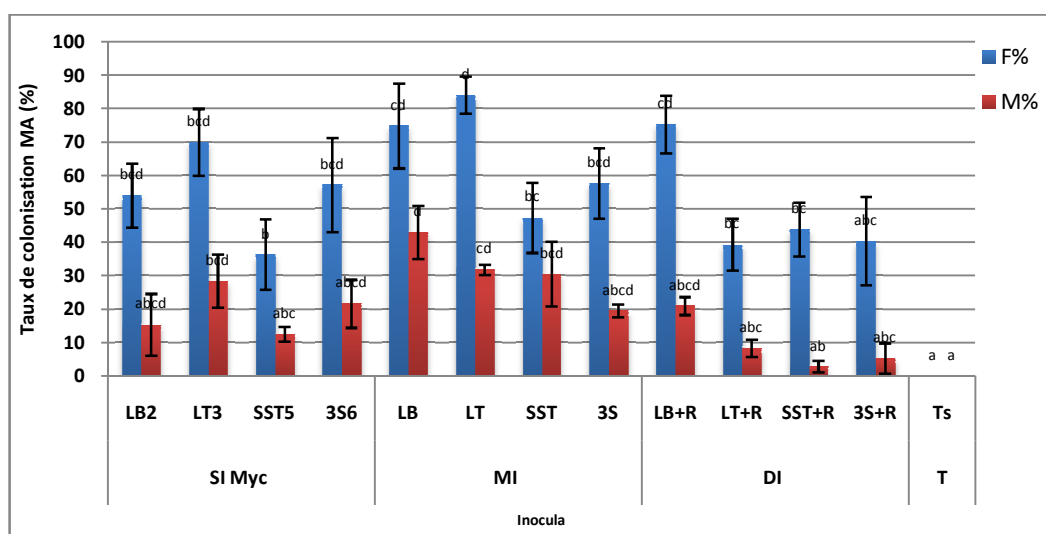


Figure 70 : Racines de *Lotus creticus* colonisées par les différents CMA.
V : vésicule ; hyphes (flèches blanches) ; arbuscules (flèches noires)

Le taux de colonisation MA varie entre les différents types d'inoculations. Globalement, ce taux est amélioré dans le cas de l'inoculation mixte mycorhizienne particulièrement avec les CMA provenant de la rhizosphère de *L. creticus* et dans le cas de l'inoculation double notamment avec la combinaison ORS1410-CMA LB (Fig. 71). Il en est de même pour l'inoculation simple MA qui permet un taux de colonisation important notamment l'isolat LT3.

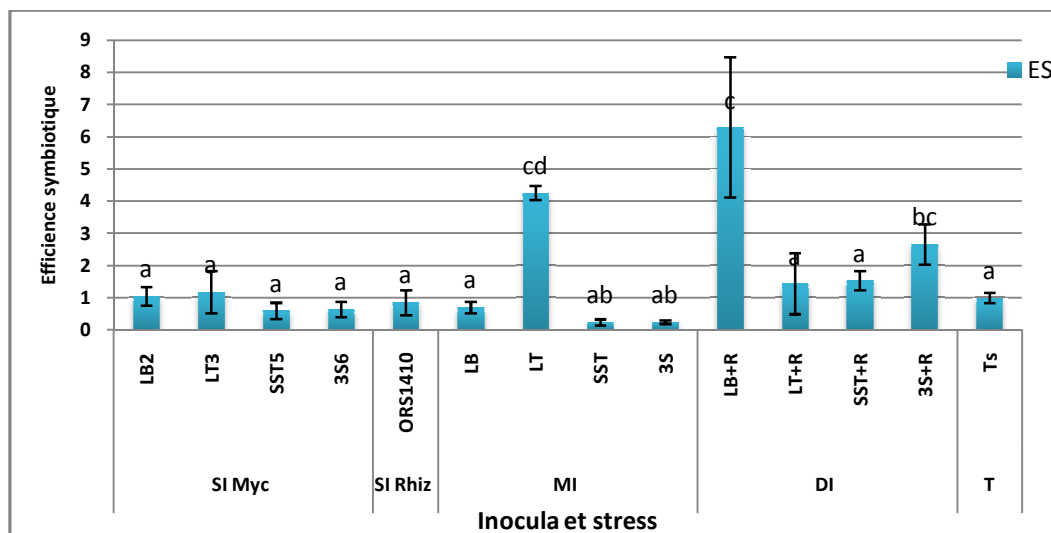


Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 71 : Taux de colonisation MA des plants de *Lotus creticus* inoculés avec les différents inocula. F% : Fréquence de colonisation. M% : Intensité de colonisation. SIMyc : Simple inoculation mycorhizienne, SIRhiz : Simple inoculation rhizobienne, MI : Mixte inoculation, DI : Double inoculation, Ts : Témoin stressé, Tns : Témoin non stressé.

3.2.3.3. L'efficacité symbiotique

D'après la figure 72, comparé au témoin stressé (Ts), seules les inoculations double et mixte avec les CMA LT qui ont permis au *Lotus creticus* d'établir une symbiose efficace. Cette efficacité est par contre diminuée dans le cas des inoculations simples mycorhizienne et rhizobienne. L'efficacité symbiotique la plus élevée est hautement significativement ($p < 0,005$) notée chez les plants inoculés avec les combinaisons ORS1410-CMA LB et ORS1410-CMA 3S et avec le mixte de CMA LT (Fig. 72).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 72 : Efficacité de différentes symbioses des plants de *Lotus creticus* inoculés avec les différents inocula. **SI Myc** : Simple inoculation mycorhizienne, **SI Rhiz** : Simple inoculation rhizobienne, **MI** : Mixte inoculation, **DI** : Double inoculation, **Ts** : Témoin stressé, **Tns** : Témoin non stressé.

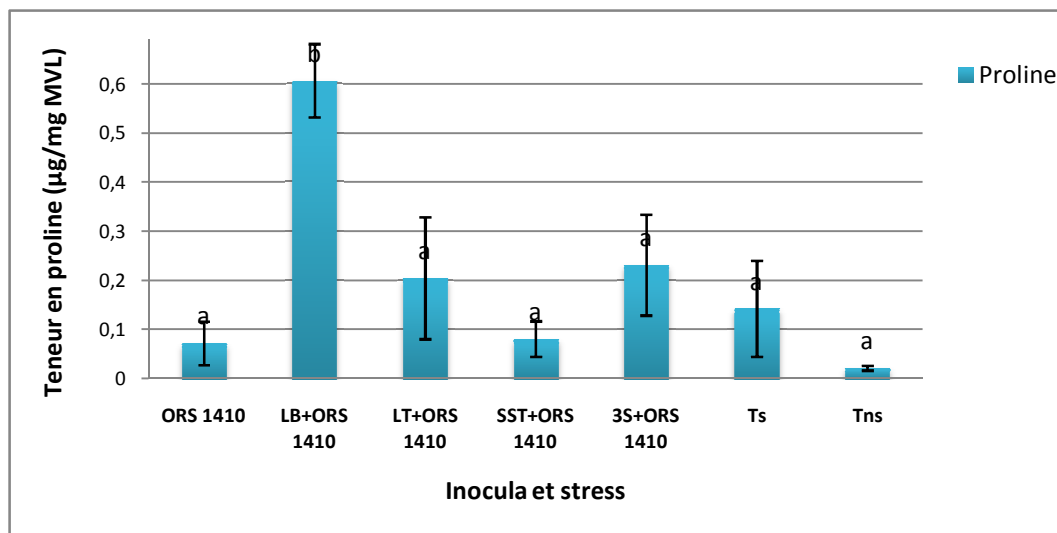
3.2.4. Effet du stress salin et de l'inoculation sur les paramètres biochimiques

Les paramètres biochimiques sont étudiés seulement chez *L. creticus* inoculés avec l'inoculation simple rhizobienne et l'inoculation double rhizobienne et mycorhizienne.

3.2.4.1. La proline

Comparé au témoin non stressé (Tns), une accumulation importante de la proline est observée, sous stress salin, chez *L. creticus* non inoculé (Ts) ($p > 0,05$) (Fig. 73).

A l'exception de l'inoculation avec la souche ORS1410 et la combinaison ORS1410-SST, l'inoculation a induit une augmentation hautement significative ($p < 0,001$) des teneurs en proline spécifiquement chez les plants co-inoculés avec la souche de rhizobium et les mixtes de CMA. L'augmentation la plus élevée est hautement significativement ($p > 0,001$) enregistrée chez les plants co-inoculés avec la combinaison ORS1410-LB avec une augmentation de 323.92% par rapport au témoin stressé (Ts) (Fig. 73).

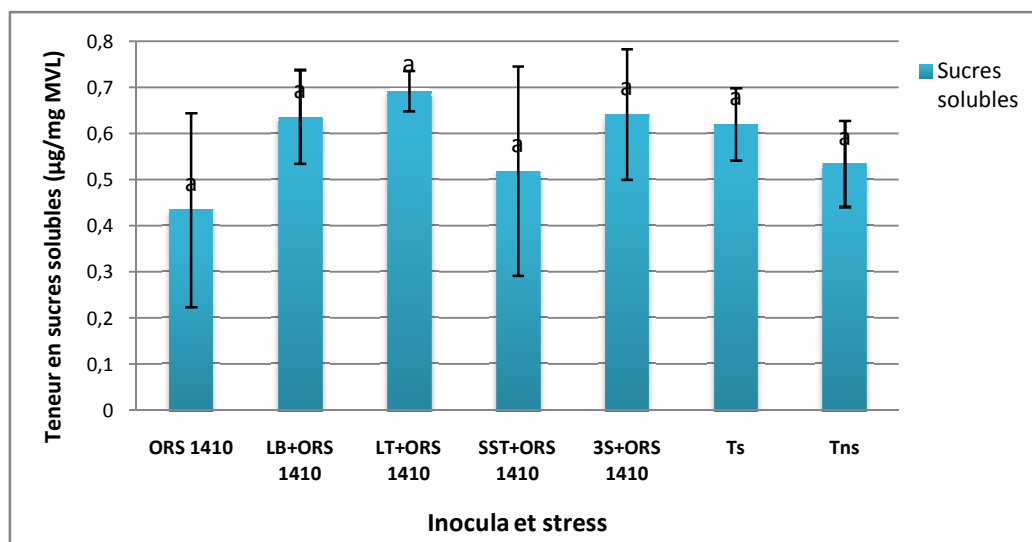


Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 73 : Effet des différents inocula sur l'accumulation de la proline chez les plants de *Lotus creticus* sous stress salin. MVL : Matière végétale lyophilisée.

3.2.4.2. Les sucres solubles

Comparé au témoin non stressé (Tns), le stress salin a induit une accumulation de 16% du contenu en sucres solubles chez *L. creticus* non inoculé (Ts) ($p > 0,05$) (Fig. 74). Cette accumulation est améliorée seulement par l'inoculation avec la combinaison ORS1410- CMA LT par rapport au témoin stressé (Ts) ($p > 0,05$) (Fig. 74).



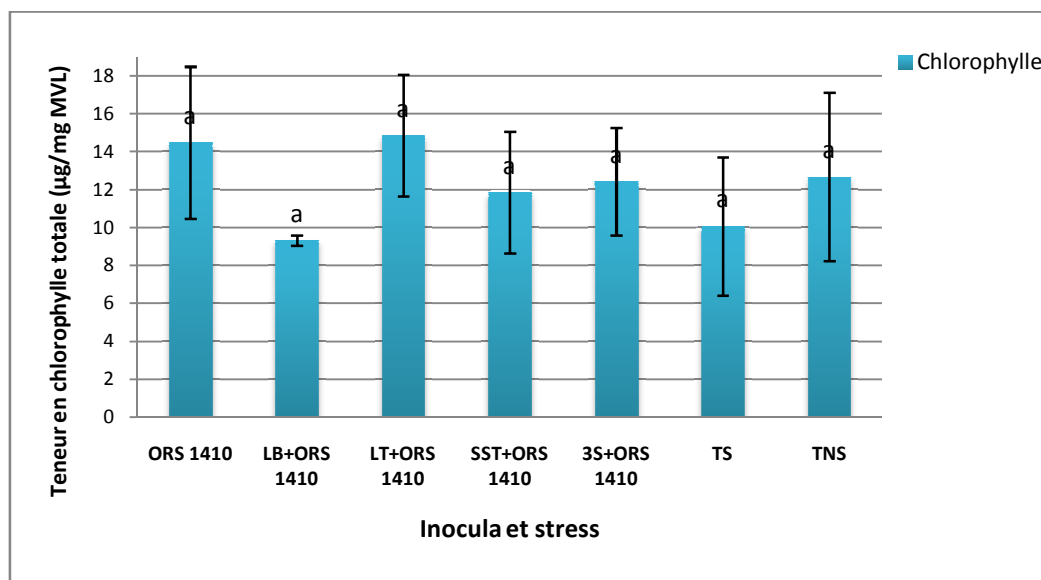
Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 74 : Effet des différents inocula sur l'accumulation des sucres solubles chez les plants de *Lotus creticus* sous stress salin. MVL : Matière végétale lyophilisée.

3.2.4.3. La chlorophylle totale

Sous l'effet du stress salin, la teneur en chlorophylle totale des plants *Lotus creticus* non inoculé (Ts) est diminuée Comparé au témoin non stressé (Tns) (Fig. 75).

L'ensemble des inoculations a induit une augmentation des teneurs en chlorophylle totale, à l'exception de la combinaison ORS1410- CMA LB qui n'a aucun effet sur ce paramètre ($p > 0,05$) (Fig. 75).



Les valeurs représentées par la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de Tukey à $p \leq 0,05$.

Figure 75 : Effet des différents inocula sur l'accumulation de la chlorophylle totale chez les plants de *Lotus creticus* sous stress salin. MVL : Matière végétale lyophilisée.

3.3. Discussion

3.3.1. Effet du stress salin sur les plants d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus* non inoculé

Le stress salin a induit une perturbation des paramètres biométriques et biochimiques. Ces symptômes de stress sont observés par plusieurs auteurs chez diverses plantes (Stewart et Lee, 1974 ; Morales *et al.*, 1998 ; Agastian *et al.*, 2000 ; Muns, 2002 ; Parida *et al.*, 2002 ; Karpe *et al.*, 2012). Le stress salin a induit une diminution non significative de la croissance des plants d'*A. saligna* et de *L. creticus*. Cette diminution est enregistrée également par Soliman *et al.*, (2012) chez *A. saligna* soumis à 6,25, 12,50 ou 25 dS/m de NaCl et CaCl₂, par Hatimi (1999) chez la même espèce soumise à 500 mM de NaCl et par Zou *et al.*, (1995) chez *A. ampliceps* soumis à 100 mM de NaCl pendant deux semaines.

Chez *L. creticus*, cette diminution est observée chez les plants traités avec 140 mM de NaCl (Sánchez-Blanco *et al.*, 1998) et 200 à 400 mM de NaCl (Rejili *et al.*, 2006 ; 2007). Ces auteurs

ont lié cette diminution à la toxicité ionique des ions Na^+ et Cl^- du fait que les plants de *L. creticus* sont incapables de séquestrer ces ions.

La diminution de la biomasse sèche des plants d'*A. saligna* et de *L. creticus* sous l'effet du stress salin peut être corrélée à la réduction du développement racinaire et aérien. La racine est le premier organe qui subit le stress salin. Ce dernier cause un raccourcissement et un épaississement des racines. Munns (1992) a rapporté que le stress salin réduit la croissance des plantes indirectement par la réduction de la surface foliaire et par la sénescence des feuilles âgées. En effet, l'accumulation des ions Na^+ et Cl^- principalement au niveau foliaire provoque une toxicité ionique qui exerce un effet suppresseur sur les feuilles (Lloret *et al.*, 1998 ; Lluch *et al.*, 2007 ; Rejili *et al.*, 2008). Par ailleurs, Garg et Singla (2004) expliquent ce phénomène par le détournement par la plante de l'énergie et des glucides destinés à sa croissance au profit de l'ajustement osmotique.

La diminution de la croissance résulte également de diverses modifications morphologiques et physiologiques tels que 1) la diminution de l'épaisseur de l'épiderme, du mésophylle et des espaces intercellulaires (Parida *et al.*, 2004a) et la diminution de la taille cellulaire (Mensah *et al.*, 2006 ; khedr *et al.*, 2003). 2) la réduction du nombre de chloroplastes, de la surface foliaire et de la densité stomatique (Bruns et Hecht-Buchholz, 1990 ; Romeroaranda *et al.*, 2001). 3) les dommages structuraux des parois cellulaires, la dilation et la réduction de nombre des crêtes mitochondriales. 4) les dommages causés par l'augmentation de l'éthylène induit par le stress (Shaharoon *et al.*, 2006).

Le stress salin a induit aussi une augmentation de la teneur relative en eau (TRE) chez *A. saligna* qui est en accord avec les résultats obtenus par Tadros (2011) chez la même espèce mais en contradiction avec les résultats obtenus chez d'autres plantes (Hassani *et al.*, 2008 ; Leye *et al.*, 2012 ; Bouatrous et Yakhlef, 2014) y compris *A. saligna* (Ayeb *et al.*, 2004 ; Elfeel et Bakhshwain, 2012). Cette augmentation est rencontrée chez l'halophyte *Atriplex nummularia* où une fois la teneur relative en eau augmentée l'ajustement osmotique de cette plante semble être très efficace (Araújo *et al.*, 2006). Ces chercheurs ont conclu que l'augmentation de la teneur relative en eau avec l'augmentation de la salinité indique qu'*Atriplex nummularia* semble avoir un mécanisme efficace pour ajuster osmotiquement le cytosol cellulaire. D'un autre côté, Ighilhariz (1990) a expliqué ce phénomène par les modifications tissulaires : hydratation du parenchyme et des espaces intercellulaire chez *Retama retam* soumis au stress salin, ce qui traduit une certaine succulence (Ighilhariz, 1990) et une réduction du taux de transpiration et de photosynthèse (Black, 1956 ; Silambarasan et Natarajan, 2014). Ceci est confirmé par la corrélation négative entre la teneur relative en eau et le taux de la chlorophylle ($r = -0,286$).

Cependant, le stress salin a induit une diminution de la TRE chez *L. creticus*. Rejili *et al.*, (2006) ont observé que la TRE est améliorée chez les plants de *L. creticus* traité avec 100 mM de NaCl mais au dessus de cette concentration ce paramètre est diminué considérablement avec l'augmentation du stress. Cependant, cette diminution est en contradiction avec les résultats de Sánchez-Blanco *et al.*, (1998) chez *L. creticus* traités avec 140 mM de NaCl.

Concernant les paramètres biochimiques, le stress salin a induit une accumulation de proline et des sucres solubles chez *A. saligna* et *L. creticus*. L'accumulation de la proline est observée également par Hatimi (1999) et Soliman *et al.*, (2012) chez la même espèce et chez *A. senegal* par Hardikar et Pandey (2008). L'accumulation des sucres solubles est rapportée également par Soliman *et al.*, (2012) chez *A. saligna* et par Datta et Kulkarni (2014) chez *A. arabica*. L'accumulation de ces deux osmoprotectants est rapportée aussi chez *L. creticus* par Rejili *et al.*, (2008) et Sanchez *et al.*, (2012).

La capacité d'accumuler la proline est corrélée avec la tolérance des plantes au stress abiotique (Barnett et Naylor, 1966 ; Singh *et al.*, 1972 ; Stewart et Lee, 1974 ; Ashraf, 1989 ; Ighilhariz (1990) et Hasegawa *et al.*, 2000). Elle semble le meilleur indicateur de la résistance au stress pour certains mécanismes (Jampeetong et Brix, 2009). Selon Lei *et al.*, (2007), le déficit hydrique induit une augmentation progressive du contenu en proline par l'augmentation de l'activité enzymatique du Δ -pyrroline-5-carboxylate synthétase (P5CS) qui est induit durant le déficit hydrique. Selon Ashraf et Iram (2005), l'augmentation de la proline est liée au déclin des protéines totales. L'activité des enzymes impliquées dans la biosynthèse des protéines et la dégradation de la proline est réduite en condition de stress salin (Manchada et Garg, 2008). En effet, le stress salin amplifie l'activité des protéases qui hydrolysent les protéines en acides aminés destinés à être stockés et/ou utilisés dans l'ajustement osmotique (Parida *et al.*, 2004 ; Ezzine et Ghorbel, 2006). De plus, la dégradation des protéines est induite également par l'ABA (Cooke *et al.*, 1979 ; Hare *et al.*, 2003). Cette phytohormone est positivement corrélée avec l'accumulation de la proline (Stewart, 1980 ; Manivannan *et al.*, 2008 ; Costa *et al.*, 2011). D'un autre coté, la salinité inhibe l'oxydation de la proline dans la mitochondrie et altère la perméabilité de la membrane mitochondriale (Miller *et al.*, 1971 ; Sells et Koeppel, 1980). Elle inhibe ainsi l'incorporation de la proline aux protéines, ce qui mène à l'accumulation de la proline en condition de stress (Stewart, 1977).

La proline peut agir comme un osmolyte, un capteur des ERO et un chaperon moléculaire stabilisateur de la structure des protéines protégeant ainsi les cellules contre les dommages causés par le stress (Hare et Cress, 1997 ; Rhodes *et al.*, 1986 ; Verbruggen et Hermans, 2008 ; Szabados et Savoure, 2010). Elle pourrait, également, intervenir dans la régulation du pH

cytoplasmique ou constituer une réserve d'azote utilisée par la plante postérieurement durant la période du stress (Rabie et Almadini, 2005 ; Hassani *et al.*, 2014).

La salinité et la sécheresse conduisent généralement à une diminution de la teneur en amidon et à l'accumulation des sucres solubles notamment dans les feuilles (Todaka *et al.*, 2000 ; Kaplan et Guy, 2004 ; Basu *et al.*, 2007 ; Kempa *et al.*, 2008). L'augmentation des sucres solubles est due, selon Munns *et al.*, (2006), à la dégradation des réserves amyliques, par leur conversion rapide en saccharose suite à une inhibition de la synthèse de l'amidon. Ces sucres qui s'accumulent en réponse au stress peuvent fonctionner comme des osmolytes pour maintenir la turgescence des cellules, stabiliser les membranes et les enzymes déshydratées et protéger les différentes structures biologiques des dommages du stress (Madden *et al.*, 1985 ; Kaplan et Guy., 2004 ; Soliman, 2008).

Le stress salin a induit une diminution de la chlorophylle totale chez *A. saligna* et *L. creticus*. Cette diminution est notée également chez *A. saligna* traitée avec une solution de NaCl de 12,5 ds/m (Soliman *et al.*, 2012) et chez *A. arabica* traitée avec des solutions de NaCl de 1,04 - 2,1 - 3,78 - 5,94 jusqu'à 8,26 dS/m (Datta et Kulkarni, 2014). Cette diminution est observée aussi par Diaz *et al.*, (2005) chez *L. glaber* et *L. corniculatus* sous stress hydrique.

Selon Netendo *et al.*, (2004) et Chavez *et al.*, (2009), l'accumulation des ions Na⁺ et Cl⁻ affectent la teneur en chlorophylle totale par l'inhibition de sa synthèse ou par l'accélération de sa dégradation. Grattan et Grieve (1994) ont rapporté que le NaCl a un effet antagoniste sur l'absorption de l'azote, composant essentiel des chlorophylles. Il affecte négativement aussi d'autres éléments minéraux, principalement le magnésium. Plusieurs auteurs ont rapporté que la réduction du Mg⁺², nécessaire pour la biosynthèse de la chlorophylle, affecte négativement la biosynthèse de la chlorophylle et par conséquent la réduction de la concentration de chlorophylle totale et de la photosynthèse (Feigin *et al.*, 1991 ; Giri et Mukerji, 2004 ; Murkute *et al.*, 2006 ; Sheng *et al.*, 2008 ; Evelin *et al.*, 2009). D'un autre côté, plusieurs auteurs ont lié le déclin de la chlorophylle totale à l'accumulation des solutés compatibles foliaires (Tahri *et al.*, 1998 ; Al sohbi *et al.*, 2006 ; Hassani *et al.*, 2014). Ces derniers auteurs ont suggéré l'existence d'une connexion vraisemblable entre les voies de biosynthèse de la chlorophylle totale et de la proline. Une compétition entre ces deux composés sur leur précurseur commun, le glutamate, peut être à l'origine de cette évolution (Grennan, 2006). De même, Al sohbi *et al.*, (2006) ont rapporté que l'accumulation des sucres solubles induit un feedback négatif sur le processus photosynthétique.

3.3.2. Effet de l'inoculation sur la réponse des plants d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus* au stress salin

Globalement, l'inoculation a permis d'améliorer le développement des plants d'*A. saligna* et de *Lotus creticus* et de limiter les effets négatifs du stress salin. Elle a induit une augmentation de la biomasse de ces plantes. Ce phénomène est observé chez *A. saligna* (Hatimi, 1999 ; Soliman *et al.*, 2012), *Acacia* spp. (Marcar *et al.*, 1991), *A. ampliceps* (Zou *et al.*, 1995), *A. auriculiformis* et *A. nilotica* (Giri *et al.*, 2003 ; 2007), *A. arabica* (Datta et Kulkarni, 2014), *Lotus japonicum* (López *et al.*, 2006) et chez *L. glaber* (Sannazzaro *et al.*, 2006).

Cet effet positif est expliqué par une meilleure nutrition azotée, un meilleur statut hydrique, une meilleure acquisition de minéraux et de la matière organique grâce à la symbiose rhizobienne et une meilleure nutrition phosphatée, minérale et hydrique grâce à la symbiose MA (Asghar *et al.*, 2003 ; Aliasgharad *et al.*, 2006 ; Khushi *et al.*, 2008 ; Ferguson *et al.*, 2010 ; Oufdou *et al.*, 2014 ; Liu *et al.*, 2015).

En condition de stress salin, les rhizobia induisent la croissance des plantes directement par la production de métabolites ou substances tels que les sidérophores, les lumichromes, les lipo et exo-polysaccharides (LCOs et EPS), l'enzyme ACC désaminase qui hydrolyse les ACC (précurseur de l'éthylène dans la plante) (Ma *et al.*, 2004 ; Nukui *et al.*, 2006 ; Hafeez *et al.*, 2006 ; Duan *et al.*, 2009) etc. et par la fixation, la solubilisation et l'augmentation de l'absorption des éléments minéraux. Les rhizobia convertissent le phosphate fixé ou insoluble par des processus de chélation, acidification, échange des réactions, production de l'acide gluconique, mobilisation des liaisons phosphores par la libération des enzymes phosphatases et des acides organiques tels que l'acide citrique, a. glutamique, a. carbonique (Abd-Alla, 1994 ; Chung *et al.*, 2005 ; Rodriguez *et al.*, 2006 ; Afzal et Bano, 2008). de Varennes et Goss (2007) et Kaschuk *et al.*, (2010) ont attribué ainsi cet effet à la production de métabolites secondaires tels que les antibiotiques et les phytohormones qui améliorent les processus physiologiques et par conséquence la croissance des plantes. Dans ce sens, plusieurs auteurs ont déclaré que les rhizobia produisent des hormones de croissance végétale telles que les auxines et les gibbérellines qui sont impliqués dans la réduction des symptômes de sénescence, l'amélioration de la tolérance des végétaux, l'induction d'une meilleure croissance (Antoun *et al.*, 1998 ; Rashad *et al.*, 2001 ; Aliasgharad *et al.*, 2006 ; Reichman, 2007 ; Khushi *et al.*, 2008 ; Bianco *et al.*, 2009 ; Vargas *et al.*, 2010 ; Afzal *et al.*, 2010). Le rôle des rhizobia dans l'augmentation de la production des enzymes antioxydantes est dû également à l'amplification de la synthèse des flavonoïdes chez les plantes hôtes qui ont une activité antioxydante contre les radicaux libres générés par le stress salin (Zhao *et al.*, 2009). La capacité de produire des phytohormones est notée également chez les CMA (Danneberg *et al.*, 1992 ; Jahromi *et al.*, 2008) mais il est admis

que la symbiose MA augmente la tolérance de sa plante hôte durant le stress salin par l'amélioration de sa croissance, principalement par l'amélioration de sa nutrition phosphatée (Hanway et Heidel, 1952 ; Hirrel et Gerdemann, 1980 ; Poss *et al.*, 1985 ; Al-Karaki, 2000) et en la modification de la balance K^+/Na^+ (Hanway et Heidel, 1952 ; Ojala *et al.*, 1983 ; Mohammad *et al.*, 2003 ; Rabie et Almadini, 2005 ; Giri *et al.*, 2007 ; Porras-Soriano *et al.*, 2009 ; Hammer *et al.*, 2011a ; Estrada *et al.*, 2013 ; Garcia *et al.*, 2014). Giri *et al.*, (2007) ont montré que *A. nilotica* colonisée avec le CMA *Glomus fasciculatum* présentent une concentration élevée en K^+ dans les tissus aérien et racinaire sous stress salin. Il semblerait donc que l'accumulation élevée en K^+ chez les plantes mycorhizées durant le stress salin peut aider à maintenir un ratio élevé de K^+/Na^+ , empêchant ainsi la perturbation de divers processus enzymatiques et l'inhibition de la synthèse des protéines. Cet effet positif conduit également à l'amélioration du statut nutritionnel (P, N, Mg et Ca) (Thomson *et al.*, 1990 ; Jindal *et al.*, 1993 ; Porcel et Ruiz-Lozano, 2004 ; Al-Garni, 2006 ; Flowers et Colmer, 2008 ; Ortiz *et al.*, 2014).

L'inoculation a amélioré le statut hydrique surtout chez *L. creticus* et plusieurs auteurs ont rapporté que la symbiose mycorhizienne améliore le statut de l'eau des plantes stressées (Porcel et Ruiz-Lozano, 2004 ; Zhu *et al.*, 2012). Cette amélioration peut être due directement à l'absorption de l'eau par les hyphes extra-racinaires (Ruiz-Lozano *et al.*, 1995) ou indirectement par l'amélioration du statut nutritionnel de la plante hôte (Subramanian et Charest, 1997), l'amélioration de l'ajustement osmotique (Wu et Xia, 2006), la régulation des stomates par des signaux hormonaux (Aroca *et al.*, 2008), la modification de l'architecture racinaire (Berta *et al.*, 1993 ; 2005 ; Gamalero *et al.*, 2002 ; 2004) et l'augmentation de la conductivité de l'eau (Augé, 2004). Ruiz-Lozano et Aroca (2010) ont lié ce dernier effet à la régulation des aquaporines de la plante hôte. En effet, Ouziad *et al.*, (2006) ont observé une réduction des aquaporines racinaires chez les plants de tomate pré-inoculés avec une mixture de *Glomus geosporum* et *G. intraradices*, suggérant que les CMA ont un impact majeur sur la distribution de l'eau dans la plante hôte et la facilitation de son transfert à partir des racines jusqu'aux feuilles. Chez le haricot, Aroca *et al.*, (2007) ont observé une amélioration du flux hydrique à travers les racines des plants mycorhizés et ont rapporté que cet effet est ainsi corrélé avec l'amélioration de l'expression de trois aquaporines. Les résultats de plusieurs auteurs suggèrent que chaque gène codant des aquaporines répond différemment à la colonisation MA suivant le stress imposé (Ouziad *et al.*, 2006 ; Aroca *et al.*, 2007 ; Jahromi *et al.*, 2008). Cette différence peut résulter de la variété de la plante hôte, de l'espèce fongique testée, le mode d'application du stress et la complexité de l'expression des différents membres de la grande famille des aquaporines (Sarda *et al.*, 1999).

L'inoculation a induit une accumulation de la proline sous stress salin. Cette accumulation est rapportée chez diverses plantes inoculées avec les rhizobia (Ashraf et Bashir, 2003 ; Khadri *et al.*, 2006 ; Zhao *et al.*, 2009), avec les CMA (Jindal *et al.*, 1993 ; Sharifi *et al.*, 2007 ; Talaat et Shawky, 2011) et avec la combinaison des rhizobia et des CMA (Goicoechea *et al.*, 1998 ; Hatimi *et al.*, 1999 ; Soliman *et al.*, 2012). Dans le cas de la symbiose rhizobienne, cette accumulation est due selon Bianco et Defez (2009) à la production de la phytohormone AIA par le microsymbiote rhizobien. Girousse *et al.*, (1996) ont émis l'hypothèse que la proline synthétisée dans les nodosités est transloquée vers les feuilles où elle est distribuée *via* le phloème aux jeunes organes en développement. Par contre, dans le cas de la symbiose mycorhizienne, plusieurs travaux ont montré que durant le stress salin les plantes non inoculées accumulent des teneurs en proline supérieures à celles des plantes mycorhizées (Wang *et al.*, 2004 ; Rabie et Almadini, 2005 ; Jahromi *et al.*, 2008 ; Sheng *et al.*, 2011). Ces résultats suggèrent que l'accumulation de la proline est due à la salinité et non pas nécessairement à la symbiose MA. Ruiz-Lozano *et al.*, (2011) ont rapporté que l'accumulation de la proline est supérieure dans les racines des plants de laitue mycorhizés que celle du témoin non inoculés, suggérant que cette accumulation permet de faire face au faible potentiel hydrique des sols stressants et de maintenir un gradient de potentiel hydrique favorable à l'entrée de l'eau dans les racines (Porcel et Ruiz-Lozano, 2004).

L'inoculation a induit une accumulation de sucres solubles mais seulement avec la souche S4 et les combinaisons S4-AT et S4-SST chez *A. saligna* et les combinaisons ORS1410-LT et ORS1410-3S chez *L. creticus*. Chez *A. saligna*, Soliman *et al.*, (2012) ont noté une augmentation des teneurs en glucides chez les plants inoculés avec une souche rhizobienne ou mycorhizienne, cette augmentation est plus élevée chez les plants inoculés avec les deux microsymbiotes. Cette augmentation est notée également chez *A. arabica* par Datta et Kulkarni (2014).

Par ailleurs, durant le stress salin, la translocation des produits de la photosynthèse vers le nodule est limitée ce qui provoque une accumulation des sucres solubles principalement foliaire (Soussi *et al.*, 1998).

L'augmentation de l'accumulation des sucres solubles chez les plantes mycorhizées est considérée comme un mécanisme de défense contre le stress salin (Thomson *et al.*, 1990 ; Talaat et Shawky, 2011 ; Sheng *et al.*, 2011). Cette augmentation est probablement due à l'hydrolyse de l'amidon en sucres chez les plantes mycorhizées et indirectement à l'amélioration de la nutrition et du taux photosynthétique de la plante hôte ou bien résulte de la demande du carbone par les CMA (Nemec, 1981 ; Finlay et Söderström, 1992 ; Swaefy *et al.*, 2007 ; Marulanda *et al.*, 2009 ; Ruiz-Lozano *et al.*, 2012). En revanche, d'autres auteurs signalent une corrélation négative entre

l'accumulation des sucres et la colonisation MA (Pearson et Schweiger, 1993 ; Sharifi *et al.*, 2007). En effet, pour leur développement et pour améliorer l'architecture racinaire de la plante hôte, les symbiotes mycorhiziens dépendent absolument du carbone fourni par la plante hôte (environ 20% du carbone) (Marschner et Dell, 1994 ; Parniske, 2008 ; Zou et Wu, 2011).

L'inoculation (particulièrement la double inoculation) a induit ainsi une augmentation des teneurs en chlorophylle totale chez les plants d'*A. saligna* et de *L. creticus*. Cette augmentation est rapportée également par Soliman *et al.*, (2012) chez *A. saligna* inoculée avec une souche de rhizobium et/ou un mixte de CMA. Cet effet positif de l'inoculation est observé aussi chez *Zea mays* (Feng *et al.*, 2002), *Capsicum annum* (Kaya *et al.*, 2009), *Solanum lycopersicum* (Hajiboland *et al.*, 2010) et *Acacia arabica* (Datta et Kulkarni, 2014). Ces derniers auteurs ont rapporté que l'inoculation réduit l'effet négatif de la salinité sur la biosynthèse de la chlorophylle. Elle améliore la nutrition azotée et aide à réduire l'effet antagoniste du NaCl sur l'absorption de l'azote, le composant essentiel de la chlorophylle (Grattan et Grieve, 1994 ; Kaya *et al.*, 2009). D'après Aliasgharзад *et al.*, (2006), les symbioses rhizobienne et mycorhizienne permettent également une augmentation des teneurs en potassium et en azote. Ces derniers jouent un rôle important dans le comportement des stomates en condition de stress abiotique en atténuant l'effet toxique des ions Na⁺ et Cl⁻, améliorant ainsi la photosynthèse. D'un autre côté, l'inoculation est impliquée également dans l'amplification de la production des enzymes antioxydantes (Manchada et Garg, 2008 ; Zahran, 2010) et dans la réduction des effets néfastes des radicaux libres (Bianco et Diefez, 2004 ; Tejera *et al.*, 2006 ; Fernandez-Pascual *et al.*, 2007 ; Khushi *et al.*, 2008 ; Naz *et al.*, 2009). Cependant, Sheng *et al.*, (2008) ont suggéré que l'effet de la symbiose MA sur la capacité photosynthétique du maïs est due à l'amélioration du statut hydrique et de la concentration des chlorophylle par les CMA. Hajiboland *et al.*, (2010) ont montré que la symbiose MA améliore le contenu en chlorophylle en augmentant la conductance stomatique et en protégeant le processus biochimique du PSII contre la salinité. Cette protection est notée seulement en condition de stress salin.

3.3.3. Comparaison de l'effet de différentes inoculations sur la réponse des plants d'*Acacia saligna* et de *Lotus creticus* au stress salin

Les résultats obtenus montrent que l'inoculation a amélioré le développement et la tolérance des plants d'*A. saligna* et de *L. creticus*. Les réponses mises en jeu diffèrent d'un type d'inoculation à l'autre, par exemple, chez *A. saligna* la simple inoculation MA n'a amélioré que le poids sec et la teneur en chlorophylle totale, alors que le mixte de CMA a induit une augmentation de tout les paramètres analysés à l'exception des sucres solubles.

Les isolats AT6, LB2, LB3, SST5 et 3S6 n'ont pas amélioré le développement des plantes d'intérêts. Plusieurs auteurs ont signalé l'inefficacité d'un seul CMA en conditions normale et de stress (Keunho *et al.*, 2005 ; Jeong *et al.*, 2006). En effet, les microorganismes du sol influent sur la formation et le fonctionnement de la symbiose MA (Azcon-Aguilar et Barea, 1992 ; Barea *et al.*, 1997). Les bactéries ayant un effet stimulant jouent un rôle sur la croissance du mycélium des CMA (Garbaye, 1994 ; Barea *et al.*, 1997 ; Frey-Klett *et al.*, 1997). Le phosphate solubilisé microbiologiquement peut être exploité par le mycélium de CMA, ce qui développe une interaction microbienne synergétique (Barea *et al.*, 1997). Les conditions aseptiques de notre culture, qui élimine l'effet assistant des microorganismes de sols, peuvent être une cause de cette inefficacité. Hu *et al.*, (2010) ont rapporté que l'inoculum riche en CMA diversifiés est écologiquement plus bénéfique. Cependant, le mixte de CMA du SST a généralement un effet négatif sur le développement d'*A. saligna* et de *L. creticus*. Récemment, la symbiose MA est considérée comme un continuum mutualisme parasitisme basé sur les variations des échanges de C/P entre les deux symbiotes (Sensoy *et al.*, 2007). Ces CMA sont considérés comme des parasites en utilisant une voie symbiotique très évoluée pour coloniser les racines des plantes hôtes et bénéficier du carbone sans leur offrir aucun avantage nutritionnel (Kiers et van der Heijden, 2006).

Il est rapporté que le mixte de CMA est plus efficace que l'inoculation avec une seule espèce dans l'amélioration de la tolérance des plantes au stress salin mais la relation interspécifique entre les CMA n'est pas bien comprise (Jeong *et al.*, 2006). Durant le stress salin, Giri *et al.*, (2003) ont rapporté que la croissance d'*Acacia auriculiformis* varie suivant le microsymbiote fongique utilisé et que l'inoculation avec un mixte de CMA améliore nettement la biomasse, le taux de colonisation MA, la concentration en K^+ , le niveau de PO_4^{2-} et le contenu en chlorophylle. Datta et Kulkarni (2014) ont montré que *Glomus mosseae* et *G. fasciculatum* ont réduit l'effet néfaste du sel et ont amélioré la croissance d'*Acacia arabica* notamment lorsque les deux CMA sont associés et ceci par l'amélioration du taux de colonisation racinaire. La diversité des CMA augmente la productivité des plantes par une meilleure exploitation efficace du phosphore du sol et une meilleure utilisation des ressources (van der Heijden *et al.*, 1998).

Cette amélioration est plus élevée lorsque les CMA sont inoculés simultanément avec les rhizobia. Ces résultats sont confirmés par les travaux de Soliman *et al.*, (2012) qui ont montré que la double inoculation rhizobium-CMA a permis à *A. saligna* de maintenir son ajustement osmotique, exprimé par une amélioration de la croissance, la nodulation, la nutrition minérale, le contenu en chlorophylle, la proline et par une réduction du sodium, grâce à l'interaction synergique entre les rhizobia et les CMA. Hatimi *et al.*, (1999) ont souligné le rôle de la souche *Bradyrhizobium* sp dans la tolérance d'*A. saligna* au sel en améliorant sa croissance et sa

nutrition. Cependant, une double inoculation avec cette souche et un mixte de CMA a induit un effet positif supplémentaire augmentant ainsi la tolérance d'*A. saligna* à la salinité. En effet, l'amélioration de la nutrition phosphatée des plantes par les CMA favorise le fonctionnement de la nitrogénase des rhizobia, augmente la fixation d'azote et par conséquent le développement des plantes et des CMA est amélioré (Johanson *et al.*, 2004). Les CMA n'affectent pas seulement le développement et le nombre de nodules mais peuvent aussi modifier la structure des bactéroïdes dans le nodule. De plus, il est admis que la symbiose MA peut atténuer l'effet négatif de la salinité et de la sécheresse sur la nodulation et la fixation d'azote (Ruiz-Lozano *et al.*, 2001 ; Rabie et Almadini, 2005).

Une différence est notée entre l'effet des combinaisons S4-CMA des sites salins (3S et SST) et S4-CMA isolés de la rhizosphère d'*A. saligna* (AT) sur les teneurs en sucres solubles. La combinaison S4-AT a induit une diminution des sucres solubles, alors que l'inverse est obtenu par la combinaison S4-3S et SST. Les plants inoculés avec la combinaison S4-CMA AT présentent les meilleurs taux de croissance et de nombre de nodule. Ceci est exprimé par le taux d'efficacité symbiotique qui est plus élevé chez les plantes co-inoculées avec cette combinaison. En revanche c'est la combinaison S4-CMA SST qui présentent les meilleurs paramètres biochimiques (proline, sucres solubles, chlorophylle totale). En inoculation mixte, c'est le mixte de CMA AT qui présente la meilleure biomasse sèche et teneur en proline exprimé par le taux d'efficacité symbiotique plus élevé.

Chez *L. creticus* cette différence est notée entre les CMA provenant de la rhizosphère de cette plante et ceux des sols salins. Par rapport à ces derniers, les CMA LT et LB ont induit une amélioration plus élevée de la croissance et de tous les paramètres étudiés, Cependant, une différence est notée entre ces deux combinaisons ; la croissance et la teneur en proline sont plus élevées dans le cas de l'inoculation double ORS1410-LB alors que la teneur relative en eau, les teneurs en sucres solubles et en chlorophylle totale sont améliorées par la combinaison ORS1410-LT. Ceci suggère que les CMA présentent une divergence dans l'efficacité et le mécanisme impliqué dans la tolérance des plantes au stress salin. Plusieurs auteurs ont observé que les CMA divergent fonctionnellement, différentes espèces ou isolats présentent une hétérogénéité de performance dans la croissance des hyphes, l'absorption fongique du P, le transport symbiotique du P et la colonisation MA racinaire (Allen *et al.*, 1995 ; Smith *et al.*, 2003 ; Munkvold *et al.*, 2004 ; Jeong *et al.*, 2006). En effet, Smith *et al.*, (2000) ont trouvé que les CMA *Scutellospora calospora* et *Glomus caledonium* ont différentes stratégies pour vivre en symbiose avec leur plante hôte. Copeman *et al.*, (1996) ont conclu que la population de CMA isolée d'un sol non salin a induit une augmentation de la croissance des parties aériennes de la tomate et de la séquestration des ions Cl^- dans les feuilles tandis que celle isolée du sol salin a

induit une diminution de la croissance, particulièrement les racines, et a induit une diminution de la séquestration des ions Cl^- dans les feuilles. Il en est de même pour le coton (Tian *et al.*, 2004) ; inoculé avec *Glomus mosseae* isolé du sol non salin, il présente une biomasse et des concentrations plus élevées en phosphore et moins élevées en Na^+ et Cl^- que le coton inoculé avec la même espèce isolé du sol salin, déduisant que le mécanisme impliqué par les CMA dans la protection des plantes contre l'effet négatif de la salinité peut différer suivant leur capacité d'influer sur l'absorption des ions Na^+ et Cl^- .

3.4. Conclusion partielle

Le stress salin a affecté négativement le développement des plants d'*A. saligna* et de *L. creticus*. Il a induit une réduction du poids sec du contenu en chlorophylle totale. Les teneurs en proline et en sucres solubles sont augmentées, la teneur relative en eau chez *L. creticus* est diminuée alors qu'elle est augmentée dans le cas d'*A. saligna*. Cette augmentation de la teneur relative en eau, qui traduit une succulence, caractéristique des halophytes, confirme la tolérance d'*A. saligna* au stress salin.

Globalement, l'inoculation d'*A. saligna* et de *L. creticus* a permis de freiner les effets néfastes de la salinité. Les plantes inoculées ont présenté une croissance améliorée, une augmentation du contenu en chlorophylle qui reflète une amélioration de la photosynthèse, une augmentation des teneurs en proline et en sucres solubles qui peuvent agir comme osmoprotectant et une augmentation de la teneur relative en eau (particulièrement chez *L. creticus*) confirmant l'effet positif des CMA dans l'amélioration de la nutrition et du statut hydrique des plantes.

Cette amélioration est plus marquée lors de la double inoculation avec le mixte de CMA et la souche de rhizobium, soulignant la relation synergétique et bénéfique entre ces deux microsymbiotes. Cependant, l'effet neutre ou négatif de l'inoculation simple MA par rapport au mixte de CMA indique que l'inoculum riche en CMA diversifiés est plus bénéfique.

Une différence est notée entre les effets des CMA des sites salins et de ceux isolés de la rhizosphère d'*A. saligna* et de *L. creticus* provenant des sols dunaires, indiquant que les CMA présentent une divergence dans leur mécanisme impliqué dans la tolérance des plantes au stress salin et que leur efficacité n'est pas liée à leur adaptation au sel ni à la plante hôte dans le cas d'*A. saligna* alors qu'elle est liée à la plante hôte dans le cas de *L. creticus*.

Conclusion générale et perspectives

Conclusion générale et perspectives

Les différents travaux réalisés dans cette thèse ont permis d'atteindre les objectifs fixés. Le statut mycorhizien de deux sites salins et du sol rhizosphérique des plantes d'intérêts est étudié. Pour cela, cinq sites d'étude ont été ciblés dans la région d'Ain Témouchent et de Saida ; **AT** : *Acacia saligna* à Terga, **LT** : *Lotus creticus* à Terga, **LB** : *L. creticius* à Ouled Boudjemaa, **3S** : *Arthrocnemum macrostachyum* à Saida, **SST** : *A. macrostachyum* à Terga. Cette étude nous a permis de comprendre le comportement, la répartition et la diversité des CMA dans ces sols et en association avec les espèces végétales d'intérêts.

L'analyse du statut MA a montré l'omniprésence des CMA dans les sites dunaires (AT, LT, LB) et salins (3S, SST), malgré leurs conditions stressantes, témoignant d'une activité microbiologique non négligeable. Cette analyse a décelé une différence significative entre les sites salins et les sites dunaires. Ces derniers, contrairement aux sols salins, abritent un nombre réduit de propagules MA mais des racines fortement mycorhizées suggérant que la salinité affecte négativement la germination des spores et la colonisation racinaire des plantes hôtes, provoquant ainsi l'accumulation des spores dans le sol.

Sur la base des caractères morphologiques des spores, une diversité de Glomales a été mise en évidence dans les différents sites d'étude. Cette diversité est plus importante dans les sols dunaires que dans les sols salins. Les valeurs de l'indice de diversité de Shannon et Weiner et de l'équitabilité de Pielou ont indiqué que les conditions des sols dunaires sont favorables à toutes les espèces MA, leur offrant les mêmes chances de survie et favorisent une distribution équitable des espèces. Par contre, dans les sites salins, il existe une disproportionnalité au niveau de la répartition des espèces, certaines espèces présentent de grands effectifs d'individus au détriment des autres.

Sur cette base, une collection de 45 morphotypes natifs des sols salins et de la rhizosphère d'*A. saligna* et de *L. creticus* est également constituée. La présence, la dominance et l'absence des différents morphotypes varient d'un site ou d'une région à l'autre. Ainsi, il a été constaté que les conditions édaphiques et pédologiques affectent le comportement, la diversité et la distribution des CMA.

Pour confirmer les résultats de la diversité des CMA, l'orientation de ce travail vers une étude moléculaire permettra d'identifier les différents morphotypes.

Un inoculum mycorhizien natif des sols salins et de la rhizosphère des plantes d'intérêts a été préparé pour l'inoculation d'*A. saligna* et de *L. creticus*, les 45 morphotypes ont été cultivés,

multipliés puis sélectionnés en se basant sur leur performance en condition de stress salin et hydrique.

Une culture monosporelle d'une spore représentative de chaque morphotype a été réalisée en association avec le maïs. Après les deux mois de culture, les différents morphotypes isolés ont pu germer, coloniser faiblement le maïs et sporuler pour un nombre très faible de morphotypes. La meilleure colonisation a été obtenue par les morphotypes isolés des sols dunaires, particulièrement de la rhizosphère d'*A. saligna*. Cette étape nous a permis de produire des inocula de 42 morphotypes sous différentes formes (sols contenant de propagules MA, spores MA, racines mycorhizées) issus de différentes régions, sols, sites et d'espèces végétales.

Afin de sélectionner de chaque site un isolat performant en condition de stress, la performance des 42 morphotypes a été testée en condition de stress salin et hydrique. Ce test a permis de classer les différents isolats, selon leur effet sur la croissance du sorgho, en trois groupes : les isolats qui améliorent la croissance des plantes, les isolats dont malgré leur présence, le poids sec des plantes est réduit et les isolats qui n'ont aucun effet sur ce paramètre. Les résultats obtenus ont montré également que tous les isolats du second proviennent des sols salins et que les isolats des sites dunaires LT (*L. creticus* à Terga) et AT6 sont les plus performants en condition de stress salin et hydrique.

De chaque sol, un isolat a été sélectionné pour son utilisation ultérieure dans l'inoculation des plants d'*A. saligna* et de *L. creticus*. Ces isolats sont AT6, LT3, LB2, SST5 et 3S6 isolés respectivement des sites AT, LT, LB, SST et 3S.

Pour étudier le rôle des symbioses mycorhizienne et rhizobienne dans la tolérance des plants d'*A. saligna* et de *L. creticus*, l'effet des inoculations **simple mycorhizienne**, **simple rhizobienne**, **mixte mycorhizienne** et **double mycorhizienne et rhizobienne** est évalué. Chaque inoculation mycorhizienne a compris des inocula provenant des sites salins ou de la rhizosphère de la plante d'intérêt.

Une première comparaison entre le témoin stressé et le témoin non stressé a montré que le stress salin a affecté négativement le développement d'*A. saligna* et de *L. creticus*. Il a induit une réduction du poids sec et du contenu en chlorophylle totale. Simultanément, il a induit une augmentation des teneurs en proline et en sucres solubles. Il a induit également une diminution de la teneur relative en eau chez de *L. creticus* et une augmentation de ce paramètre chez *A. saligna*. Cette augmentation, qui est une caractéristique des halophytes, confirme la tolérance d'*A. saligna* au stress salin.

L'effet bénéfique de l'inoculation sous stress salin est observé entre les plantes inoculées stressées et le témoin non inoculé stressé. Elle a amélioré la croissance des plantes, les teneurs en chlorophylle qui reflètent une amélioration de la photosynthèse, les teneurs en proline et en sucres solubles qui sont considérés comme osmoprotectant et la teneur relative en eau (particulièrement chez les plants de *L. creticus*) confirmant l'effet positif des CMA dans l'amélioration de la nutrition et du statut hydrique des plantes.

Cette amélioration a été plus marquée dans le cas de l'inoculation double (mycorhizienne et rhizobienne) soulignant la relation synergétique et bénéfique entre ces deux microsymbiotes. Cependant, l'effet neutre ou négatif de l'inoculation simple MA par rapport au mixte de CMA a indiqué que l'inoculum riche en CMA diversifiés est plus bénéfique.

Une différence est décelée entre l'effet des CMA provenant des sites salins et celui des CMA provenant de la rhizosphère des plantes d'intérêt. Cette différence laisse suggérer que les CMA présentent une divergence dans leur mécanisme impliqué dans la tolérance des plantes au stress salin.

Aussi, la performance symbiotique des CMA en condition de stress salin est-elle en relation avec leur adaptation à la salinité ou dépend-elle d'une spécificité avec sa plante hôte? Les résultats obtenus ont montré que pour *Acacia saligna*, l'efficacité des CMA ne semble pas être liée à leur adaptation au sel ni à la plante hôte alors qu'elle est liée à la plante hôte dans le cas de *L. creticus*. Ceci laisse suggérer que cet effet varie d'une plante à l'autre.

Par ailleurs, plusieurs espèces herbacées peuvent accompagner des essences ligneuses pour augmenter leur croissance juvénile en améliorant l'activité microbiologique du sol. *Lotus creticus* pourrait être envisagée comme plante compagne d'*Acacia saligna* pour affronter le stress salin? Afin d'aborder cette question qui pourra compléter et enrichir ce travail, une perspective est envisagée qui vise à étudier l'effet associatif de *Lotus creticus* et *Acacia saligna* en présence des CMA et/ou rhizobia, utilisés au cours de cette thèse, sur la tolérance des deux espèces végétales au stress salin afin de réhabiliter les sols dégradés.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- ▶ Abbas Y, Ducouso M, Abourouh M, Azcón R, Duponnois R. 2006. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters Woodlands in Morocco. *Ann For Sci.* 63 : 285-291.
- ▶ Abbot L K, Robson D. 1982. The role of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and the selection of fungi for inoculation, *Australian Journal of Agricultural Research.* 33: 389-408.
- ▶ Abd-Alla M H. 1994. Phosphatases and the utilization of organic phosphorus by *Rhizobium leguminosarum* biovar *viceae*. *Letters in Applied Microbiology.* 18 : 294-296.
- ▶ Affianha T, Alexander D. 1992. Defference among cowpea, rhizobia intolerance to high temperature and dissication in soil. *Applied and environmental Microbiologie.* 43 : 435 – 439.
- ▶ Afzal A, Bano A. 2008. Rhizobium and Phosphate Solubilizing Bacteria Improve the Yield and Phosphorus Uptake in Wheat (*Triticum aestivum*). *International Journal of Agriculture and Biology.* 10 : 1560-1566.
- ▶ Afzal A, Mousavi S F, Khademi M. 2010. Estimation of Leaf Moisture Content by Measuring the Capacitance. *J Agr Sci Tech.* 12 : 339-346.
- ▶ Agastian P, Kingsley S J, Vivekanandan M. 2000. Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica.* 38 : 287–290.
- ▶ Akiyama K, matsuzaki K, Hayashi H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature.* 435 : 824-827.
- ▶ Akkari H, Ben Salem H, Gharbi M, Abidi S, Darghouth MA. 2008. Feeding *Acacia cyanophylla* Lindl. foliage to Barbarine lambs with or without PEG: Effect on the excretion of gastro-intestinal nematode eggs. *Animal Feed Science and Technology.* 147 : 182-192.
- ▶ Albouchi A, Ghrir R, El Aouni M H. 1997. Endurcissement à la sécheresse et accumulation de glucides solubles et d'acides aminés libres dans les phylloides d'*Acacia cyanophylla* Lindl. *Annales des sciences forestières.* 54 : 155-168.
- ▶ Albouchi A, Sebeï H, Majid Y M, Aouni M H. 2001. Influence of acclimation duration on the drought hardening of *Acacia cyanophylla* Lindl. *Annals of Forest Science.* 58 : 519-528.
- ▶ Alcazar R, Cuevas J C, Planas J, Zarza X, Bortolotti C, Carrasco P, Salinas J, Tiburcio A F, Altabella T. 2011. Integration of polyamines in the cold acclimation response. *Plant Science.* 180 : 31–38.
- ▶ Aldesuquy H S. 1998. Effect of seawater salinity and gibberllic acid on abscisic acid, amino acids and water-use efficiency of wheat plants. *Agrochimica.* 42 : 147–157.
- ▶ Aliasgharzadeh N, Rastin S N, Towfighi H, Alizadeh A. 2001. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils of the Tabriz Plain of Iran in relation to some physical and chemical properties of soil. *Mycorrhiza.* 11: 119-122.
- ▶ Al-Karaki G N. 2000. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza.* 10: 51–54.

- ▶ Allakhverdiev S I, Sakamoto A, Nishiyama Y, Inaba M, Murata N. 2000b. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiol.* 123 : 1047–1056.
- ▶ Allen E B, Allen A F, Helm D J, Trappe J M, Molina R, Rincon E. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and soil.* 170 : 47-62.
- ▶ Allen E B, Cunningham G L. 1983. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Distichlis spicata* under three salinity levels. *New Phytol.* 93 :227–236.
- ▶ Al-Raddad A. 1993. Distribution of different *Glomus* species in rainfed areas in Jordan. *Dirasat* 20 : 165-182.
- ▶ Al-Sobhi O A, Al-Zaharani H S, Al-Ahmadi S B. 2006. Effect of salinity on chlorophyll and carbohydrate contents of *Calotropis procera* seedlings. *Scientific Journal of King Faisal University (Basic and Applied Sciences).* 7 : 105-115.
- ▶ Amrani A, Noureddine N E, Bhatnagar T, Argandona M, Nieto J J, Vargas C. 2010. Phenotypic and genotypic characterization of rhizobia associated with *Acacia saligna* (Labill.) Wendl. In nurseries from Algeria. *Syst Appl Microbiol.* 33 : 44–51.
- ▶ An Z Q, Hendrix J W, Hershman D E, Henson G T. 1990. Evaluation of the “most probable number” (MPN) and wet-sieving methods for determining soil-borne populations of endogonaceous mycorrhizal fungi. *Mycologia.* 82 : 516-581.
- ▶ Anne P. 1945. Carbone organique (total) du sol et de l’humus. *Ann. Agron.* 15: 161-172.
- ▶ Anon. 1955. *Acacia cyanophylla* as a forage species. Report of Forestry Department of Cyprus (66).
- ▶ Apse M P, Aharon G S, Snedden W A, Blumwald E. 1999. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiport in *Arabidopsis*. *Science.* 285 : 1256–1258.
- ▶ Arafat A H A L, Miransari M. 2014. Use of microbes for the alleviation of soil stresses, chapter The Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Alleviation of Salt Stress. Springer, New York, Heidelberg, Dordrecht, London. 23-38.
- ▶ Aroca P, Ruiz-Lozano J. 2012. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, Springer Verlag (Germany). 32 : 181-200.
- ▶ 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 conditions? *New Phytologist.* 173 : 808-816.
- ▶ Artursson V, Finlay R D, Jansson J K. 2006. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environ Microbiol.* 8 : 1–10.
- ▶ Asada K, Takahashi M. 1987. Production and scavenging of active oxygen radicals in photosynthesis. In : Kyle D J, Osmond C B, Arntzen C J. (Eds.), *Photoinhibition*, Elsevier, Amsterdam. 9 : 227–288.
- ▶ Asai T. 1934. Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzel-pilze in den Landpflanzen. *Jpn J Bot.* 7 : 107-150.

- ▶ Ashraf M. 1989. The effect of NaCl on water relations, chlorophyll and protein and proline contents of two cultivars of blackgram (*Vigna mungo* L.). *Plant Soil*. 199 : 205–210.
- ▶ Ashraf M. 1994a. Breeding for salinity tolerance in plants. *Crit Rev Plant Sci*. 13 : 17– 42.
- ▶ Atwell B J, Kriedemann P E, Turnbull C G N. 1999. *Plants in Action: Adaptation in Nature, Performance in Cultivation*. MacMillan Education Australia, Melbourne.
- ▶ Aubert G. 1978. *Méthodes d'analyse des sols*. Éditions C.R.D.P., Marseille, 360 p.
- ▶ Augé R M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*. 11 : 3–42.
- ▶ Augé R M. 2004. Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science*. 84 : 373–381.
- ▶ Avramova V, AbdElgawad H, Zhang Z, Fotschki B, Casadevall R, Vergauwen L, Knapen D, Taleisnik E, Guisez Y, Asard H, Beemster G T S. 2015. Drought Induces Distinct Growth Response, Protection, and Recovery Mechanisms in the Maize Leaf Growth Zone. *Plant Physiology*. 169 : 1382–1396.
- ▶ Aytok Ö, Yilmaz K T, Ortaş İ, Çakan H. 2013. Changes in mycorrhizal spore and root colonization of coastal dune vegetation of the Seyhan Delta in the post cultivation phase. *Turk J Agric For*. 37 : 52-61.
- ▶ Azcon R. 1987. Germination and hyphal growth of *Glomus mosseae* *in vitro* : Effect of rhizosphere bacteria and cell-free culture media. *Soil Biol Biochem*. 19 : 417–419.
- ▶ Azcon-Aguilar C, Barea J M. 1992. Interactions between mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms. 163-198. In Allen M J (ed.), *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*. Chapman and Hall, New York. 4.
- ▶ Bago B, Pfeiffer P, Shachar-Hill Y. 2001. Could the urea cycle be translocating nitrogen in the arbuscular mycorrhizal symbiosis? *New Phytol*. 149 : 4-8.
- ▶ Bañón S, Fernández J A, Franco J A, Torrecillas A, Alarcón J J, Sánchez-Blanco M J. 2004. Effects of water stress and night temperature pre-conditioning on water relations and morphological and anatomical changes of *Lotus creticus* plants. *Scientia Horticulturae*. 101 : 333-342.
- ▶ Barea J M, Azcon-Aguilar C, Azcon R. 1997. Interactions between mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms within the context of sustainable soil-plant systems. 65-77. In Gange A C, Brown V K (ed.), *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Blackwell Science, Cambridge, England.
- ▶ Barnett Y M, Catt P C, Hearne D H. 1985. Biological nitrogen fixation and root-nodule bacteria (*Rhizobium* sp. and *Bradyrhizobium* sp.) in two rehabilitating sand dune areas planted with *Acacia* spp. *Aust J Bot*. 33 : 595-610.
- ▶ Barnett N M, Naylor A W. 1966. Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. *Plant Physiol*. 41 : 1222–1230.
- ▶ Barrett G; Campbell C D; Fitter A H; Hodge A. 2011. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus hoi* can capture and transfer nitrogen from organic patches to its associated host plant at low temperature. *Applied Soil Ecology*. 48 :. 102-105.

- ▶ Basu P S, Ali M, Chaturvedi S K. 2007. Osmotic adjustment increases water uptake, remobilization of assimilates and maintains photosynthesis in chickpea under drought. *Indian Journal of Experimental Biology*. 45 : 261–267.
- ▶ Bathes L, Waldren R P, Teare I D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*. 39 : 205-207.
- ▶ Beena K R, Ananda K, Sridhar K R. 2000a. Fungal endophytes of three sand dune plant species of west coast of India. *Sydowia*. 52 : 1-9.
- ▶ Beena K R, Raviraja N S, Arun A B, Sridhar K R. 2000. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi on the coastal sand dunes of the West Coast of India. *Curr Sci India*. 79 : 62–65.
- ▶ Beijerinck M W. 1888. Die Bacterien der Papilionaceen knollchen. *Bmutische Zeitung*. 46 : 725-804.
- ▶ Bekki A. 1983. Contribution à l'étude de quelques espèces de luzerne et leurs symbiotes dans un environnement salé. *DES biologie végétale*. Université d'Oran Es-Sénia (Algérie).
- ▶ Belay Z, Vestberg M, Assefa F. 2013. Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi associated with acacia trees from different land use systems in Ethiopia. *Afr J Microbiol Res*. 7 : 5503– 5515.
- ▶ Belesky D. 1999. *Lotus* species used in reclamation, renovation and revegetation. *CSSA Special publication*, No. 28.
- ▶ Belkhodja M. 1996. Action de la salinité sur le comportement physiologique, biochimique, hormonal et recherche de marqueurs moléculaires chez la fève (*Vicia faba L.*) Thèse de doctorat d'état des-sciences naturelles, université d'Oran Es-Sénia (Algérie).
- ▶ Bell D T. 1999. Turner Review No. 1. The process of germination in Australian species. *Australian Journal of Botany*. 47 : 475–517.
- ▶ Benavides M P, Marconi P L, Gallego S M, Comba M E, Tomaro M L. 2000. Relationship between antioxidant defense systems and salt tolerance in *Solanum tuberosum*. *Aust J Plant Physiol*. 27 : 273–278.
- ▶ Benhizia Y, Benhizia H, Benguedouar A, Muresu R, Giacomini A, Squartini A. 2004. Gamma proteobacteria can nodulate legumes of genus *Hedysarum*. *Syst Appl Microbiol*. 27 : 462-468.
- ▶ Bernhard-Reversat F, Harmand J M, Uguen K. 1998. Les litières et la dynamique de l'azote dans divers biotopes à *Acacia* d'Afrique occidentale et centrale, In: *L'Acacia au Sénégal*, (Campa C, Grignon C, Gueyye M, Hamon S, eds.), Editions de l'Orstom, Paris, pp. 205-219.
- ▶ Berrada H, Benbrahim K F. 2014. Taxonomy of the Rhizobia: Current Perspectives. *British Microbiology Research Journal*. 4 : 616-639.
- ▶ Berruti A, Borriello R, Orgiazzi A, Barbera A C, Lumini E, Bianciotto V. 2014. Arbuscular Mycorrhizal Fungi and their Value for Ecosystem Management. In Grillo O, ed, *Biodiversity : The Dynamic Balance of the Planet*. InTech, Rijeta, Croacia. 159–191.
- ▶ Berta G, Fusconi A, Trotta T. 1993. VA Mycorrhizal infection and the morphology and function of root systems. *Environ Exp Bot*. 33 : 159-173.
- ▶ Bertrand H. 1997. Stimulation de l'absorption minérale et de la croissance du Colza inoculé avec des bactéries isolées de son rhizoplan. Université Claude Bernard Lyon.

- ▶ Bethlenfalvay G J, Barea J M. 1994. Mycorrhizae in sustainable agriculture. Effects on seed yield and soil aggregation. *American Journal of Alternative Agriculture*. 9 :157-161.
- ▶ Bethlenfalvay G J, Brown M S, Pacovsky R S. 1982. Relationships between host and endophyte development in mycorrhizal soybeans. *New phytol.* 90 : 537-543.
- ▶ Bever J D, Morton J, Antonovics J, Schultz P A. 1996. Host-dependent sporulation and species diversity of mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology*. 75 : 1965–1977.
- ▶ Beyer L; Sieling K. Pingpank K. 1999. The impact of a low humus level in arable soils on microbial properties. *Biology and Fertility of Soils*. 28 : 156-161.
- ▶ Bianco C, Defez R. 2009. *Medicago truncatula* improves salt tolerance when nodulated by an indole-3-acetic acid-overproducing *Sinorhizobium meliloti* strain. *J Exp Bot.* 60 : 3097–3107.
- ▶ Biswas B, Gresshoff P M. 2014. The role of symbiotic nitrogen fixation in sustainable production of biofuels. *International Journal of Molecular Sciences*. 15 : 7380-7397.
- ▶ Black R F. 1956. Effect of NaCl in water culture on the ion uptake and growth of *Atriplex hastana* L. *Aust J Biol Sci.* 9 : 67-80.
- Blum A. 1997. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. In Belhassen E. (Ed.) *Drought Tolerance in Higher Plants. Genetical, Physiological and Molecular Biological Analysis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 57–70.
- ▶ Bohnert H J, Jensen R G. 1996. Strategies for engineering water stress tolerance in plants. *Trends Biotechnol.* 14 : 89–97.
- Bohnert H J, Nelson D E, Jensen R G. 1995. Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell.* 7 : 1099–1111.
- ▶ Boivin M E Y, Greve G D, Kolls S A E, van der Wurff A W G, Leeftang P, Smit E, Breure A M, Rutgers M, van Straalen N M. 2006. Discriminating between effects of metals and natural variables in terrestrial bacterial communities. *Appl Soil Ecol.* 34 : 103-113.
- ▶ Boivin-Masson C, Bontemps C, Golfier G, Gris-Liebe C, Talini L. Détection et typage du gène à l'aide de biopuces à ADN : perspectives pour l'étude de la diversité et de l'écologie moléculaire des rhizobia. *Les Actes du BRG.* 6 : 97-110.
- ▶ Bompadre M J, Silvani V A, Bidondo L F, de Molina M D R, Colombo R P, Pardo A G, Godeas A M. 2014. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate oxidative stress in pomegranate plants growing under different irrigation conditions. *Botany-Botanique.* 92 : 187-193.
- ▶ Bonfante P, Genre A. 2010. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nat Commun.* 1 : 48.
- ▶ Boomsma C R, Vyn T J. 2008. Maize drought tolerance : Potential improvements through arbuscular mycorrhizal symbiosis? *Field Crops Research.* 108 : 14-31.
- ▶ Bordeleau L M. 1989. Potentiel du Rhizobim comme agent de lutte biologique. *Phytoprotection.* 70 : 1-41.
- ▶ Bouatrous Y, Yakhlef N. 2014. Effet de phytohormones (AIA, GA3) sur la sélectivité K^+ / Na^+ et la résistance stomatique dans l'adaptation à la salinité du blé dur (*Triticum durum* desf.) et une espèce apparentée. *Lebanese Science Journal.* 15 : 53.

- ▶ Bouazza Marouf K, Ighilhariz Z, de Lajudie P, Duponnois R, Bekki A. 2015. Assessing The Native Arbuscular Mycorrhizal Symbioses To Rehabilitate A Degraded Coastal Sand Dune In Algeria. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*. 8 : 194-202.
- ▶ Bouches N, Fromm H. 2004. GABA in plants : just a metabolite? *Trends in Plant Science*. 9 : 110 – 115.
- ▶ Boukhatem Z F, Domergue O, Bekki A, Merabet C, Sekkour S, Bouazza F, Duponnois R, Lajudie P, Galiana A. 2012. Symbiotic characterization and diversity of rhizobia associated with native and introduced acacias in arid and semi-arid regions in Algeria. *FEMS Microbiology Ecology*. 80 : 534-547.
- ▶ Boulet F, Lambers H. 2005. Characterisation of arbuscular mycorrhizal fungi colonisation in cluster roots of shape *Hakea verrucosa* F. Muell (Proteaceae), and its effect on growth and nutrient acquisition in ultramafic soil. *Plant and Soil*. 269 : 357–367.
- ▶ Boussingault J B. 1838. Recherches chimiques sur la végétation, entreprises dans le but d'examiner si les plantes prennent de l'azote à l'atmosphère. *Ann Chim Phys*. 67 : 1–54.
- ▶ Brady N C, Weil R R. 1996. *The Nature and Properties of Soils*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ, USA.
- ▶ Brockwell J, Searle S, Jeavons A C, Maayers M. 2005. Nitrogen fixation in acacias : an untapped resource for sustainable plantations, *Farm Forestry and Land Reclamation*. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra. pp. 132.
- ▶ Broughton W J, Dilworth M J. 1971. Control of leghaemoglobin synthesis in snake beans. *Biochemical Journal*. 125 : 1075-1080.
- ▶ Brundrett M C, Abbott L K. 1991. Roots of jarrah forest plants. I. Mycorrhizal associations of shrubs and herbaceous plants. *Australian Journal of Botany*. 39 : 445–457.
- ▶ Brundrett M C, Kendrick B. 1990a. The roots and mycorrhizas of herbaceous woodland plants. I. Quantitative aspects of morphology. *New Phytol*. 114 : 457-468.
- ▶ Brundrett M C. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden A, Begon M, Fitter A H, eds. *Adv Ecol Res Vol*. London: Academic press. 21: 171-313.
- ▶ Brundrett M C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol*. 154 : 275-304.
- ▶ Brundrett M C. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants : understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*. 320 : 37–77.
- ▶ Brundrett M, Juniper S. 1995. Nondestructive assessment of spore germination of VAM fungi and production of pot cultures from single spores. *Soil Biology and Biochemistry*. 27 : 85e91.
- ▶ Bruns S, Hecht-Buchholz C. 1990. Light and electron-microscope studies on the leaves of several potato cultivars after application of salt at various developmental stages. *Potato Res*. 33 : 33–41.
- ▶ Burleigh S H, Bechmann I E. 2002. Plant nutrient transporter regulation in arbuscular mycorrhizas. *Plant Soil*. 244 : 247–251.
- ▶ Burley J. 2004. *The Acacia tree : a sustainable resource for Africa* .Overview of research .Oxford Forestry Institute, Nerc University of Dundee.

- ▶ Burrows R, Pflieger F. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Can J Bot.* 80 : 120-130.
- ▶ Cabot P, Pagès J M. 1997. Evaluation of the sward covering capacity of four wild species and two cultivated ornamental bush species. *Acta Horticulture.* 17 : 153–157.
- ▶ Cacciari I, Mattia E D, Quatrini P, Moscatelli M C; Grego S, Lippi Di, Paolis M R De. 2003. Réponses adaptatives des isolats de Rhizobium aux stress. In Grouzis M, Le Floc'h E, éd. : Un arbre ou désert *Acacia raddiana*. Paris. IRD Éditions. 183-200.
- ▶ Caetano-Anolles G, Gresshoff P M. 1991. Plant genetic control of nodulation. *Annual Reviews in Microbiology.* 45 : 345-382.
- ▶ Callot G, Dupuis M. 1980. Le calcaire actif des sols et sa signification. *Bull AFES.* 17-26.
- ▶ Calvet C, Pera J, Barea J M, 1992. Interactions of *Trichoderma* spp. with *Glomus mosseae* and two wilt pathogenic fungi. *Agric. Ecosyst. Environ.* 29. 59–66.
- ▶ Camprubí A, Calvet C, Cabot P, Pitet M, Estaún V. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with psammophilic vegetation in Mediterranean coastal sand dunes. *Spanish Journal of Agricultural Research.* 8 : 96-102.
- ▶ Cantrell I C, Linderman R G. 2001. Preinoculation of lettuce and onion with VA mycorrhizal fungi reduces deleterious effects of soil salinity. *Plant Soil.* 233 : 269-281.
- ▶ Caravaca F, Alguacil M M, Hernández J A, Roldán A. 2005. Involvement of antioxidant enzyme and nitrate reductase activities during water stress and recovery of mycorrhizal *Myrtus communis* and *Phillyrea angustifolia* plants. *Plant Science.* 169 : 191-197.
- ▶ Cardinale M, Brusetti L, Lanza A, Orlando S , Daffonchio D, Puglia A M, Quatrini P. 2010. Rehabilitation of Mediteranean anthropogenic soils using symbiotic wild legume shrubs: Plant establishment and impact on the soil bacterial community structure. *Applied Soil Ecology.* 46 : 1-8.
- ▶ Carvalho L M, Correia P H, Martins-Loucao A. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungal propagules in a salt marsh. *Mycorrhiza.* 14 : 165–170.
- ▶ Castonguay Y, Nadeau P. 1998. Enzymatic Control of Soluble Carbohydrate Accumulation in Cold-Acclimated Crowns of Alfalfa. *Crop Science.* 38 : 1183-1189.
- ▶ Chabot S, Bécard G, Piché Y. 1992. Life cycle of *Glomus intraradices* in root organ culture. *Mycologia.* 84: 315–321.
- ▶ Chalk P M, de F. Souza R, Urquiaga S, Alves B J R, Boddey R M. 2006. The role of arbuscular mycorrhiza in legume symbiotic performance. 38 : 2944–2951.
- ▶ Charlton J F L. 1973. The potential value of birdsfoot trefoils (*Lotus* spp) for the improvement of natural pastures in Scotland. 1 common birdsfoot trefoils (*Lotus corniculatus* L.). *Journal of British Grassland Society.* 28 : 91-96.
- ▶ Chaudhuri K, Choudhuri M A. 1997. Effect of short-term NaCl stress on water relations and gas exchange of two jute species. *Biol Plant.* 40 : 373–380.
- ▶ Chaves M M, Pereira J S, Rodrigues M L, Ricardo C P P, Osório M L, Carvalho I, Faria T, Pinheiro C. 2002. How plants cope with water stress in the Field : photosynthesis and growth. *Annals of Botany.* 89 : 907-916.
- ▶ Cheeseman J M. 1988. Mechanism of salinity tolerance in plants. *Plant Physiol.* 87 : 547–550.

- ▶ Chen T H, Murata N. 2011. Glycine betaine protects plants against abiotic stress: mechanisms and biotechnological applications. *Plant Cell and Environment*. 34 : 1–20.
- ▶ Chen X, Wu C, Tang J, Hu S. 2005. Arbuscular mycorrhizae enhance metal lead uptake and growth of host plants under a sand culture experiment. *Chemosphere*. 60 : 665–671.
- ▶ Chung C Y, Seo H, Sonntag K C, Brooks A, Lin L, Isacson O. 2005. Cell type-specific gene expression of midbrain dopaminergic neurons reveals molecules involved in their vulnerability and protection. *Hum Mol Genet*. 14 : 1709–1725.
- ▶ Clapp J P, Young J P W, Merryweather J W, Fitter A H. 1995. Diversity of fungal symbionts in arbuscular mycorrhizins from a natural community. *New Phytol*. 130 : 259–265.
- ▶ Colla G, Rouphael Y, Cardarelli M, Tullio M, Rivera C M, Rea E. 2008. Alleviation of salt stress by arbuscular mycorrhizal in zucchini plants grown at low and high phosphorus concentration. *Biol and Fertility of Soils*. 44 : 501–509.
- ▶ Cook D, Fowler S, Fiehn O, Thomashow M F. 2004. A prominent role for the CBF cold response pathway in configuring the low temperature metabolome of *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 101 : 15243–15248.
- ▶ Cooke R J, Oliver J, Davis D D. 1979. Stress and protein turnover in *Lemna minor*. *Plant Physiol*. 64 : 1109 – 1113.
- ▶ Copeman R H, Martin C A, Stutz J C. 1996. Tomato growth in response to salinity and mycorrhizal fungi from saline or non saline soil. *Hort Science*. 31 : 341–344.
- ▶ Cordoba A S, De Mendonca M M, Stürner S L, Rygielwicz P T. 2001. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi along a sand dune stabilization gradient: a case study at Praia da Joaquina, Ilha de Santa Catarina, South Brazil. *Mycoscience*. 42 : 379–387.
- ▶ Costa C, Henriques A, Pires C, Nunes J, Ohno M, Chibana H, Sá-Correia I, Teixeira M C. 2013. The dual role of *Candida glabrata* drug:H⁺ antiporter CgAqr1 (ORF CAGL0J09944g) in antifungal drug and acetic acid resistance. *Front Microbiol*. 4 : 170.
- ▶ Costa R C L, A K S Lobato, Silveira J A G, Laughinghouse H D. 2011. ABA-mediated proline synthesis in cowpea leaves exposed to water deficiency and rehydration. *Turk J Agric For*. 35 : 309–317.
- ▶ Craig G F, Atkins C A, Bello D T. 1991. Effects of salinity on growth of four strains of *Rhizobium* and their infectivity on two species of acacia. *Plant Soil*. 133 : 253–262.
- ▶ Cramer G R, Epstein E, Lauchli A. 1988. Kinetic of root elongation of maize in response to short term exposure to NaCl and elevated Ca concentration. *J Exp Bot*. 39 : 1513–22.
- ▶ Crompton H. 1992. *Acacia saligna* for dryland fodder and soil stabilization. *NFT Highlights NFTA*. 92 : 1–2.
- ▶ Cromwell B T, Rennie S D. 1953. The biosynthesis and metabolism of betaines in plants. 1. The estimation and distribution of glycine betaine (betaine) in *Beta vulgaris* L. and other plants. *Biochemical Journal*. 55 : 189–192.
- ▶ Crowe J H, Hoekstra F A, Crowe C M. 1992. Anhydrobiosis. *Annu Rev Plant Physiol*. 54: 579–599.

- ▶ Cruz C, Egsgaard H, Trujillo C, Ambus P, Requena N, Martins-Loução M A, Jakobsen I. 2007. Enzymatic evidence for the key role of arginine in nitrogen translocation by arbuscular mycorrhiza fungi. *Plant Physiol.* 144 : 782-792.
- ▶ Cruz C, ramos A C, Façanha A R, Feijó J Á, martins-Loução M A. 2009. Enzyme activity modulated by AMF colonization : the urea cycle and membrane-bound phosphatase activities. In : Ashok K. Chauhan and Ajit varma. (Org.). *Text Book on molecular Biotechnology.* 1 ed. i.K. international Publishing House Pvt. Chapter Xvi : 1-1336.
- ▶ Cuevas J C, Lopez-Cobollo R, Alcazar R, Zarza X, Koncz C, Altabella T, Salinas J, Tiburcio A F, Ferrando A. 2008. Putrescine is involved in Arabidopsis freezing tolerance and cold acclimation by regulating abscisic acid levels in response to low temperature. *Plant Physiol.* 148 : 1094–1105.
- ▶ Cushman J C, Meyer G, Michalowski C B, Schmitt J M, Bohnert H J. 1989. Salt stress leads to differential expression of two isogenes of PEP Case during CAM induction in the common Ice plant. *Plant Cell.* 1 : 715–725.
- ▶ Cutler S R, Rodriguez P L, Finkelstein R R, Abrams S R. 2010. Abscisic acid : emergence of a core signaling network. *Annual Review of Plant Biology.* 61 : 651–679.
- ▶ Dahlberg A. 2002. Effects of fire on ectomycorrhizal fungi in fennoscandian boreal forests. *Silva Fenn.* 36 : 69 -80.
- ▶ Dalpe Y, Declerck S. 2002. Development of *Acaulospora rehmii* spore and hyphal swellings under root-organ culture. *Mycologia.* 94 : 850-855.
- ▶ Daniels B A, Skipper H D. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. In: Schneck NC. (eds.) *Methods and principles of mycorrhizal Research.* American Phytopathological Society, St Paul, Minnesota. p 244.
- ▶ Daniels B A, Trappe J M. 1980. Factors affecting spore germination of the vesicular arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus epigaeus*. *Mycologia.* 72 : 457-471.
- ▶ Dannenberg G, Latus C, Zimmer W, Hundeshagen B, Schneider-Poetsch H J, Bothe H. 1992. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Plant Physiology.* 141 : 33-39.
- ▶ Das P, Kayang H. 2010b. Association of dark septate endophytes and arbuscular mycorrhizal fungi in potato under field conditions in the northeast region of India. *Mycology.* 1 : 171–178.
- ▶ Datta P, Kulkarni M. 2014. Arbuscular mycorrhizal colonization improves growth and biochemical profile in *Acacia arabica* under salt stress. *J BioSci Biotech.* 3 : 235-245.
- ▶ Davey M, Currah R S. 2006. Interactions between mosses (Bryophyta) and fungi. *Canadian Journal of Botany.* 84 : 1509-1519.
- ▶ David-Schwartz R, Badani H, Winger S, Levy A A, Galili G, Kapulnik Y. 2001. Identification of a novel genetically controlled step in mycorrhizal colonization: plant resistance to infection by fungal spores but not to extraradical hyphae. *Plant J.* 27 : 561–569.
- ▶ de Araújo S A M., Silveira J A G, Almeida T D, Rocha I M A, Morais D L, Viégas R A. 2006. Salinity tolerance of halophyte *Atriplex nummularia* L. grown under increasing NaCl levels. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental.* 10 : 848-854.

- ▶ De Souza F A, Declerck S. 2003. Mycelium development and architecture, and spore production of *Scutellospora reticulata* in monoxenic culture with Ri T-DNA transformed carrot roots. *Mycologia*. 95. 1004-1012.
- ▶ de Varennes A, Goss M J. 2007. The tripartite symbiosis between legumes, rhizobia and indigenous mycorrhizal fungi is more efficient in undisturbed soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 39 : 2603-2607.
- ▶ Deakin W J, Broughton W J. 2009. Symbiotic use of pathogenic strategies : rhizobial protein secretion systems. *Nature Reviews Microbiology*. 7 : 312-320.
- ▶ Deakin W J, Broughton W J. 2009. Symbiotic use of pathogenic strategies: rhizobial protein secretion systems. *Nature Reviews Microbiology*. 7 : 312-320.
- ▶ Declerck S, D'Or D, Bivort C, de Souza F A. 2004. Development of extraradical mycelium of *Scutellospora reticulata* under root-organ culture: spore production and function of auxiliary cells. *Mycological Research*. 108 : 84-92.
- ▶ Deliane E, Chiraa A, Chira L, Săvulescu E. 2011. Arbuscular mycorrhizae : an overview. *South Western Journal of Horticulture, Biology and Environment*. 2 : 167-192.
- ▶ D'Haese W, Holsters M. 2004. Surface polysaccharides enable bacteria to evade plant immunity. *Trends Microbiol*. 12 : 555-61.
- ▶ Dhillon S S, Zak J C. 1993. Microbial dynamics in arid ecosystems-desertification and the potential role of mycorrhizas. *Revista Chilena De Historia Natural*. 66 : 253-270.
- ▶ Dhindsa R S, Matowe W. 1981. Drought tolerance in two mosses: correlated with enzymatic defense against lipid peroxidation. *J Exp Bot*. 32 : 79-91.
- ▶ Diaz P, Borsani O, Marquez A, Monza J. 2005. Nitrogen metabolism in relation to drought stress responses in cultivated and model *Lotus* species. *Lotus Newsletter*. 35 : 83-92.
- ▶ Dietz K J, Tavakoli N, Kluge C, Mimura T, Sharma S S, Harris G, Chardonnens A N, Gollmack D. 2001. Significance of the V-type ATPase for the adaptation to stressful growth conditions and its regulation on the molecular and biochemical level. *J Exp Bot*. 52 : 1969-1980.
- ▶ Diouf D, Diop T A, Ndoeye I. 2003. Actinorhizal, mycorrhizal and rhizobial symbioses: how much do we know? *African Journal of Biotechnology*. 2 : 1-7.
- ▶ Dodd J C, Boddington C L, Rodriguez A, Gonzalez-Chavez C, Mansur I. 2000. Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. *Plant Soil*. 226 : 131-151.
- ▶ Dommergues Y, Duhoux E, Diem H G. 1999. Les arbres fixateurs d'azote, Paris, ORSTOM et Rome, FAO, Montpellier, Espaces 34, 501 p.
- ▶ Dommergues Y, Mangenot F. 1970. Ecologie microbienne du sol. Masson et Cie édit. Paris. pp 796.
- ▶ Dommergues YR. 1994. Nitrogen fixation by trees. CNRS/ORSTOM/CIRAD. Forêts 1-33.
- ▶ Douds D D, Galvez L, Franke-Snyder M, Reider C, Drinkwater L E. 1997. Effect of compost addition and crop rotation upon VAM fungi Agric. Ecosyst Environ. 65 : 257-266.

- ▶ Douds D D, Nagahashi G, Abney G D. 1996. The differential effects of cell wall associated phenolics, cell walls, and cytosolics of host and non host roots on the growth of two species of AM fungi. *New Phytol.* 133 : 289-294
- ▶ Douds D D, Schenck N. 1991. Germination and hyphal growth of VAM fungi during and after storage in soil at five matric potentials. *Soil Biol Biochem.* 23 : 177–18.
- ▶ Douds DD, Nagahashi G, Pfeffer PE, Kayser WM, Reider C. 2005. On farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum. *Can J Plant Sci.* 85 : 15-21.
- ▶ Draper S R. 1972. Amino-acid changes associated with low temperature treatment of *Lolium perenne*. *Phytochemistry.* 11 : 639–641.
- ▶ Druva-Lusite I, Ievinsh G. 2010. Diversity of arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants from coastal habitats. *Environmental and Experimental Biology.* 8 : 17-34.
- ▶ Duan Y, Zhou L, Hall D G, Li W, Doddapaneni H, Lin H, Liu L, Vahling C M, Gabriel D W, Williams K P, Dickerman A, Sun Y, Gottwald T. 2009. Complete genome sequence of citrus huanglongbing bacterium, « Candidatus Liberibacter asiaticus » obtained through metagenomics. *Mol Plant Microbe Interact.* 22 : 1011-20.
- ▶ Dubois M, Gilles K A, Hamilton J K, Rebers P A, Smith F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal Chem.* 28 : 350-356.
- ▶ Ducouso M. 1991. Importance des symbioses racinaires pour l'utilisation des acacias en Afrique de l'Ouest. Thèse, Université Claude Bernard, Lyon I (CIRAD-ISRA), Nogent sur Marne, France et Dakar, Sénégal.
- ▶ Duponnois R, Kisa M, Prin Y, Ducouso M, Planchette C, Lepage M, Galiana A. 2008. Soil factors influencing the growth response of *Acacia holosericea* A. Cunn. ex G. Don to ectomycorrhizal inoculation. *New Forests.* 35 : 105-117.
- ▶ Ehteshamul-haque S, Hashmi R Y, Ghaffar A. 1992. Biological control of root rot disease of lentil *Lens.* Newsletter. 19 : 43-45.
- ▶ El Ayeb N, Ksontini M, Henchi B, Garrec J P. 2004. Dépérissement forestier le long du littoral tunisien sous l'effet des embruns marins pollués. *Rev For Fr.* 56 : 213 – 218.
- ▶ El Hadji M, Macoumba D, Ndiaye F, Bassirou D, Maiguizo D H, Tahir D. Effet de la mycorrhization et de la salinité sur la croissance, les réponses biochimiques et la productivité de *Jatropha curcas* L., cultivée sous serre. *Int J Biol Chem Sci.* 6 : 1741-1760.
- ▶ El-Euch F. Rôle de *l'Acacia cyanophylla* dans l'alimentation du cheptel en Tunisie. In: Sulas L. ed. *Legumes for Mediterranean Forage Crops, Pastures and Alternative Uses.* CIHEAM-IAMZ. 2000 : 431–434.
- ▶ Elfeel A A, Bakhashwain A A. 2012. Salinity Effects on Growth Attributes Mineral Uptake, Forage Quality and Tannin Contents of *Acacia saligna* (Labill.) H. Wendl. *Research Journal of Environmental and Earth Sciences.* 4 : 990-995.
- ▶ El-Ghandour I A, Galal Y G M. 2002. Nitrogen fixation and seed yield of chickpea cultivars as affected by microbial inoculation, crop residue and inorganic N fertilizer. *Egyptian. Journal of Microbiology.* 37 : 233-246.
- ▶ El-Lakany H H. 1987. Protective and productive tree plantations for desert development. Proc. Of 2 nd Inter. Conf. on Desert Development, 25-31 January, Cairo, Egypt.

- ▶ Elshintinawy F, Elshourbagy M N. 2001. Alleviation of changes in protein metabolism in NaCl-stressed wheat seedlings by thiamine. *Biol Plant*. 44 : 541–545.
- ▶ Eom A, Hartnett D C, Wilson G. 2000. Host plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. *Oecologia*. 122 : 435–444.
- ▶ Escaray F J, Menendez A B, Gárriz A, Pieckenstain F L, Estrella M J, Castagno L N, Carrasco P, Sanjuán J, Ruiz O A. 2011. Ecological and agronomic importance of the plant genus *Lotus*. Its application in grass-land sustainability and the amelioration of constrained and contaminated soils. *Plant Sci*. 182 : 121-33.
- ▶ Escaray F J, Rosique F J C, Scambato A A, Bilenca D, Carrasco P, Matarredona A V, Ruiz O A, Menendez A B, Evaluation of a technical revegetation action performed on foredunes at Devesa de la Albufera, Valencia, Spain. *Land Degrad Dev*. 21 : 239–247.
- ▶ Estaun M V. 1989. Effect of sodium chloride and mannitol on germination and hyphal growth of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Agric Ecosyst Environ*. 29 : 123-129.
- ▶ Estrada B, Arroca R, Maathuis F J M. 2013. Arbuscular mycorrhizal fungi native from a Mediterranean saline area enhance maize tolerance to salinity through improved ion homeostasis. *Plant Cell Environ*. 36 : 1771-1782.
- ▶ Estrella M J, Muñoz S, Soto M J, Ruiz O, Sanjuan J. 2009. Genetic diversity and host range of rhizobia nodulating *Lotus tenuis* in typical soils of the Salado River Basin (Argentina). *Appl Environ Microbiol*. 75 : 1088–1098.
- ▶ Evelin H, Kapoor R, Giri B. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress. *Ann Bot London*. 104 : 1263-1280.
- ▶ Ezzine M, Ghorbel M H. 2006. Physiological and Biochemical Responses Resulting from Nitrite Accumulation in Tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill. cv. Ibiza F1). *Journal of Plant Physiology*. 163 : 1032-1039.
- ▶ Feigin A, Pressman E, Imas P, Mitta O. 1991. Combined effects of KNO₃ and salinity on yield and chemical composition of lettuce and chinese cabbage. *Irrig Sci*. 12 : 223-230.
- ▶ Feng G, Zhang F S, Li X, Tian C Y, Tang C, Rengel Z. 2002. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza*. 12 : 185–190.
- ▶ Ferguson B J, Indrasumunar A, Hayashi S, Lin M H, Lin Y H, Reid D E, Gresshoff P M. 2010. Molecular analysis of legume nodule development and autoregulation. *Journal of Integrative Plant Biology*. 52 : 61–76.
- ▶ Fernández-Pascual M, Pueyo J J, de Felipe M R, Golvano M P, Lucas M M. 2007. Singular features of the *Bradyrhizobium-Lupinus* symbiosis. *Dyn Soil Dyn Plant*. 1 : 1–16.
- ▶ Finlay R D, Söderström B. 1992. Mycorrhiza and carbon flow to the soil. In *Mycorrhizal Functioning. An Integrative Plant-Fungal Process*. Ed. Allen M J. Chapman and Hall, New York. pp 134-160.
- ▶ Fisher R A, Turner, N C. 1978. Plant productivity in the arid and semi-arid zones. *Ann Rev Plant Physiol*. 29 : 277-317.

- ▶ Flexa S J, Escalona J M. And Medrano H. 1998. Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*. 25 : 893-900.
- ▶ Flowers T J, Colmer T D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytol*. 179 : 945-63.
- ▶ Fortin J A, Becard G, Declerck S, Dalpe Y, St-Arnaud M, Coughlan A P, Piche Y. 2002: Arbuscular mycorrhiza on root-organ cultures. *Canadian Journal of Botany*. 80 : 1–20.
- ▶ Foucher F, Kondorosi E. 2000. Cell cycle regulation in the course of nodule organogenesis in *Medicago*. *Plant Mol Biol*. 43 : 773-786.
- ▶ Fougere F, Le Rudulier D, Streeter J G. 1991. Effects of salt stress on amino acid, organic acid, and carbohydrate composition of roots, bacteroids, and cytosol of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Physiology*. 96 : 1228–1236.
- ▶ Fox J E D. 1995. A review of the ecological characteristics of *Acacia saligna* (Labill.) H. Wendl. *Mulga Res Centre J*. 12 : 39-56.
- ▶ Francis R, Read D J. 1994. The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil*. 159 : 11–25.
- ▶ Franco J A, Cros V, Banon S, Gonzalez A, Abrisqueta J M. 2002. Effects of nursery irrigation on postplanting root dynamics of *Lotus creticus* in semiarid field conditions. *HortScience*. 37 : 525-528.
- ▶ Frank B. 1889. Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. *Ber Dtsch Bot Ges*. 7 : 332–346.
- ▶ Frey-Klett P, Pierrat J C, Garbaye J. 1997. Location and survival of mycorrhiza helper *Pseudomonas fluorescens* during establishment of ectomycorrhizal symbiosis between *Laccaria biocolor* and Douglas fir. *Appl Environ Microbiol*. 63 : 139-144.
- ▶ Fridovich I. 1986. Biological effects of the superoxide radical. *Arch Biochem Biophys*. 247 : 1–11.
- ▶ Frioni L, Minasian H, Volfovicz R. 1999. Arbuscular mycorrhizae and ectomycorrhizae in native tree legumes in Uruguay. *Forest Ecology and Management*. 115 : 41-47.
- ▶ Gadallah M A A. 1999. Effects of proline and glycine betaine on *Vicia faba* response to salt stress. *Biol Plant*. 42 : 249–257.
- ▶ Gage D J. 2004. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes. *Microbiol Mol Biol Rev*. 68 : 280-300.
- ▶ Gagneul D, Ainouche A, Duhaze C, Lugan R, Larher F R, Bouchereau A. 2007. A reassessment of the function of the so-called compatible solutes in the halophytic Plumbaginaceae *Limonium latifolium*. *Plant Physiology*. 144 : 1598–1611.
- ▶ Galiana A, Prin Y, Mallet B, Gnahoua G M, Poitel M, Diem H G. 1994. Inoculation of *Acacia mangium* with selected strains of *Bradyrhizobium* under field conditions : long term effect on plant growth and persistence of the introduced strains. *Appl Environ Microbiol*. 60 : 3974–3980.
- ▶ Gamalero E, Martinotti M G, Trotta A, Lemanceau P, Berta G. 2002. Morphogenetic modifications induced by *Pseudomonas fluorescens* A6RI and *Glomus mosseae* BEG12 in the root system of tomato differ according to plant growth conditions. *New Phyto*. 155: 293–300.

- ▶ Gamalero E, Trotta A, Massa N, Copetta A, Martinotti M G, Berta G. 2004. Impact of two fluorescent pseudomonads and an arbuscular mycorrhizal fungus on tomato plant growth, root architecture and P acquisition. *Mycorrhiza*. 14 : 185–92.
- ▶ Garbaye J. 1994. Helper bacteria : a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 128 : 197-210.
- ▶ Garbaye J. 2013. Une association entre les plantes et les champignons.
- ▶ Garcia I V, Mendoza R E. 2007. Arbuscular mycorrhizal fungi and plant symbiosis in a saline-sodic soil. *Mycorrhiza*. 17 : 167–174.
- ▶ Garcia I, Miyazaki Y, Marchal G, Lesslauer W, Vassalli P. 1997. High sensitivity of transgenic mice expressing soluble TNFR1 fusion protein to mycobacterial infections: synergistic action of TNF and IFN-gamma in the differentiation of protective granulomas. *Eur J Immunol.* 27 : 3182–90.
- ▶ Garcia K, Delteil A, Conéjéro G, Becquer A, Plassard C, Sentenac H, *et al.* 2014. Potassium nutrition of ectomycorrhizal *Pinus pinaster* : overexpression of the *Hebeloma cylindrosporum* *HcTrk1* transporter affects the translocation of both K⁺ and P in the host plant. *New Phytol.* 201 : 951–960.
- ▶ Garg A K, Kim J K, Owens T G, Ranwala A P, Choi Y D, Kochian L V, Wu R J. 2002. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA.* 99 : 15898–15903.
- ▶ Garg N, Manchanda G. 2008. Effect of arbuscular mycorrhizal inoculation on salt-induced nodule senescence in *Cajanus cajan* (pigeonpea). *Journal of Plant Growth Regulation.* 27 : 115-124.
- ▶ Garg N, Singla R. 2004. Growth, photosynthesis, nodule nitrogen and carbon fixation in the chickpea cultivars under salt stress. *Braz J Plant Physiol.* 16 : 137-146.
- ▶ Gaur S, Kaushik P. 2011. Biodiversity of vesicular arbuscular mycorrhiza associated with *Catharanthus roseus*, *Ocimum* spp. and *Asparagus racemosus* in Uttarakhand State of Indian Central Himalaya. *Int J Bot.* 7 : 31-41.
- ▶ Gavin K. 2005. Mycorrhizal diversity: Cause and effect? *Pedobiologia.* 49 : 511-520.
- ▶ Gazey C, Abbott L K, Robson A D. 1992. The rate of development of mycorrhizas affects the onset of sporulation and production of external hyphae by two species of *Acaulospora*. *Mycol Res.* 96 : 643–650.
- ▶ Gazey C, Abbott L K, Robson A D. 1993. VA mycorrhizal spores from three species of *Acaulospora*: germination, longevity and hyphal growth. *Mycological Research.* 97: 785-790.
- ▶ Génard M, Bruchou C, Souty M. 1991. Variabilité de la croissance et de la qualité chez la pêche (*Prunus persica* L. Batsch) et liaison entre croissance et qualité. *Agronomie.* 11 : 829–845.
- ▶ Génard M, Bruchou C, Souty M. 1991. Variabilité de la croissance et de la qualité chez la pêche (*Prunus persica* L. Batsch) et liaison entre croissance et qualité. *Agronomie.* 11 : 829–845.
- ▶ Genre A, Chabaud M, Faccio A, David G B, Bonfantea P. 2008. Prepenetration apparatus assembly precedes and predicts the colonization patterns of arbuscular mycorrhizal fungi

- within the root cortex of both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*. *Plant Cell*. 20 : 1407–1420.
- ▶ Genre A, Chabaud T, Timmers P, Bonfante P, Barker D G. 2005. Arbuscular mycorrhizal fungi elicit a novel intracellular apparatus in *Medicago truncatula* root epidermal cells before infection. *Plant Cell*. 17 : 3489-3499.
 - ▶ Gerdemann J W, Nicholson T H. 1963. Spores for mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans Br Mycol. Soc* 46 : 235-244.
 - ▶ Gerdemann J W. 1964. The effect of mycorrhiza on the growth of maize. *Mycologia*. 56 : 34.
 - ▶ Geurts R, Heidstra R., Hadri A E, Downie A, Franssen H, Van Kammen A, Bisseling T. 1997. Sym2 of *Pisum sativum* is involved in a Nod factor perception mechanism that controls the infection process in the epidermis. *Plant Physiol*. 115 : 351–359.
 - ▶ Ghittoni N E, Bueno M A. 1996. Changes in the cellular content of trehalose in four peanut rhizobia strains cultured under hypersalinity. *Symbiosis*. 20 : 117–127.
 - ▶ Ghodbani T. 2008. Extractions du sable dunaire à Terga plage, Algérie ouest Impacts sur l'environnement, conflits d'usagers et outils de gestion. Proceedings of the international pluridisciplinary conference "The littoral: challenge, dialogue, action", Lille, France.
 - ▶ Gianinnazzi-Pearson V. 1996. Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi : getting the roots of symbiosis. *Plant Cell*. 8 : 1871-1883.
 - ▶ Giles G E, Mahoney C R, Kanarek R B. 2013. Omega-3 fatty acids influence mood in healthy and depressed individuals. *Nutr Rev*. 71 : 727–41.
 - ▶ Gilmour S J, Sebolt A M, Salazar M P, Everard J D, Thomashow M F. 2000. Overexpression of the Arabidopsis CBF3 transcriptional activator mimics multiple biochemical changes associated with cold acclimation. *Plant Physiology*. 124 : 1854–1865.
 - ▶ Giovannetti M, Avio L, Salutini L. 1991. Morphological, cytochemical, and ontogenetic characteristics of a new species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *Canad J Bot*. 69 : 161-167.
 - ▶ Giovannetti M, Sbrana C, Avio L, Citernesesi A S, Logi C. 1993. Differential hyphal morphogenesis in arbuscular mycorrhizal fungi during pre-infection stages. *New Phytol*. 125 : 587–593.
 - ▶ Giri B, Kapoor R, Mukerji K G. 2003. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and salinity on growth, biomass, and mineral nutrition of *Acacia auriculiformis*. *Biology and Fertility of Soils*. 38 : 170–175.
 - ▶ Giri B, Kapoor R, Mukerji K G. 2007. Improved tolerance of *Acacia nilotica* to salt stress by arbuscular mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* may be partly related to elevated K/Na ratios in root and shoot tissues. *Microbial Ecology*. 54 : 753-760.
 - ▶ Giri B, Mukerji KG. 2004. Mycorrhizal inoculant alleviates salt stress in *Sesbania aegyptiaca* and *Sesbania grandiflora* under field conditions: evidence for reduced sodium and improved magnesium uptake. *Mycorrhiza*. 14 : 307–312.
 - ▶ Girousse C, Bournoville R, Bonnemain J L. 1996. Water deficit-induced changes in concentrations in proline and some other amino acids in the phloem sap of alfalfa. *Plant Physiol*. 111 : 109-113.

- ▶ Godfrey R M. 1957. Studies of British species of Endogone. I. Morphology and taxonomy. Trans Br Mycol Soc. 40 : 117-135.
- ▶ Goicoechea N, Szalai G, Antoli'n M C, Sanchez-Diaz M, Paldi E. 1998. Influence of arbuscular mycorrhizae and Rhizobium on free polyamines and proline levels in water-stressed alfalfa. J Plant Physiol. 153 : 706–711.
- ▶ Gomez-Cadenas A, Arbona A, Jacas V, PrimoMillo E, Talon M. 2002. Abscisic acid reduces leaf abscission and increases salt tolerance in citrus plants. J Plant Growth Regu. 21 : 234–240.
- ▶ Goransson P, Olsson P A, Postma J, Falkengren-Grerup U. 2008. Colonisation by arbuscular mycorrhizal and fine endophytic fungi in four woodland grasses variation in relation to pH and aluminium. Soil Biology and Biochemistry. 40 : 2260-2265.
- ▶ Gorham J. 1996. Mechanisms of salt tolerance of halophytes. In Chopukr-Allah R., Malcolm C V and Hamdy A. (Eds). Halophytes and Biosaline Agriculture. Marcel Dekker, New York, pp 31–53.
- ▶ Gossett D R, Millhollon E P, Lucas M C. 1994. Antioxidant response to NaCl stress in salt tolerant and salt sensitive cultivars of cotton. Crop Sci. 34 : 706–714.
- ▶ Govindarajulu P, Altwegg R, Anholt B R. 2005. Matrix model investigation of invasive species control : bullfrogs on vancouver island. Ecol Appl. 15 : 2161–2170.
- ▶ Grammatikopoulos G, Manetas Y. 1994. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. Canadian Journal of Botany. 72 : 1805-1811.
- ▶ Grattan S R, Grieve C M. 1994. Mineral nutrient acquisition and response by plants grown in saline environments. In : Pessarakli M (Ed.), Handbook of Plant and Crop Stress. Marcel Dekker, New York. pp. 203-226.
- ▶ Green N E, Graham J H, Schenk N C. 1976. The influence of pH on the germination of vesicular arbuscular mycorrhizal spores. Mycologia. 68 : 929-934.
- ▶ Greenway H, Munns R. 1980. Mechanisms of salt tolerance in non halophytes. Annu Rev Plant Physiol. 31 : 149–190.
- ▶ Greipsson S, El-Mayas H. 2000. Synergistic effect of soil pathogenic fungi and nematodes reducing bioprotection of Arbuscular mycorrhizal fungi on the grass *Leymus arenarius*. BioControl. 47 : 715-727.
- ▶ Grennan, A K. 2006. High Impact Abiotic Stress in Rice. An “Omic” Approach. Plant Physiology. 140 : 1139–1141.
- ▶ Groppa M D, Benavides M P. 2008. Polyamines and abiotic stress: recent advances. Amino Acids. 34 : 35–45.
- ▶ Grover A, Kapoor A, Lakshmi O S, Agarwal S, Sahi C, Katiyar-Agarwal S, Agarwal M Dubey H. 2001. Understanding molecular alphabets of the plant abiotic stress responses. Current Science. 80 : 206-216.
- ▶ Grudnicki M, Cenușă E. 2007. Simbiozele micorizante-alternativă de micoremedierea solurilor degradate de activități miniere. Analele Univrsității Ștefan Cel mare Suceava, Serie nouă.

- ▶ Gryndler M, Hrselová H, Strítěská D. 2000. Effect of soil bacteria on growth of hyphae of the arbuscular mycorrhizal (AM) fungus *Glomus claroideum*. Folia Microbiol. 45 : 545–551.
- ▶ Guether M, Neuhauser B, Balestrini R, Dynowski M, Ludewig U, Bonfante P. 2009. A mycorrhizal-specific ammonium transporter from *Lotus japonicus* acquires nitrogen released by arbuscular mycorrhizal fungi. Plant Physiology. 150 : 73–83.
- ▶ Gueye M, Diop T, Ndao B. 1992. *Acacia albida*, une légumineuse arborescente a fort potentiel mycorrhizien et fixateur d'azote. In : Interactions between plants and microorganisms. Fondation Internationale pour la Science, Dakar, Sénégal. 452-461.
- ▶ Gulzar S, Khan M A, Ungar I A. 2003a. Effects of Salinity on growth, ionic content and plant water relations of *Aeluropus lagopoides*. Comm Soil Sci. Plant Anal. 34 : 1657–1668.
- ▶ Gupta R, Abrol P. 1990. Salts affected soils : their reclamation and management for crop production. Adv Soil Science. 273-87.
- ▶ Habibzadeh Y. 2015. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus levels on dry matter production and root traits in cucumber (*Cucumis sativus* L.). 9 : 65-70.
- ▶ Hadri H, 1980. La plantation d'espèces fourragers dans les projets de mise en valeur pastorale en Libye. In Colloque International sur « Les fourrages ligneux en Afrique. État actuel des connaissances ». Centre international pour l'élevage en Afrique, Addis-Abeba. p 133.
- ▶ Hafeel M. 1991. Soil physico-chemical and endomycorrhizal studies in natural and modified sites of Sinharaja rain forest Sri Lanka. M. Phil. Thesis, University of Peradeniya, Sri Lanka.
- ▶ Hafeez F Y, Yasmin S, Ariani D, Rahman M, Zafar Y, Malik K A. 2006. Plant growth promoting bacteria for biofertilizer production. Agron Sus Develop. 26 : 143-150.
- ▶ 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 : 313-327.
- ▶ Halitim A, Robert M, Tessier D, Prost R. 1984. Influence de cations Échangeables (Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) et de la concentration saline sur le comportement physique (rétention en eau et conductivité hydraulique) de la montmorillonite. Agronomie. 4 : 451-459.
- ▶ Hamdy A. 1999. Saline irrigation and management for a sustainable use. Advanced Short Course on Saline Irrigation Proceedings, Agadir (Morocco). 152-227.
- ▶ Hammer E C, Nasr H, Pallon J, Olsson P A, Wallander H. Elemental composition of arbuscular mycorrhizal fungi at high salinity. Mycorrhiza. 21 : 117-129.
- ▶ Hanway J J, Heidel H. 1952. Soil analysis methods as used in Iowa State College, Soil Testing Laboratory, Iowa State College Bull. 57 : 1-131.
- ▶ Hardikar S A, Pandey A N. 2008. Growth, water status and nutrient accumulation of seedlings of *Acacia senegal* (L.) Willd. in response to soil salinity. Anal Biol. 30 : 17–28.
- Hare P D, Cress W A, van Staden J. 2003. A regulatory role for proline metabolism in stimulating *Arabidopsis thaliana* seed germination. Plant Growth Regulation. 39 : 41-50.
- ▶ Hare P D, Cress W A. 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. Plant Growth Regulation. 21 : 79–102.

- ▶ Harley J L, Harley E L. 1987. A check-list of mycorrhiza in the British flora. *New Phytologist*. 105 : 1–102.
- ▶ Harper D B, Harvey B M R. 1978. Mechanisms of paraquat tolerance in perennial ryegrass II. Role of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase. *Plant Cell Environ*. 1 : 211–215.
- ▶ Harrison M J, van Buuren M L. 1995. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature*. 378 : 626-629.
- ▶ Hasegawa P M, Bressan R A, Zhu J K, Bohnert H J. 2000. Plantcellular and molecular responses to high salinity. *Annu Rev. Plant Physiol. Plant Mol Biol*. 51 : 463–499.
- ▶ Hassanein A M. 1999. Alterations in protein and esterase patterns of peanut in response to salinity stress. *Biol Plant*. 42 : 241–248.
- ▶ Hassani A, Dellal A, Belkhodja M, Kaid-Harch M. 2008. Effet de la salinite sur l'eau et certains osmolytes chez l'orge (*Hordeum vulgare*). *European Journal of Scientific Research*. 23 : 61-69.
- ▶ Hassani A, Seddiki D, Kouadria M, Bouchenafa N, Negadi M, Labdaoui D. 2014. Effet de la salinité sur le comportement physiologique et biochimique de l'Oléastre (Olivier spontané) et l'olivier cultivé (variété Sigoise). *Revue Ecologie-Environnement*. 10 : 1112-5888
- ▶ Hatch A B. 1937. The physical basis of mycotrophy in the genus *Pinus* Black Rock. *For Bull*. 6 : 1-168.
- ▶ Hatimi A, Bani-Aameur F, Oihabi A, Caractérisation de souches de Rhizobiums autochtones des dunes : effet sur la croissance et la nutrition azotée d'*Acacia cyanophylla* Lindl., *Acta Bot Gall*. 148 : 2001. 191–199.
- ▶ Hatimi A, Tahrouch S. 2007. Caractérisations chimique, botanique et microbiologique du sol des dunes littorales du Souss- Massa. *Biomatec Echo*. 2 : 85-97.
- ▶ Hatimi A. 1999. Effect of salinity on the association between root symbionts and *Acacia cyanophylla* Lindl.: growth and nutrition. *Plant Soil*. 216 : 93-101.
- ▶ Hause B, Maier W, Miersch O, Kramell R, Strack D. 2002. Induction of jasmonate biosynthesis in arbuscular mycorrhizal barley roots. *Plant Physiol*. 130 : 1213-1220.
- ▶ Hause B, Schaarschmidt S. 2009. The role of jasmonates in mutualistic symbioses between plants and soil-born microorganisms. *Phytochemistry*. 70 : 1589-1599.
- ▶ Hausmann N T, Hawkes C V. 2009. Plant neighborhood control of arbuscular mycorrhizal community composition. *New Phytologist*. 183 : 1188–1200.
- ▶ Hayman D S, 1982b. Practical aspects of vesicular-arbuscular mycorrhiza. In: Suba Rao N S (ed.) *Advances in Agricultural Microbiology*, New Delhi, INH. pp 334-336.
- ▶ Heller R, Esnart R, Lance C. 1989. *Physiologie végétale*. 4ème Edition Masson, Paris.
- ▶ Hellriegel H, Wilfarth H. 1888. Untersuchungen uber die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. *Beilageheft zu der Zeitschrift des Vereins fur Rubenzucker-Industrie Deutschen Reichs*. p 234.
- ▶ Hempel S, Götzenberger L, Kühn I, Michalski G S, Rillig C M, Zobel M., et al. 2013. Mycorrhizas in the Central European flora-relationships with plant life history traits and ecology. *Ecology*. 94 : 1389–1399.

- ▶ Hendry G A F. 1993. Evolutionary origins and natural functions of fructans: a climatological, biogeography and mechanistic appraisal. *New Phytol.* 123 : 3–14.
- ▶ Hepper C M 1979. Germination and growth of *glomus caledonium* spores : the effects of inhibitors and nutrients. *Soil Biol biochem.* 11 : 269 – 277.
- ▶ Hepper C M. 1984. Isolation and culture of VA mycorrhizal (VAM) fungi. in *VA Mycorrhiza*. eds Powell C L, Bagyaraj D J (Press C R C, Boca Raton,FL). pp 95–112.
- ▶ Hernandez J A, Campillo A, Jimenez A, Alacon J J, Sevilla F. 1999. Response of antioxidant systems and leaf water relations to NaCl stress in pea plants. *NewPhytol.* 141 : 241–251.
- ▶ Hernandez J A, Olmos E, Corpas F J, Sevilla F, del Rio L A. 1995. Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. *Plant Sci.* 105 : 151–167.
- ▶ Hernandez J, Jimenez A, Mullineaux P, Sevilla F. 2000. Tolerance of pea plants (*Pisum sativum*) to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defences. *Plant Cell Environ.* 23 : 853–862.
- ▶ Heywood V H, Brummitt R K, Culham A, Seberg O. 2007. *Flowering Plant Families of the World (Revised.)*. Buffalo, NY; Richmond Hill, Ont.: Firefly Books.
- ▶ Hirrel M C, Mehravaran H, Gerdemann J W. 1978. Vesicular arbuscular mycorrhizae in the *Chenopodiaceae* and *Cruciferae* : do they occur? *Can J Bot.* 56 : 2813-2817.
- ▶ Hirrel M C. 1981. The effect of sodium and chloride salts on the germination of *Gigaspora margarita*. *Mycologia.* 73 : 610-617.
- ▶ Hirrell M C, Gerdemann J W. 1980. Improved growth of onion and bellpepper in saline soils by two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *J Soil Sci Soc Am.* 44 : 654–655.
- ▶ Ho I. 1987. Vesicular arbuscular mycorrhizae of halophytic grasses in the Alvord Desert of Oregon. Northwest. *Sci.* 61 : 148-151.
- ▶ Hoagland D R, Arnon D I. 1938. The water-culture method for growing plants without soil. *Calif Agric Exp Stn Circ.* 39 : 347.
- ▶ Hogarth P J. 1999. *The Biology of Mangroves*. Oxford University Press, NewYork.
- ▶ Howard J B, Rees D C. 2006. How many metals does it take to fix N₂? A mechanistic overview of biological nitrogen fixation. *Roc Natl Acad Sci U S A.* 14 : 17088-93.
- ▶ Hu J, Lin X, Wang J, Shen W, Wu S, Peng S, Mao T. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungal inoculation enhances suppression of *cucumber fusarium* wilt in greenhouse soils. *Pedosphere.* 20 : 586-593.
- ▶ Hubbard K E, Nishimura N, Hitomi K, Getzoff E D, Schroeder J I. 2010. Early abscisic acid signal transduction mechanisms : newly discovered components and newly emerging questions. *Genesand Development.* 24 : 1695–1708.
- ▶ Ighilhariz Z. 1990. Etude du comportement physiologique, biochimique et structurale du *Retama retam* (R'tem) vis-à-vis du chlorure de sodium. Mémoire de magister en Cytophysiologie végétale, université d'Oran Es-Sénia (Algérie).
- ▶ Ike-Izundu N E. 2007. Interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and soil microbial population in the rhizosphere. Doctoral Thesis. Rhodes University. Republic of South Africa.
- ▶ Imlay J A, Linn S. 1988. DNA damage and oxygen radical toxicity. *Science.* 240 : 1302–1309.

- ▶ Iyengar E R R, Reddy M P. 1996. Photosynthesis in high salt tolerant plants. In : Pesserkali M. (Ed.). Hand Book of Photosynthesis. Marshal Deker. Baten Rose, USA. pp 56-65.
- ▶ Iyengar E R R, Reddy M P. 1996. Photosynthesis in highly salt tolerant plants. In: Pesserkali, M. (Ed.), Handbook of photosynthesis. Marshal Dekar, Baten Rose, US. pp 897–909.
- ▶ Jahromi F, Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano J M. 2008. Influence of salinity on the *in vitro* development of *Glomus intraradices* and on the *in vivo* physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. Microbial Ecol. 55 : 45-53.
- ▶ Jaiswal V, Rodrigues B F. 2001. Occurrence and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in coastal sand dune vegetation of Goa. Curr Sci India. 80 : 826-827.
- ▶ Jakobsen I, Abbott L K, Robson A D. 1992. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum*. L. 2. Hyphal transport of ³²P over defined distances. New Phytol. 120 : 509-516.
- ▶ Jampeetong A, Brix H. 2009. Nitrogen nutrition of *Salvinia natans* : effects of inorganic nitrogen form on growth, morphology, nitrate reductase activity and uptake kinetics of ammonium and nitrate. Aquat Bot. 90: 67-73.
- ▶ Jarstfer A G, Sylvia D M. 1995. Aeroponic Culture of VAM Fungi. Mycorrhiza. pp 427-441.
- ▶ Jarvis B D W, Pankhurst C E, Patel J J. 1982. *Rhizobium loti*, a new species of legume root nodul ebacteria. Int J Syst Bacteriol.32 : 378–380.
- ▶ Jasper D A, Abbot L K, Robson A D. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. New Phytol. 118 : 471–476.
- ▶ Javot H, Pumplin N, Harrison M J. 2007b. Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis : Transport properties and regulatory roles. Plant, Cell and Environment. 30 : 310-322.
- ▶ Jeffries P, Barea J M. 2001. Arbuscular mycorrhiza: a key component of sustainable plant–soil ecosystems. In: Hock B (ed) The Mycota : Fungal associations, Vol. IX. Springer, Berlin, pp 95–113.
- ▶ Jehne W, Thompson C H. 1981. Endomycorrhizae in plant colonization on coastal sand dunes at Cooloola, Queensland. Austral J Ecol. 6 : 221-230.
- ▶ Jensen A, Jakobsen I. 1980. The occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhiza in barley and wheat grown in some Danish soils with different fertilizer treatments. Plant and Soil. 55 : 403-414.
- ▶ Jeong H S, Lee J, Eom A H. 2006. Effects of Interspecific Interactions of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Growth of Soybean and Corn. Mycobiology. 34 : 34–37.
- ▶ 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*. Ann Bot. 94 : 251–258.
- ▶ Jindal V, Atval A, Sekhon B S, Singh R. 1993. Effect of VAM on metabolism of mung beans plants under NaCl salinity. Plant Physiol Biochem. 31 : 475-481.
- ▶ Johansson J, Paul L, Finlay R D. Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. FEMS Microbiol Ecol. 48 : 1-12.
- ▶ Johnson N C, Pflieger F L, Crookston R K, Simmons S R. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhizae respond to corn and soybean cropping history. New Phytol. 117 : 657-664.

- ▶ Johnson N C, Wedin D. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications*. 7 : 171-182.
- ▶ Jones M D, Durall D M, Cairney J W G. 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stand regenerating after clearcut logging. *New Phytol*. 157 : 399-422.
- ▶ Jones M O, Manning K, Andrews J, Wright C, Taylor I B, Thompson A J. 2008. The promoter from SIREO, a highly-expressed, root-specific *Solanum lycopersicum* gene, directs expression to cortex of mature roots. *Functional Plant Biology*. 35 : 1224-1233.
- ▶ Jordan D C. 1984. Family III Rhizobiaceae. In *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Edited by. Krieg N R and Holt J G. Baltimore : Williams and Wilkins Co. pp 234–242.
- ▶ Juge C, Samson J, Bastien C, Vierheilig H, Coughlan A, Piché Y. 2002. Breaking dormancy in spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* : a critical cold-storage period. *Mycorrhiza*. 12 : 37–42.
- ▶ Juniper S, Abbott L K. 2006. Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. 16 : 371-379.
- ▶ Kandula J, Stewart A, Ridgway H J. 2006. Monoxenic culture of the arbuscular mycorrhizal fungus *Scutellospora calospora* and ri-tDNA transformed carrot roots. *New Zealand Plant Protection*. 59 : 97-102.
- ▶ Kaneko T, Nakamura Y, Sato S, Asamizu E, Kato T, Sasamoto S, Watanabe A, Idesawa K, Ishikawa A, Kawashima K, Kimura T, Kishida Y, Kiyokawa C, Kohara M, Matsumoto M, Matsuno A, Mochizuki Y, Nakayama S, Nakazaki N, Shimpo S, Sugimoto M, Takeuchi C, Yamada M, Tabata S. 2000. Complete genome structure of the nitrogen-fixing symbiotic bacterium *Mesorhizobium loti*. *DNA Res*. 7 : 331–338.
- ▶ Kape R, Parniske M, Werner D. 1991. Chemotaxis and nod gene activity of *Bradyrhizobium japonicum* in response to hydroxybenzoic acids and isoflavonoids. *Appl Environ Microbiol*. 57 : 316-319.
- ▶ Kaplan F, Kopka J, Haskell D W, Zhao W, Schiller K C, Gatzke N, Sung D Y, Guy C L. 2004. Exploring the temperature-stress metabolome of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 136 : 4159–4168.
- ▶ Karaarslan E, Uyanöz R. 2011. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in some native plants grown on saline soils around the lake Tuz in Turkey and its relations with some physical and chemical properties of soil. *Sci Res Essays*. 6 : 4238-4245.
- ▶ Karandashov V, Bucher M. 2005. Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. *Trends Plant Sci*. 10 : 22-29.
- ▶ Karpe A, Nikam A A, Chimote K P, Kalwade S B, Kawar P G, Babu H Devarumath R M, Suprasanna P. 2012. Differential responses to salinity stress of two varieties (CoC 671 and Co 86032) of sugarcane (*Saccharum Officinarum* L.). *African Journal of Biotechnology*. 11 : 9028-9035.
- ▶ Kaschuk G, Leffelaar P, Giller K E, Alberton O, Hungria M, Kuyper T W. 2010. Three decades of soil microbial biomass studies in Brazilian ecosystems: Lessons learned about soil quality and indications for improving sustainability. *Soil Biology and Biochemistry*. 42 : 1-13.

- ▶ Kaya C, Ashraf M, Sonmez O, Aydemir S, Tuna A L, Cullu M A. 2009. The influence of arbuscular mycorrhizal colonisation on key growth parameters and fruit yield of pepper plants grown at high salinity. *Scientia Horticulturae*. 121 : 1-6.
- ▶ Kempa S, Krasensky J, Dal Santo S, Kopka J, Jonak C. 2008. A central role of abscisic acid in stress-regulated carbohydrate metabolism. *PLoS One*. 3 : e3935.
- ▶ Kennedy B F, De Fillippis L F. 1999. Physiological and oxidative response to NaCl of the salt tolerant *Grevillea ilicifolia* and the salt sensitive *Grevillea arenaria*. *J Plant Physiol*. 155 : 746–754.
- ▶ Keunho C, Heather T, Jaehoon L, Bonnie O, Jean C S, Jennifer L M, Augé R M. 2005. Mycorrhizal symbiosis and response of sorghum plants to combined drought and salinity stresses. *Journal of Plant Physiology*. 163 : 517-528.
- ▶ Khadri M, Tejera N A, Lluch C. 2006. Sodium chloride-ABA interaction in two common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars differing in salinity tolerance. *Environ Exp Bot*. 60 : 211-218.
- ▶ Khan A G. 2005. Role of soil microbes in the rhizospheres of plant growing on trace metal contaminated soils in phytoremediation. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*. 18 : 355-364.
- ▶ Khan M A, Ungar I A, Showalter A M. 1999. Effects of salinity on growth, ion content, and osmotic relations in *Halopyrum mocoronatum* (L.). *Stapf J Plant Nutr*. 22 : 191–204.
- ▶ Khan M A, Ungar I A, Showalter A M. 2000a. Effects of sodium chloride treatments on growth and ion accumulation of the halophyte *Haloxylon recurvum*. *Commun Soil Sci Plant Anal*. 31 : 2763–2774.
- ▶ Khavarinejad R A, Mostofi Y. 1998. Effects of NaCl on photosynthetic pigments, saccharides, and chloroplast ultrastructure in leaves of tomato cultivars. *Photosynthetica*. 35 : 151–154.
- ▶ Khedr A H A, Abbas M A, Wahid A A A, Quick W P, Abogadallah G M. 2003. Proline induces the expression of salt-stress responsive proteins and may improve the adaptation of *Pancreatium maritimum* L., to salt-stress. *J Exp Bot*. 54 : 2553-62.
- ▶ Kiers E T, van der Heijden M G A. 2006. Mutualistic Stability In The Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis : Exploring Hypotheses Of Evolutionary Cooperation. *Ecology*. 87 : 1627–1636.
- ▶ Kinnersley A M, Turano F J. 2000. Gamma aminobutyric acid (GABA) and plant responses to stress. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 19 : 479–509.
- ▶ Kjeldahl J. 1883. Neue Methode zur Bestimmung des Stickstoffs in organischen Körpern. *Z. Anal. Chem*. 22 : 366-382.
- ▶ Klironomos J N, Hart M M. 2002. Colonisation of roots by arbuscularmycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza*. 12 : 181-184.
- ▶ Klironomos J N. 2003. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*. 84 : 2292–2301.
- ▶ Kloepper J W, Leong J, Teintze M, Schroth M N. 1980. Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth-promoting rhizobacteria. *Nature*. 286 : 885–886.

- ▶ Koch K. 1853. *Arthrocnemum macrostachyum* (Morici.). Hort. Dendrol. 96.
- ▶ Koreish E A, El-Halfawi M H, Abd-El-Ghaffar S. 1997. Nodulation and dinitrogen fixation by *Acacia saligna* seedlings as influenced by soil type and salinity, Egypt. J Soil Sci. 37 : 437–450.
- ▶ Koske R E, Gemma J N, Corkidi L, Sigüenza C, Rinkón E. 2004. Arbuscular mycorrhizas in coastal dunes. In: Martínez M I, Psuty N P (eds), Coastal dunes, ecology and conservation. Ecological Studies. 171 : 173–187.
- ▶ Koske R E, Halvorson W L. 1981. Ecological studies of vesicular-arbuscular mycorrhizae in a barrier sand dune. Can J Bot. 59 : 1413-1422.
- ▶ Koske R E, Polson W R. 1984. Are mycorrhizae required for sand dune stabilization? Bioscience. 34 : 420-424.
- ▶ Koske R E. 1975. Endogone spores in Australian sand dune. Can J Bot. 53 : 668-672.
- ▶ Koske R E. 1981a. *Gigaspora gigantea* : observations on spore germination of a VA-mycorrhizal fungus. Mycologia. 73 : 288-300.
- ▶ Koske R E. 1981b. Multiple germinations by spores of *Gigaspora gigantea*. Trans Br Mycol Soc. 76 : 328-330.
- ▶ Kosuta S, Chabaud M, Loughon G, Gough C, Dénarié J, Barker D G, et al. 2003. A diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific MtENOD11 expression in roots of *Medicago truncatula*. Plant Physiology. 131 : 952–962.
- ▶ Kothari S K, Marschner H, Romheld V. 1990. Direct and indirect effects of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on acquisition of mineral nutrients by maize (*Zea mays* L.) in a calcareous soil. Nezo Phytologist. 16 : 637-64.
- ▶ K'otuto G O. 2001. Effect of supplemental irrigation on soil chemical properties and growth of *Acacia saligna* in northwestern kenya . Thesis submitted in partial fulfilment of the requirement of the degree of M. SC. in Horticulture of University of Nairobi.
- ▶ Kovacs Z, Simon-Sarkadi L, Szucs A, Kocsy G. 2010. Differential effects of cold, osmotic stress and abscisic acid on polyamine accumulation in wheat. Amino Acids. 38 : 623–631.
- ▶ Krasensky J, Jonak C. 2012. Drought, salt and temperature stress-induced metabolic rearrangement and regulatory networks. J Exp Bot. 4 : 1593-1608.
- ▶ Krüger M, Krüger C, Walker C, Stockinger H, Schüßler A. 2012. Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from phylum to species level. New Phytologist. 193 : 970–84.
- ▶ Kulkarni M J, Prasad T G, Sashidhar V R. 2000. Genotypic variation in 'early warning signals' from roots in drying soil: intrinsic differences in ABA synthesising capacity rather than root density determines total ABA 'message' in cowpea (*Vigna unguiculata* L.). Annals of Applied Biology. 136 : 267-272.
- ▶ Kumar A, Sharma S, Mishra S. 2010. Influence of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and salinity on seedlings growth, solute accumulation and mycorrhizal dependency of *Jatropha curcas* L. J Plant Growth Regul. 29 : 297–306.

- ▶ Lacerda C F, Cambraia J, Oliva M A, Ruiz H A. 2001. Plant growth and solute accumulation and distribution in two sorghum genotypes, under NaCl stress. *Rev Bras Fisiol Veg.* 13 : 270-284.
- ▶ Lafay B, Bullier E, Burdon J. 2006. Bradyrhizobia isolated from root nodules of *Parasponia* (Ulmaceae) do not constitute a separate coherent lineage. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology.* 56 : 1013-8.
- ▶ Lagrange A, Ducouso M, Jourand P, Majorel C, Amir H. 2011. New insights into the mycorrhizal status of Cyperaceae from ultramafic soils in New Caledonia. *Canadian Journal of Microbiology.* 57 : 21–28.
- ▶ Lambers H, Clements J C, Nelson M N. 2013b. How a phosphorus acquisition strategy based on carboxylate exudation powers the success and agronomic potential of lupines (*Lupinus*, *Fabaceae*). *American Journal of Botany.* 100 : 263–288.
- ▶ Landeweert R, Hoffland E, Finlay R D, Kuyper T W, Van Breemen N. 2001. Linking plant to rocks: Ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends Ecol Evol.* 16 : 248-255.
- ▶ Landwehr M, Hilderbrandt U, Wilde P. 2002. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus geosporum* in European saline, sodic and gypsum soils. *Mycorrhiza.* 12 : 199-211.
- ▶ Lange R T. 1961. Nodule bacteria associated with the indigenous Leguminosae of South-Western Australia. *Journal of General Microbiology.* 26 : 351-359.
- ▶ Larcher W. 2003. *Physiological plant ecology*, 4th edn. Springer.
- ▶ Latef A A H A. 2011. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and cooper on growth, accumulation of osmolyte, mineral nutrition and antioxidant enzyme activity of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Mycorrhiza.* 21 : 495-503.
- ▶ Lauchli A, Schubert S. 1989. The role of calcium in the regulation of membrane and cellular growth processes under salt stress. *Nato Asi Ser G.* 19 : 131–137.
- ▶ Lavin M, Herendeen P S, Wojciechowski M F. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineage during the Tertiary. *Systematic Biology.* 54 : 530–549.
- ▶ Lazrek F *et al.*, 2008. Analyse de la diversité génétique et symbiotique des populations naturelles tunisiennes de *Medicago truncatula* et recherche de QTL liés au stress salin. Thèse de doctorat, université de Tolose.
- ▶ Le Houérou H N, Pontanier R. 1987. Les plantations sylvo-pastorales dans la zone aride de Tunisie. Notes techniques du MAB n°18. Paris : UNESCO.
- ▶ Le Houérou H N. 1981. Ecosystems Long term dynamics in arid-land vegetation and of North Africa. IBP Synthesis, Cambridge Univ. Press. Goodall, Evenari and Noy-Meir eds : 357-384.
- ▶ Le Houérou H N. 1986. Salt tolerant plants of economic value in the Mediterranean basin. *Reclamation Revegetation Restoration.* 5 : 391-341.
- ▶ Le Houérou H N. Multipurpose germplasm of fodder shrubs and trees for the rehabilitation of arid and semi-arid land in the Mediterranean isoclimatic zone. A photographic catalogue. In : Le Houérou H N. (ed.). Multipurpose germplasm of fodder shrubs and trees for the rehabilitation of arid and semi-arid land in the Mediterranean isoclimatic zone. A photographic catalogue. Zaragoza : CIHEAM. p. 1-118.

- ▶ Le Houerou, 1981 H N. 1981. The Desert and Arid Zones of Northern Africa in Ecosystems of the World. Hot deserts and Arid Shrublands chap. 4-5 D. Goodall and M. Evenari, eds. Elsevier publ. camp. (in press).
- ▶ Le Tacon F, Selosse M A. 1994. La Place des symbioses mycorhiziennes dans l'évolution de la vie. Acta Botanica Gallica. 141 : 405-419.
- ▶ Le Tacon F. 1985. Les mycorhizes. La Recherche n° 166, 624-632.
- ▶ Lechno S, Zamski E, Telor E. 1997. Salt stress-induced responses in cucumber plants. J Plant Physiol. 150 : 206–211.
- ▶ Lee D H, Kim Y S, Lee C B. 2001. The inductive responses of the antioxidant enzymes by salt stress in the rice (*Oryza sativa* L.). J. Plant Physiol. 158 : 737–745.
- ▶ Lee T M, Liu C H, 1999. Correlation of decreases calcium contents with proline accumulation in the marine green macroalga *Ulva fasciata* exposed to elevated NaCl contents in seawater. J Exp Bot. 50 : 1855–1862.
- ▶ Lei Y, Yin C, Ren J, Li C. 2007. Effect of osmotic stress and sodium nitroprusside pretreatment on proline metabolism of wheat seedlings. Biol Plant. 51 : 386-390.
- ▶ Leon-Barrios M, Lorite M J, Donate-Correa J, Sanjuan J, *Ensifer meliloti* bv. lincerottense establishes nitrogen-fixing symbiosis with Lotus endemic to the Canary Islands and shows distinctive symbiotic genotype and host range. Syst Appl Microbiol. 32. 413–420.
- ▶ Lerouge P, Roche P, Faucher C, Maillet F, Truchet G, Promé J C, Dénarié J. 1990. Symbiotic host-specificity of *Rhizobium meliloti* is determined by a sulphated and acylated glucosamine oligosaccharide signal. Nature. 344 : 781-784.
- ▶ Leung J, Giraudat J. 1998. Abscisic acid signal transduction. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol. 49 : 199–222.
- ▶ Levitt J. 1980. Responses of Plant to Environmental Stress Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses, second ed. Academic Press, New York.
- ▶ Li L F, Zhang Y, Zhao Z W. 2007. Arbuscular mycorrhizal colonization and spore density across different land-use types in a hot and arid ecosystem, Southwest China. J Plant Nutr Soil Sc. 170 : 419-425.
- ▶ Lieth H, Moshenko M, Menzel U. 1997. Sustainable halophyte utilisation in the Mediterranean and Subtropical Dry Regions. International Conferences on Water management Salinity and Pollution control towards Sustainable Irrigation in the Mediterranean Region, Valenzano Bari. p 209.
- ▶ Limpens E, Franken C, Smit P, Willemsse J, Bisseling T, Geurts R. 2003. LysM domain receptor kinases regulating rhizobial Nod factor-induced infection. Science. 302 : 630–633.
- ▶ Lingfei L, Anna Y, Zhiwei Z. Seasonality of arbuscular mycorrhizal symbiosis and dark septate endophytes in a grassland site in southwest China. FEMS Microbiology Ecology. 54 : 367-73.
- ▶ Liu C, Zhao L, Yu G. 2011. The dominant glutamic acid metabolic flux to produce gamma-amino butyric acid over proline in *Nicotiana tabacum* leaves under water stress relates to its significant role in antioxidant activity. Journal of Integrative Plant Biology .53 : 608–618.

- ▶ Liu J, Zhu J K. 1997. An Arabidopsis mutant that requires increased calcium for potassium nutrition and salt tolerance. *Proc Natl Acad Sci. USA.* 94 : 14960–14964.
- ▶ Liu T, Sheng M, Wang C Y, Chen H, Li Z, Tang M. 2015. Impact of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth, water status, and photosynthesis of hybrid poplar under drought stress and recovery. *Photosynthetica.* 53 : 250-258.
- ▶ Livingston D P, Hinch D K, Heyer A G. 2009. Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences.* 66 : 2007–2023.
- ▶ Lizana C, Wentworth M, Martinez J P, Villegas D, Meneses R, Murchie E H, Pastenes C, Lercari B, Vernieri P, Horton P. 2006. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress: I. Effects of drought on yield and photosynthesis. *Journal of Experimental Botany.* 57 : 685 - 697.
- ▶ Lloret J, Wulff B B H, Rubo J M, Downie A, Bonilla I, Rivilla R. 1998. Exopolysaccharide II production is regulated by salt in the halotolerant strain *Rhizobium meliloti* EFB1. *Appl Environ Microbiol.* 64 : 1024–1028.
- ▶ Lluch C, Tejera N, Herrera-Cervera J A, Lopez M, Barranco-Gresa J R, Palma F J, Gozalaez M, Liribarne C, Moreno E et Ocana A. 2007. Saline stress tolerance in legumes. *Lotus newsletter,* 37 : 76-77.
- ▶ Logi C, Sbrana C, Giovannetti M. 1998. Cellular events involved in survival of individual arbuscular mycorrhizal symbionts growing in the absence of the host. *Appl Environ Microb.* 64 : 3473–3479.
- ▶ Longstreth D J, Nobel P S. 1979. Salinity effects on leaf anatomy. *Plant Physiol.* 63 : 700–703.
- ▶ Lopez F, Vansuyt G, Fourcroy P, Casse-Delbart F. 1994. Accumulation of a 22-kDa protein in the leaves of *Raphanus sativus* in response to salt stress or water deficit. *Physiol Plant.* 91 : 605–614.
- ▶ Lopez R P, Larrea Alcázar D, Macía M J. 2006. The arid and dry plant formations of south america and their floristic connections: new data, new interpretation? *Darwiniana.* 44 : 18-31.
- ▶ Lorite M J, Munoz S., Olivares J, Soto M J, Sanjuan J. 2010. Characterisation of strains unlike *Mesorhizobium loti* that nodulate Lotus in saline soils of Granada (Spain). *Appl Environ Microbiol.* 4019–4026.
- ▶ Lu C M, Qiu N W, Lu Q T, Wang B S, Kuang T Y. 2002. Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte *Suaeda salsa* grown outdoors? *Plant Sci.* 163 : 1063–1068.
- ▶ Lugan R, Niogret M F, Leport L, Guegan J P, Larher F R, Savoure A, Kopka J, Bouchereau A. 2010. Metabolome and water homeostasis analysis of *Thellungiella salsuginea* suggests that dehydration tolerance is a key response to osmotic stress in this halophyte. *The Plant Journal.* 64 : 215–229.
- ▶ Ma W, Charles T C, Glick B R. 2004. Expression of an exogenous 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase gene in *Sinorhizobium meliloti* increases its ability to nodulate alfalfa. *Appl Environ Microbiol.* 70 : 5891-7.

- ▶ Madden T D, Bally M B, Hope M J, Cullis P R, Schieren H P, Janoff A S. 1985. Protection of large unilamellar vesicles by trehalose during dehydration: retention of vesicle contents. *Biochimica et Biophysica Acta*. 817 : 67–74.
- ▶ Maia L C, Silva B S, Goto B T. 2010. Estrutura, ultraestrutura e germinação de glomerosporos. In: Siqueira O J, Souza F A, Cardoso E J B N, Tsai S M. (Ed.). *Micorrizas 30 anos de pesquisas no Brasil*. Lavras: Editora UFLA. pp. 75-116.
- ▶ Majee M, Maitra S, Dastidar K G, Pattnaik S, Chatterjee A, Hait N C, Das K P, Majumder A L. 2004. A novel salt-tolerant L-myo-inositol-1-phosphate synthase from *Porteresia coarctata* (Roxb.) Tateoka, a halophytic wild rice : molecular cloning, bacterial overexpression, characterization, and functional introgression into tobacco-conferring salt tolerance phenotype. *Journal of Biological Chemistry*. 279 : 28539–28552.
- ▶ Malbreil M, Tisserant E, Martin F, Roux C. 2014. Genomics of arbuscular mycorrhizal fungi: out of the shadows. In: Martin FM. *Advances in Botanical Research*. pp 259-290.
- ▶ Malloch D, Malloch B. 1981. The mycorrhizal status of boreal plants: species from northeastern Ontario. *Can J Bot*. 59 : 2167-2172.
- ▶ Manivannan P, Jaleel C A, Kishorekumar A, Sankar B, Somasundaram R, Panneerselvam R. 2008. Protection of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. plants from salt stress by paclobutrazol. *Colloids and surfaces B. Biointerfaces*. 61 : 315-318.
- ▶ Mansour M M F. 2000. Nitrogen containing compounds and adaptation of plants to salinity stress. *Biol Plant*. 43 : 491–500.
- ▶ Mansour S R, Zayed A M, Safwat M S, Nitrogen fixing efficiency of *Acacia saligna* trees inoculated with two *Bradyrhizobium* strains under field conditions. *IJFUM*. 4 : 22–27.
- ▶ Mansouri L M. 2011. Production d'inoculum de Rhizobium nodulant *Acacia Saligna* pour revégétaliser la carrière de Terga (Ain Témouchent). Mémoire de magister, biotechnologie, Université d'Oran es Sénia, Algérie.
- ▶ Marcar N E, Dart P, Sweeney C. 1991. Effect of root-zone salinity on growth and chemical composition of *Acacia ampliceps* Maslin B R, *A. auriculiformis* Cunn A. Ex Benth. and *A. mangium* Willd. at two nitrogen levels. *New Phytol*. 119 : 567–573.
- ▶ Marschner H .1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants* London: Academic Press, p 889.
- ▶ Marschner H, Dell B. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil*, Dordrecht. 159 : 89-102.
- ▶ Marulanda A, Barea J M, Azcón R. 2009. Stimulation of plant growth and drought tolerance by native microorganisms (AM Fungi and Bacteria) from dry environments: Mechanisms related to bacterial effectiveness. *J Plant Growth Regul*. 28 : 115–124.
- ▶ Maslin B R. 2004. Classification and phylogeny of *Acacia*, in: Crespi B J, Morris D C Mound L A (Eds), *Evolution of ecological and behavioural diversity : Australian Acacia thrips as model organisms*. Australian Biological Resources Study and Australian National Insect Collection, CSIRO : Canberra.
- ▶ Maslin R, McDonald M W. 2004. *Acacia Search*. Evaluation of *Acacia* as a woody crop option for southern Australia, RIRDC. Union Offset Printers, Canberra, Australia.
- ▶ Maslin, B.R., 1974. Studies in the genus *Acacia*-2-Miscellaneous new phlloidinous species. *Nuytsia*. 1 : 315-331.-3-The taxonomy of *A.saligna* (Labill.) H. Wendl. *Nuytsia*. 1:322-340

- ▶ Mateos P F, Baker D L, Petersen M, Velázquez E, Jiménez-Zurdo J I, Martínez-Molina E, Squartini A, Orgambide G, Hubbell D H, Dazzo F B. 2001. Erosion of root epidermal cell walls by *Rhizobium* polysaccharide-degrading enzymes as related to primary host infection in the *Rhizobium*-legume symbiosis. *Can J Microbiol.* 47 : 475-87.
- ▶ Mathur N, Singh J, Bohra S, Vyas A. 2007. Arbuscular mycorrhizal status of medicinal halophytes in saline areas of Indian Thar Desert. *Eur J Soil Sci.* 2 : 119-127.
- ▶ McKay I A, Djordjevic M A. 1993. Production and excretion of nod metabolites by *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* are disrupted by the same environmental factors that reduce nodulation in the field. *Applied and Environmental Microbiology.* 59 : 3385–3392.
- ▶ McKinney G. 1941. Absorption of light by chlorophyll solutions. *J Biol Chem.* 140 : 315-322.
- ▶ McMillen B, Juniper S, Abbott L K. 1998. Inhibition of hyphal growth of a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus in soil containing sodium chloride limits the spread of infection from spores. *Soil Biol Biochem.* 30 : 1639-1646.
- ▶ Menconi M, Sgherri C L M, Pinzino C, Navariizzo F. 1995. Activated oxygen species production and detoxification in wheat plants subjected to a water deficit programme. *J Exp Bot.* 46 : 1123-1130.
- ▶ Mensah A Y, Houghton P J, Dickson R A, Fleischer T C, Heinrich M, Bremner P. 2006. In vitro evaluation of effects of two Ghanaian plants relevant to wound healing. *Phytother Res.* 20 : 941-4.
- ▶ Merabet C, Martens M, Mahdhi M, Zakhia F, Sy A, Le Roux C, Domergue O, Coopman R, Bekki A, Mars M, Willems A, De Lajudie P. 2010. Multilocus sequence analysis of root nodule isolates from *Lotus arabicus* (Senegal), *Lotus creticus*, *Argyrolobium uniflorum* and *Medicago sativa* (Tunisia) and description of *Ensifer numidicus* sp. nov. and *Ensifer garamanticus* sp. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology.* 60 : 664–674.
- ▶ Merryweather J W, Fitter A H. 1998. The arbuscular mycorrhizal fungi of Hyacinthoides non-scripta. I. Diversity of fungal taxa. *New Phytologist.* 117–129
- ▶ Mhadhbi H, Mylona P V, Polidoros A N. 2015. Legume-rhizobia symbiotic performance under abiotic stresses, in *Legumes under Environmental Stress: Yield, Improvement and Adaptations* (eds Azooz M. M. and Ahmad P.), John Wiley and Sons, Ltd, Chichester, UK.
- ▶ Michaelides E D. 1979. Mini-monograph on *Acacia cyanophylla*. Invited paper to technical consultation on fast-growing plantation broadleaved trees for mediterranean and temperate zones held in Lisbon, Portugal 16-20 (FAO: Rome.).
- ▶ Miller J C, Rajapakse S, Garber R K. 1986. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in vegetable crops. *Hort science.* 21 : 974-984.
- ▶ Miller R J, Bell D T, Koeppe D E. 1971. The effect of water stress on some membrane characteristics of corn mitochondria. *Plant physiol.* 48 : 229.
- ▶ Mittova V, Tal M, Volokita M, Guy M. 2002. Salt stress induces up-regulation of an efficient chloroplast antioxidant system in the salt-tolerant wild tomato species *Lycopersicon pennellii* but not in the cultivated species. *Physiol Plant.* 115 : 393–400.

- ▶ Mittova V, Tal M, Volokita M, Guy M. 2003. Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. *Plant Cell Environ.* 26 : 845–856.
- ▶ Mnasri B, Aouani E, Mhamdi R. 2007 : Nodulation and growth of common bean (*Phaseolus vulgaris*) under water deficiency. *Soil Biology and Biochemistry.* 39 : 1744–1750.
- ▶ 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 Environment.* 53 : 409–417.
- ▶ Mohammad M. Shibli R, Ajouni M, Nimri L. 1998. Tomato root and shoot responses to salt stress under different levels of phosphorus nutrition. *J Plant Nutr.* 21 : 1667–1680.
- ▶ Moore J C, 1988. Plant succession in semiarid grasslands and response to mycorrhizal colonization. Abstracts Ecological Society of America Meeting, Davis, CA, USA, 312 p.
- ▶ Morales M A, Alarcón J J, Torrecillas A And Sánchez-Blanco M J. 2000. Growth and water relations of *Lotus creticus* plants as affected by salinity. *Biologia Plantarum.* 43 : 413–417.
- ▶ Morales M A, Alarcón J J, Torrecillas A, Sánchez-Blanco M J. 2000. Growth and Water Relations of *Lotus creticus* Plants as Affected by Salinity. *Biologia Plantarum.* 43 : 413-417.
- ▶ Morales M A, Sanchez-Blanco M J, Olmos E, Torrecillas A, Alarcon J J. 1998. Changes in the growth, leaf water relations and all ultrastructure in *Argyranthemum coronopifolium* plants under saline conditions. *J. Plant Physiol.* 153 : 174–180.
- ▶ Moreira F M De S; Siqueira J O. 2006. *Microbiologia e Bioquímica do Solo.* 2.ed. atual. e ampl. Lavras: Ufla. p 729.
- ▶ Morton J B, Benny G L. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, *Glomales*, two new suborders, *Glomineae* and *Gigasporineae*, and two new families, *Acaulosporaceae* and *Gigasporaceae*, with an emendation of *Glomaceae*. *Mycotaxon.* 37: 471-491.
- ▶ Morton J B, Bentivenga S P, Bever J D. 1995. Discovery, measurement and interpretation of diversity in arbuscular endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes). *Can J Bot.* 73 : 25–32.
- ▶ Morton J B. 1992. Problems and solutions for integrations of glomalean taxonomy. *Systematic biology and the study of endomycorrhizal phenomena.* *Mycorrhiza.* 2 : 97-109.
- ▶ Mosse B, Thompson J P. 1984. Vesicular-arbuscular endomycorrhizal inoculum production. I : Exploratory experiments with beans (*Phaseolus vulgaris*) in nutrient flow culture. *Can J Bot.* 62 : 1523-1530.
- ▶ Mosse B. 1988. Some studies relating to “independent” growth of vesicular-arbuscular endophytes. *Can J Bot.* 66 : 2533–2540.
- ▶ Mosse, B. 1959. The regular germination of resting spores and some observations on the growth requirements of an *Endogone* sp. causing vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Transactions of the British Mycological Society.* 42 : 273-286.
- ▶ Mousain D, Matumoto-Pintro P, Quiquampoix H. 1997. Le rôle des mycorhizes dans la nutrition phosphatée des arbres forestiers. *Rev For Fr.* 49 : 67–81.

- ▶ Mubarik N R, Sunatmo T I. 2014. Symbiotic of nitrogen fixation between acid aluminium tolerant *Brayrhizobium japonicum* and soybean. In : Ohyama T, editor. Advances in Biology and Ecology of Nitrogen Fixation. Rijeka (HR) InTech. pp 259-274.
- ▶ Mudgal V. 2004. Physiological studies on growth and nitrogen metabolism in *Cicer arietinum* L. under saline conditions. Ph.D. Thesis, Rohilkhand University, India.
- ▶ Mugnier J, Mosse B. 1987 Spore germination and viability of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* Trans Brit Mycol Soc. 88 : 411-413.
- ▶ Mukerji K G, Kapoor A. 1986. Occurrence and importance of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in semiarid regions of India. Forest Ecology and Management. 18 : 117-126.
- ▶ Mullen R B, Schmidt S K. 1993. Mycorrhizal infection, phosphorus uptake, and phenology in *Ranunculus adonejis*: implications for the functioning of mycorrhizae in alpine systems. Oecologia. 94 : 229-234.
- ▶ Munkvold L, Kjoller R, Vestberg M, Rosendahl S, Jakobsen I. 2004. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol. 164 : 357–364.
- ▶ Munns R, Cramer G R, Ball M C. 1999. Interactions between rising CO₂, soil salinity and plant growth. In: Luo Y, Mooney H A, eds. Carbon dioxide and environmental stress. London : Academic Press, 139–167.
- ▶ Munns R, James R A, Lauchli A. 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. J Exp Bot. 57 : 1025-1043.
- ▶ Munns R, Tester M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology. 59 : 651–681.
- ▶ Munns R. 1992. A leaf elongation bioassay detects an unknown growth inhibitor in xylem sap from wheat and barley. Australian Journal of Plant Physiology. 19 : 127–135.
- ▶ Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. Plant Cell Environ. 25 : 239-250.
- ▶ Murkute A A, Sharma S, Singh S K. 2006. Studies on salt stress tolerance of citrus root stock genotypes with arbuscular mycorrhizal fungi. Horticultural Science. 33 : 70–76.
- ▶ Muthukumarasamy M, Gupta S D, Pannerselvam R. 2000. Enhancement of peroxidase, polyphenol oxidase and superoxide dismutase activities by triadimefon in NaCl stressed *Raphanus sativus* L. Biol Plant. 43 : 317–320.
- ▶ Nandasena K, Yates R, Tiwari R, O’Hara G, Howieson J, Ninawi M, Chertkov O, Detter C, Tapia R, Han S, Woyke T, Pitluck S, Nolan M, Land M, Liolios K, Pati A, Copeland A, Kyrpides N, Ivanova N, Goodwin L, Meenakshi U, Reeve W. 2013. Complete genome sequence of *Mesorhizobium ciceri* bv. *biserrulae* type strain (WSM1271T). Standards in Genomic Sciences. 9 : 462-472.
- ▶ NAS (National Academy of Sciences) 1980. *Acacia saligna*. In: Firewood Crops; Shrubs and Tree Species for Energy Production, Washington: National Academy of Sciences. pp.100-101,

- ▶ Nasim G. 2010. The role of arbuscular mycorrhizae in inducing resistance to drought and salinity stress in crops. In: Ashraf, M., M. Ozturk and M.S.A. Ahmad (eds.), Plant Adaptation and Phytoremediation, Springer, The Netherlands. pp: 119–141.
- ▶ Nasr H., Diem H G. 1987. Effet de l'endomycorhization vésiculo-arbusculaire sur la croissance et la fixation de l'azote par *Acacia cyanophylla* Lind. In : Les arbres fixateurs d'azote, Paris, ORSTOM. pp 232-243.
- ▶ Nassef A O, El Maraghy H A. 1997. Allocation of geometric tolerances : New criterion and methodology : annals of the CIRP. 46 : 101-106.
- ▶ Naz N, Hameed M, Ashraf M, Ahmad R, Arshad M. 2009. Eco-morphic variation for salt tolerance in some grasses from Cholistan Desert, Pakistan Pak J Bot. 41: 1707-1714.
- ▶ Neffati M. 1994. Morpho-biological characterization of some North-African plant species. Implications for the pastoral improvement. Doct Thesis. University of Gent.
- ▶ Nemeč S. 1981. Histochemical characteristics of *Glomus etunicatus* infection of Citrus limon fibrous roots. Can J Bot. 59 : 609–617.
- ▶ Netondo G W, Onyango J C, Beck E. 2004. Sorghum and Salinity : II. Gas Exchange and Chlorophyll Fluorescence of Sorghum under Salt Stress. Crop Sci. 44 : 806–811.
- ▶ Newcomb W, Sippell D, Peterson R L. 1979. The early morphogenesis of *Glycine max* and *Pisum sativum* root nodules. Revue canadienne de botanique. 57 : 2603-2616.
- ▶ Newman E I, Devoy C L N, Easen N J, Fowles K J. 1994. Plant species that can be linked by VA mycorrhizal fungi. New Phytologist. 126 : 115-121.
- ▶ Nicolson TH. 1959. Mycorrhiza in the *Gramineae*. I. Vesicular arbuscular endophytes with special reference to the external phase. Trans B R Mycol Soc. 42 : 132-145.
- ▶ Niste M, Vidican R, Rotar I, Stoian V, Pop R, Miclea R. 2014. Plant Nutrition Affected by Soil Salinity and Response of Rhizobium Regarding the Nutrients Accumulation. Pro Environment. 7 : 71–75.
- ▶ Noel K D. 2009. Rhizobia. M. Schaechter (Ed.), Encyclopedia of microbiology, Academic Press, San Diego, CA. pp. 261–277.
- ▶ Nogom A, Nakagawa Y, Sawada H, Tsukahara J, wakabayashi S, Uchiumi T, Nuntagij A, kotepong S, Suzuki A, Higashi S, Abe M. 2004. A novel symbiotic nitrogen-fixing member of the Ochrobacterium clade isolated from root nodules of *Acacia mangium*. J gen Appl Microbiol. 50 : 17-27.
- ▶ Nukui N, Minamisawa K, Ayabe S, Aoki T. 2006. Expression of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase gene requires symbiotic nitrogen-fixing regulator gene nifA2 in *Mesorhizobium loti* MAFF303099. Appl Environ Microbiol. 72 : 4964–4969.
- ▶ Oba G, Nordal I, Stenseth N C, Bjora C S, Muthondeki J K, Bii K A. 2001. Growth performance of exotic and indigenous tree species in saline soils of Turkana, Kenya. Arid Environ. 47 : 499-511.
- ▶ Oehl F, Sieverding E, Palenuela J, Ineichen K, da Silva G A. 2011. Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. IMA Fungus. 2 : 191-199.
- ▶ Ojala J C, Jarrel W M, Menge J A, Johnson E L V. 1983. Influence of mycorrhizal fungi on the mineral nutrition and yield of onion in saline soil. Agronomy. 75 : 225-259.

- ▶ Oldroyd G E, Downie J A. 2008. Coordinating nodule morphogenesis with rhizobial infection in legumes. *Annu Rev Plant Biol.* 59 : 519-46.
- ▶ Oldroyd G E, Murray J D, Poole P S, Downie J A. 2011. The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis. *Annual Review of Genetics.* 45 : 119-144.
- ▶ Olien C R, Clark J L. 1995. Freeze-induced changes in carbohydrates associated with hardiness of barley and rye. *Crop Science.* 35 : 496–502.
- ▶ Olsen S R, Cole C V, Watanabe F S., Dean L A. 1954. Estimation of Available Phosphorus in Soils by Extraction with Sodium Bicarbonate. *Circ. 939.U.S. Dep. Agric., Washington, DC.*
- ▶ Olsson P A, Tyler G. 2004. Occurrence of non-mycorrhizal plant species in south Swedish rocky habitats is related to exchangeable soil phosphate. *Journal of Ecology.* 92 : 808–815.
- ▶ ONS, 2008. « Wilaya de Saïda : répartition de la population résidente des ménages ordinaires et collectifs, selon la commune de résidence et la dispersion ». Données du recensement général de la population et de l'habitat de 2008 sur le site de l'ONS.
- ▶ Oufdou K, Benidire L, Lyubenova L, Daoui K, Fatemi Z E A, Schröder P. 2014. Enzymes of the glutathione-ascorbate cycle in leaves and roots of rhizobia-inoculated faba bean plants (*Vicia faba* L.) under salinity stress. *Eur J Soil Biol.* 60 : 98–103.
- ▶ Ouziad F, Wilde P, Schmelzer E, Hildebrandt U, Bothe H. 2006. Analysis of expression of aquaporins and Na⁺/H⁺ transporters in tomato colonized by arbuscular mycorrhizal fungi and affected by salt stress. *Environ Exp Bot.* 57 : 177–186.
- ▶ Paliyath G, Murr D P, Handa A K, Lurie S. 2008. Postharvest biology and technology of fruits, vegetable, and flowers. p 498.
- ▶ Panwar V, Meghvansi M K, Siddiqui S. 2011. Short-term temporal variation in sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and physico-chemical edaphic properties of wheat rhizosphere. *Journal of Biological Sciences.* 18 : 247-254,.
- ▶ Pareek A, Singla S L and Grover A. 1997a. Short-term salinity and high temperature stress-associated ultrastructural alterations in young leaf cells of *Oryza sativa* L. *Ann Bot.* 80 : 629-639.
- ▶ Pareek A. 1997. Molecular characterization of stress proteins in *Oryza sativa* L. with emphasis on 90 Kda family, Ph.d. thesis, University of Delhi, Delhi.
- ▶ Parida A K, Das A B, Mitra B, Mohanty P. 2004b. Salt-stress induced alterations in protein profile and protease activity in the mangrove, *Bruguiera parviflora*. *Z Naturforsch.* 59 : 408–414.
- ▶ Parida A K, Das A B, Mitra B. 2004a. Effects of salt on growth, ion accumulation photosynthesis and leaf anatomy of themangrove, *Bruguiera parviflora*. *Trees-Struct Funct.* 18 : 167–174.
- ▶ Parida A K, Das A B, Mohanty P. 2004. Defense potentials to NaCl in a mangrove, *Bruguiera parviflora* : differential changes of isoforms of some antioxidative enzymes. *J Plant Physiol.* 161 : 531–542.
- ▶ Parida A K, Das A B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicology and Environmental Safety.* 60 : 324-349.

- ▶ Parida A, Das A B, Das P. 2002. NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures. *J Plant Biol.* 45 : 28–36.
- ▶ Park E J, Jeknic Z, Chen T H, Murata N. 2007. The *codA* transgene for glycinebetaine synthesis increases the size of flowers and fruits in tomato. *Plant Biotechnology Journal.* 5 : 422–430.
- ▶ Parniske M. 2008. Arbuscular mycorrhiza : the mother of plant root endosymbioses. *nature rev microbiol.* 6 : 763-775.
- ▶ Patra B, Ray S, Richter A, Majumder A L. 2010. Enhanced salt tolerance of transgenic tobacco plants by co-expression of *PcINO1* and *McIMT1* is accompanied by increased level of myo-inositol and methylated inositol. *Protoplasma.* 245 : 143–152.
- ▶ Paul M J, Primavesi L F, Jhurrea D, Zhang Y H. 2008. Trehalose metabolism and signaling. *Annual Review of Plant Biology.* 59 : 417–441
- ▶ Paul M J, Primavesi L F, Jhurrea D, Zhang Y H. 2008. Trehalose metabolism and signaling. *Annual Review of Plant Biology.* 59 : 417–441.
- ▶ Payakapong W, Tittabutr P, Teaumroong N, Boonkerd N, Singleton P, Borthakur D. 2006. Identification of two clusters of genes involved in salt tolerance in *Sinorhizobium* sp. Strain BL3. *Symbiosis.* 41 : 47-53.
- ▶ Pearson J N, Schweiger P. 1993. *Scutellospora calospora* (Nicol. & Gerd.) Walker and Sanders associated with subterranean clover: dynamics of colonization, sporulation and soluble carbohydrates. *New phytol.* 124 : 215–219.
- ▶ Pelmont J. 1993. Bactéries et environnement. Presse Universitaire de Grenoble. p 899.
- ▶ Pelmont J. 1995. Bactéries et environnement : Adaptation physiologique. Office des Publications Universitaires. 2 : 541-572.
- ▶ Perret X, Staehelin C, Broughton W J. 2000. Molecular basis of symbiotic promiscuity. *Microbiol Mol Biol Rev.* 64 : 180-201.
- ▶ Perry J J, Staley J J, Lory S. 2004. Microbiologie : Cours et questions de révision. Ed. Dunod. Paris. p 891.
- ▶ Peters S, Mundree S G, Thomson J A, Farrant J M, Keller F. 2007. Protection mechanisms in the resurrection plant *Xerophyta viscosa* (Baker): both sucrose and raffinose family oligosaccharides (RFOs) accumulate in leaves in response to water deficit. *Journal of Experimental Botany.* 58 : 1947–1956.
- ▶ Phillips J M, Hayman D S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans Br Mycol Soc.* 5 : 158-161.
- ▶ Piélou E C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology.* 13 : 131-44.
- ▶ Pivato, B; Offre, P; Marchelli, S; Barbonaglia, B; Mougel, C; Lemanceau, P; Berta, G. 2009. Bacterial effects on arbuscular mycorrhizal fungi and mycorrhiza development as influenced by the bacteria, fungi, and host plant. *Mycorrhiza.* 19 : 81-90.

- ▶ Plenchette C, Duponnois R. 2005. Growth response of the saltbush *Atriplex nummularia* L. to inoculation with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. J Arid Environ. 61 : 535-540.
- ▶ Poljakoff-Mayber A, Gale J. 1975 Plants in Saline Environments. Springer, Verlag, Berlin – Heidelberg, New York. pp. 97-117.
- ▶ Pongrac P, Vogel-Mikus K, Kump P, Poschenrieder C, Barcelo J, Regvar M. 2007. Changes in elemental uptake and arbuscular mycorrhizal colonisation during the life cycle of *Thlaspi praecox* Wulfen. Chemosphere. 69 : 1602-1609.
- ▶ Popa D, Hănescu V, Grebenișan I, Câmpeanu C, Constantin C, Apostol T. 2008. Aplicații ale micorizelor arbusculare în stabilizarea haldelor de zgură șicenușă, Ed, Universitaria, Craiova, pp 120.
- ▶ Popova L P, Stoinova Z G, Maslenkova L T. 1995. Involvement of abscisic acid in photosynthetic process in *Hordeum vulgare* L during salinity stress. J. Plant Growth Regul. 14 : 211–218.
- ▶ Porcel R, Azcón R, Ruiz-Lozano J M. 2005. Evaluation of the role of genes encoding for dehydrin proteins (LEA D-11) during drought stress in arbuscular mycorrhizal *Glycine max* and *Lactuca sativa* plants. J Exp Bot. 56 : 1933–1942.
- ▶ 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.
- ▶ Porrás-Soriano A, Soriano-Martin M L, Porrás-Piedra A, Azcón R. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi increased growth, nutrient uptake and tolerance to salinity in olive trees under nursery conditions. Journal of Plant Physiology. 13 : 1350-1359.
- ▶ Poss J A, Pond E C, Menge J A, Jarrell W M. 1985. Effect of salinity on mycorrhizal onion and tomato in soil with and without additional phosphate. Plant and Soil. 88 : 307–319.
- ▶ Postma J W M, Olsson P A, Falkengren-Grerup U. 2007. Root colonisation by arbuscular mycorrhizal, fine endophytic and dark septate fungi across a pH gradient in acid beech forests. Soil Biology and Biochemistry. 39 : 400-408.
- Pozo M J, Jung S C, Lopez-Raez JA, Azcón-Aguilar C. 2010. Impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on plant response to biotic stress : The role of plant defence mechanisms, in : Koltai H, Kapulnik Y. (Eds.), Arbuscular Mycorrhizas : Physiology and Function, Springer, Netherlands, pp 193–207.
- ▶ Priyadharsini P, Pandey R R, Muthukumar T. 2012. Arbuscular mycorrhizal and dark septate fungal associations in shallot (*Allium cepa* L. var. *aggregatum*) under conventional agriculture. Acta Bot Croat. 71 : 159-175.
- ▶ Rabie G H, Almadini A M. 2005. Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress. Afr J Biotechnol. 4 : 210- 222.
- ▶ Radutoiu S, Madsen L H, Madsen E B, Jurkiewicz A, Fukai E, Quistgaard E M, Albrektsen A S, James E K, Thirup S, Stougaard J. 2007. LysM domains mediate lipochitin-oligosaccharide recognition and Nfr genes extend the symbiotic host range. EMBO J. 26 : 3923–3935.
- ▶ Raghavendra A S, Gonugunta V K, Christmann A, Grill E. 2010. ABA perception and signalling. Trends in Plant Science. 15 : 395–401.

- ▶ Rajasekaran L R, Aspinall D, Jones G P, Paleg L G. 2001. Stress metabolism. IX. Effect of salt stress on trigonelline accumulation in tomato. *Can J Plant Sci.* 81 : 487–498.
- ▶ Ramagopal S. 1987. Salinity stress induced tissue-specific proteins in barley seedlings. *Plant Physiol.* 84 : 324–331.
- ▶ Ramos A C, Façanha A R, Palma L M, Okorokov L A, Cruz Z M A, Silva A G, Siqueira A F, Bertolazi A A, Canton G C, Melo J, Santos W O, Schimitberger V M B, Okorokova-Façanha A L. 2011. An outlook on ion signaling and ionome of mycorrhizal symbiosis. *Braz J Plant Physiol.* 23 : 79-89.
- ▶ Ranwell DS. 1972. Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall, London.
- ▶ Rao A V, Tak R. 2002. Growth of different tree species and their nutrient uptake in limestone mine spoil as influenced by arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in India arid zone. *J Arid Environ.* 51 : 113-119.
- ▶ Rao T P, Yano K, Iijima M, Yamauchi A, Tatsumi J. 2002. Regulation of rhizosphere acidification by photosynthetic activity in cowpea (*Vigna unguiculata* L. walp.) seedlings. *Ann Bot.* 89 : 213–220.
- ▶ Rashad M, Ragab A, Salem S. 2001. The influence of some *Bradyrhizobium* and *Rhizobium* strains as plant growth promoting rhizobacteria on the growth and yield of sorghum (*Sorghum bicolor*L.) plants under drought stress. In: Horst W J, Schenk M K, Bürkert A, Claassen N, Flessa H, Frommer W B, et al. (eds) Plant nutrition: food security and sustainability of agro-ecosystems through basic and applied research. Springer, Dordrecht. pp 664–665.
- ▶ Read D J, Dickett J G, Francis R, Ligrone R, Russel A. 2000. Symbiotic fungal associations in “lower” land plants. *Philos Trans R Soc Lond Ser B-Biol Sci.* 355 : 815-830.
- ▶ Read D J. 1989. Mycorrhizas and nutrient cycling in sand dune ecosystems. *Proc Royal Soc. Edinburgh.* 96 : 89-110.
- ▶ Reddy M P, Sanish S, Iyengar E R R. 1992. Photosynthetic studies and compartmentation of ions in different tissues of *Salicornia brachiata* Roxb. under saline conditions. *Photosynthetica.* 26 : 173–179.
- ▶ Redecker D, Schüßler A, Stockinger H, Stürmer S L, Morton J B, Walker C. 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza.* 23 : 515–531.
- ▶ Reichman S 2007. 'The potential use of the legume-rhizobium symbiosis for the remediation of arsenic contaminated sites. *Soil Biology and Biochemistry.* 39 : 2587-2593.
- ▶ Rejii M, Mahdhi M, Domínguez-Núñez J A, Mars M. 2013. The phenotypic, phylogenetic and symbiotic characterization of rhizobia nodulating Lotus sp. in Tunisian arid soils. *Ann Microbiol.* 64 : 355–362.
- ▶ Rejili M, Jaballah S, Ferchichi A. 2008 Understanding physiological mechanism of *Lotus creticus* plasticity under abiotic stress and in arid climate. *Lotus Newslett.* 38 : 20–36.
- ▶ Rejili M, Vadel A M, Guetet A, Mahdhi M, Lachiheb B, Ferchichi A, Mars M. 2009. Influence of temperature and salinity on the germination of *Lotus creticus* (L.) from the arid land of Tunisia. *Afr J Ecol.* 48 : 329–337.

- ▶ Rejili M, Vadel A M, Guetet A, Neffatti M . Effect of NaCl on the growth and the ionic balance K^+/Na^+ of two populations of *Lotus creticus* (L.) (Papilionaceae). S Afr J Bot.73 : 623–631.
- ▶ Rejili M, Vadel A M, Neffati M. 2006 Germinative behaviour of two populations of *Lotus creticus* under salt stress. Revue des Régions Arides. 17 : 65-78.
- ▶ Renault H, Roussel V, El Amrani A, Arzel M, Renault D, Bouchereau A, Deleu C. 2010. The Arabidopsis pop2-1 mutant reveals the involvement of GABA transaminase in salt stress tolerance. BMC Plant Biology 10, 20.
- ▶ Requena N, Jeffries P, Barea J M. 1996. Assessment of natural mycorrhizal potential in a desertified semiarid ecosystem. Appl Environ Microbiol. 62 : 842–847.
- ▶ Rhodes D, Handa S, Bressan R A. 1986. Metabolic changes associated with adaptation of plant-cells to water-stress. Plant Physiology. 82 : 890–903.
- ▶ Ribeiro R A, Barcellos F G, Thompson F, Hungria M. 2012. Multilocus sequence analysis of Brazilian Rhizobium microsymbionts of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) reveals unexpected taxonomic diversity. Res Microbiol Research in Microbiology. 160 : 297-306.
- ▶ Rizhsky L, Liang H J, Shuman J, Shulaev V, Davletova S, Mittler R. 2004. When defense pathways collide. The response of Arabidopsis to a combination of drought and heat stress. Plant Physiology. 134 : 1683–1696.
- ▶ Robinson R K. 1972. The production by roots of *Calluna vulgaris* of a factor inhibitory to growth of some mycorrhizal fungi. J. Ecol. 60: 219-224.
- ▶ Rodrigues C, Laranjo M, Oliveira S. 2006. Effect of heat and pH stress in the growth of chickpea mesorhizobia. Curr Microbiol. 53 : 1–7.
- ▶ Rolfe B G, Gresshoff P M. 1988. Genetic analysis of legume nodule initiation. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 39 : 297–319.
- ▶ Romeroaranda R, Soria T, Cuartero J. 2001. Tomato plant - water uptake and plant–water relationships under saline growth conditions. Plant Sci. 160 : 265–272.
- ▶ Rouiller J, Souchier B, Bruckert S, Feller J C, Toutain E, Vedy J C. 1994. Méthodes d’analyses des sols. Masson. pp 619-652.
- ▶ Rüberg S, Tian Z X, Krol E, Linke B, Meyer F, Wang Y, Pühler A, Weidner S, Becker A. 2003. Construction and validation of a *Sinorhizobium meliloti* whole genome DNA microarray: genome-wide profiling of osmoadaptive gene expression. J Biotechnol. 106 : 255–268.
- ▶ Ruíz-Lozano J M, Aroca R. 2010. Symbiosis and stress. Modulation of aquaporin genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in relation to osmotic stress tolerance. In: Sechback J, Grube M, eds. Berlin : Springer-Verlag. p. 359-374.
- ▶ Ruiz-Lozano J M, Azcón R, Gómez M. 1995. Effects of arbuscular mycorrhizal Glomus species on drought tolerance : physiological and nutritional plant responses. Applied and Environmental Microbiology. 61 : 456–460.
- ▶ Ruiz-Lozano J M, Collados C, Barea J M, Azcón R. 2001. Arbuscular mycorrhizal symbiosis can alleviate drought induced nodule senescence in soybean plants. Plant Physiology. 82 : 346–350.

- ▶ Ruiz-Lozano J M, Gómez M, Nuñez R, Azcón R. 2011. Mycorrhizal colonization and drought stress affect $\Delta^{13}\text{C}$ in CO_2 -labeled lettuce plants. *Physiologia Plantarum*. 109 : 268-273.
- ▶ Ruiz-Lozano J M, Porcel R, Azcón C, Aroca R. 2012. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies. *J Exp Bot*. 63 : 4033-4044.
- ▶ Ruiz-Lozano J M, Azcón R. 2000. Symbiotic efficiency and infectivity of an autochthonous arbuscular mycorrhizal *Glomus* sp. from saline soils and *Glomus deserticola* under salinity. *Mycorrhiza*. 10 : 137-143.
- ▶ Saif S R. 1981. The influence of soil aeration on the efficiency of vesicular-arbuscular mycorrhiza. I. Effect of soil oxygen on the growth and mineral uptake of *Eupatorium odoratum* L. inoculated with *Glomus macrocarpus*. *New Phytol*. 88 : 649-659.
- ▶ Sanchez Blanco M J, Ferrández T, Morales M A, Morte A, Alarcón J.J. 2004. Variations in water status, gas exchange, and growth in *Rosmarinus officinalis* plants infected with *Glomus deserticola* under drought conditions. *Journal of Plant Physiology*. 161 : 675-682.
- ▶ Sanchez Blanco M J, Morales M A, Torrecillas A, Alarcon J J. Diurnal and seasonal osmotic potential changes in *Lotus creticus* plants grown under saline stress. *Plant Sci*. 136 : 1–10.
- ▶ Sanchez D H, Schwabe F, Erban A, Udvardi M K, Kopka J. 2012. Comparative metabolomics of drought acclimation in model and forage legumes. *Plant Cell Environ*. 35 : 136-49.
- ▶ Sannazzaro A I, Echeverria M, Alberto E O, Ruiz O A, Menendez A B. Modulation of polyamine balance in *Lotus glaber* by salinity and arbuscular mycorrhiza, *Plant Physiol. Biochem*. 45 : 39–46.
- ▶ Sannazzaro A I, Ruiz O A, Alberto E, Menendez AB. Presence of different arbuscular mycorrhizal infection patterns in roots of *Lotus glaber* plants growing in the Salado River basin, *Mycorrhiza*. 14 : 139–142.
- ▶ Sannazzaro A I, Ruiz O A, Alberto E.O, A.B.Menendez, Alleviation of salt stress in *Lotus glaber* by *Glomus intraradices*. *Plant Soil*. 285 : 279–287.
- ▶ Sarda X, Tusch D, Ferrare K, Cellier F, Alcon C, Dupuis J M, Casse F, Lamaze T. 1999. Characterization of closely related TIP genes encoding aquaporins which are differentially expressed in sunflower roots upon water deprivation through exposure to air. *Plant Mol Biol*. 40 : 179–191.
- ▶ Savé R., Castell C. And Terradas J. 1999. Gas exchange and water relations. In Rodà F, Retana J, Gracia C A, Bellot J. (Eds.) *Ecology Mediterranean evergreen oak forest*, 135-147. *Ecological Studies* , Springer Verlag, Berlin and Heidelberg. p 137
- ▶ Scervino J M, Sampedro I, Ponce M A, Rodriguez M A, Ocampo J A, Godeas A. 2008. Rhodotorulic acid enhances root colonization of tomato plants by arbuscular mycorrhizal (AM) fungi due to its stimulatory effect on the pre-symbiotic stages of the AM fungi. *Soil Biology and Biochemistry*. 40 : 2474-2476.
- ▶ Schaarschmidt S, Roitsch T, Hause B. 2006. Arbuscular mycorrhiza induces gene expression of the apoplastic invertase LIN6 in tomato (*Lycopersicon esculentum*) roots. *J Exp Bot*. 57 : 4015–4023.
- ▶ Schenck N C, Schroder V N. 1974. Temperature response of *Endogone* mycorrhiza on soybean roots. *Mycologia*. 66: 600-605.

- ▶ Scheublin T R, Ridgway K P, Young J P W. 2004. Non legumes, legumes, and root nodules harbor different arbuscular mycorrhizal fungal communities, Appl. Environ. Microbiol. 70(6):6240–6246.
- ▶ Schoeneberger M M, Volk R J, Davey C B. 1989. Factors influencing early performance of leguminous plants in forest soils, Soil Sci Soc Am J. 53 : 1429–1434.
- ▶ Schüßler A, Gehric H, Schwarzott D, Walker C. 2001a. Analysis of partial Glomales SSU rRNA gene sequences : Implications for primer design and phylogeny. Mycol Res. 1 : 5–15.
- ▶ Schüßler A, Schwarzott D, Walker C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota : phylogeny and evolution. Mycological Research. 105 : 1413–21.
- ▶ Schüßler A, Schwarzott D, Walker C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. Mycol Res. 105 : 1413–1421.
- ▶ Seigler D S. 2002. Economic potential from Western Australian Acacia species: secondary plant products. Conserv Sci W Aust. 4 : 109– 116.
- ▶ Sekkour S. 2007. Essai d'introduction d'un couple symbiotique Rhizobium-Acacia saligna pour la revégétalisation de la Sablière de Sidi Lakhdar (Wilaya de Mostaganem). Mémoire de magister, laboratoire de biotechnologie des rhizobia et amélioration des plantes. Département de biotechnologie. Université d'Oran es Sénia. Algérie.
- ▶ Sells G D, Koeppel D E. 1980. Proline oxidation by water stressed corn shoot mitochondria. Plant physiol. 65 : 25.
- ▶ Selosse M A, Richard F, He X, Simard S. 2006. Mycorrhizal networks : les liaisons dangereuses. Trends in Ecology and Evolution. 11 : 621–628.
- ▶ Sensoy S, Demir S, Turkmen O, Erdinc C, Savur O B. 2007. Responses of some different pepper (*Capsicum annuum* L.) genotypes to inoculation with two different arbuscular mycorrhizal fungi. Scientia Horticulturae. 113 : 92-95.
- ▶ Servant J M. 1970. Etude expérimentale de l'influence des conditions salines sur la perméabilité des sols, conséquences pédologiques. Sci Du sol. 2 : 87- 103.
- ▶ Shaharoon B, Arshad M, Zahir Z A. 2006. Effect of plant growth promoting rhizobacteria containing ACC-deaminase on maize (*Zea mays* L.) growth under axenic conditions and on nodulation in mung bean. Lett Appl Microbiol. 42 : 155–159.
- ▶ Shane M W, Lambers H. 2005. Cluster roots: a curiosity in context. Plant and Soil. 274 : 101–125.
- ▶ Shane MW, Cawthray GR, Cramer MD, Kuo J, Lambers H. 2006. Specialized 'dauciform' roots of Cyperaceae are structurally distinct, but functionally analogous with 'cluster' roots. Plant, Cell & Environment. 29 : 1989–1999.
- ▶ Shannon C E, Weaver W. 1949. The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press, Urbana, USA.
- ▶ Sharifi M, Ghorbanli M, Ebrahimzadeh H. 2007. Improved growth of salinity-stressed soybean after inoculation with salt pre-treated mycorrhizal fungi. Journal of plant physiology. 164 : 1144-1151.

- ▶ Sheha M Y. 1984. Adaptation of plants in kuait. Kuwait foundation for Sci. Development, First Eddition.
- ▶ Shelp B J, Bown A W, McLean M D. 1999. Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid. Trends in Plant Science. 4 : 446–452.
- ▶ Shen B, Jensen R G, Bohnert H J. 1997. Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants by targeting mannitol biosynthesis to chloroplasts. Plant Physiology. 113 : 1177–1183.
- ▶ Sheng M, Tang M, Chan H, Yang B, Zhang F, Huang Y. 2008. Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress. Mycorrhiza. 18 : 287-296.
- ▶ Sheng M, Tang M, Zhang F, Huang Y. 2011. Influence of arbuscular mycorrhiza on organic solutes in maize leaves under salt stress. Mycorrhiza. 21 : 423–430.
- ▶ Sieverding E, Barea J M. 1991. Perspectivas de la inoculacion de sistemas de produccion vegetal con hongos formadores de micorrizas VA. In : Olivares J Barea J M (Ed), Fijacion y Movilizacion Biologica de Nutrientes. Coleccion Nuevas Tendencias. Vol. II, C S I C, Madrid. pp 221-245.
- ▶ Sieverding E. 1991. Vesicular-arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems. GTZ, Eschborn, Germany. pp 371.
- ▶ Silambarasan N, Natarajan S. 2014. Biochemical responses of Sankankuppi (*Clerodendron inerme* L.) to salinity stress. 9 : 1151-1160.
- ▶ Singer M A, Lindquist S. 1998. Multiple effects of trehalose on protein folding *in vitro* and *in vivo*. Mol Cell. 1 : 639-48.
- ▶ Singh T N, Aspinall D, Paleg LG. 1972. Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley : potential metabolic measure of drought resistance. Nature. New Biology. 236 : 188–190.
- ▶ Singleton PW, Bohlool BB. 1984. Effect of salinity on the nodule formation by soybean. Plant Physiol. 74: 72-76.
- ▶ Siqueira J O, Hubbell D H, Schenk N C. 1982. Spore germination and germ-tube growth of a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus *in vitro*. Mycologia. 74 : 952-959.
- ▶ Siqueira J O, Hubbell D H. 1985. Ontogenia, germinação e tubo germinativo dos fungos formadores de micorrizas vesicular-arbusculares. Fitopatologia Brasileira. 10 : 250-256.
- ▶ Siqueira J O, Saggin-Júnior O J. 1995. The importance of mycorrhizal association in natural low-fertility soils. pp 240-280. In: Anais do Simpósio Internacional sobre Estresse Ambiental. Belo Horizonte 1992: EMBRAPA/CNPMS, Sete Lagoas.
- ▶ Skolmen RG. 1986. *Acacia* (*Acacia koa* Gray), in: Y.P.S. Bajaj (Ed.), Biotechnology in Agriculture and Forestry, vol. Tree 1, Springer, Berlin. pp : 375-383.
- ▶ Smirnoff N, Cumbes Q J. 1989. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. Phytochemistry. 28 : 1057–1060.
- ▶ Smith F A, Jakobsen I, Smith S E. 2000. Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Medicago truncatula*. New Phytol. ;147:357–366.

- ▶ Smith S E, Read D J. 1997. Mycorrhizal Symbiosis. 2nd ed. Academic Press, London.. ISBN 0-12-652840-3.
- ▶ Smith S E, Read D J. 2008. Mycorrhizal symbiosis. Third Edition. Academic, SanDiego.
- ▶ Smith S E, Smith A F, Jakobsen I. 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiol.* 133, 16-20.
- ▶ Smith S E, Smith F A. 2012. Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia* 104 : 11-13.
- ▶ Smith S E. 1980. Mycorrhizas of autotrophic higher plants. *Biological Reviews.* 55 : 475-510.
- ▶ Soliman A S, Shanan N T, Massoud O N, Swelim D M. 2012. Improving salinity tolerance of *Acacia saligna* (Labill.) plant by arbuscular mycorrhizal fungi and Rhizobium inoculation. *African Journal of Biotechnology.* 11 : 1259-1266.
- ▶ Somasegaran et Hoben, 1994 Somasegaran P. Hoben H J. 1994. Handbook for Rhizobia. Methods in Legume-Rhizobium technology. Springer, Verlag, NewYork. pp. 332-341.
- ▶ Song H M, Xu X B, Wang H, Wang H Z, Tao Y Z. 2010. Exogenous gamma-aminobutyric acid alleviates oxidative damage caused by aluminium and proton stresses on barley seedlings. *Journal of the Science of Food and Agriculture.* 90 : 1410–1416.
- ▶ Song H. 2005. Effects of VAM on host plant in the condition of drought stress and its mechanisms. *Electronic Journal of Biology.* 1 : 44-48.
- ▶ Soussi M, Ocana A, Lluch C. 1998. Effect of salt stress on growth, photosynthesis and nitrogen fixation in chick-pea (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Experimental Botany.* 49 : 1329-1337.
- ▶ Spalink H P. 2000. Root nodulation and infection factors produced by rhizobial bacteria. *Annual Review of Microbiology.* 54: 257-288.
- ▶ Spollen W G, Nelson C J. 1994. Response of fructan to water-deficit in growing leaves of tall fescue. *Plant Physiology.* 106 : 329–336.
- ▶ Sprent J I. 2008. Evolution and diversity of legume symbioses. In : James E K, Sprent J I, Dilworth M J, Newton W E. eds. Nitrogen Fixing Leguminous Symbioses. Springer, The Netherlands, 1-21.
- ▶ Szychalla J P, Desborough S L. 1990. Superoxide dismutase, catalase, and alpha-tocopherol content of stored potato tubers. *Plant Physiol.* 94 : 1214–1218.
- ▶ Stahl E. 1900. Der Sinn der Mycorrhizen bildung. Eine vergleichend biologische Studie. *Jahrb Wiss Bot.* 34 : 539-668.
- ▶ Staley T E, Lawrence E G, Nance E L. 1992 Influence of a plant growth-promoting pseudomonad and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus on alfalfa and Birds foot trefoil growth and nodulation. *Biol Fertil Soils.* 14 : 175–180.
- ▶ Standish R J, Stokes B A, Tibbett M, Hobs R J. 2007. Seedling response to phosphate addition and inoculation with arbuscular mycorrhizas and the implication for old-field restoration in Western Australia. *Environmental and Experimental Botany.* 61 : 58-65.
- ▶ Steiger H M, Beck E, Beck R. 1977. Oxygen concentration in isolated chloroplasts during photosynthesis. *Plant Physiol.* 60 : 903–906.

- ▶ Stewart C R, Boggess S F, Aspinall D, Paleg L G. 1977. Inhibition of proline oxidation by water stress. *Plant Physiol.* 59 : 930.
- ▶ Stewart C R. 1980. The mechanism of abscisic acid-induced proline accumulation in barley leaves. *Plant Physiol.* 66 : 230-233.
- ▶ Stewart G R, Lee J A. 1974. Role of proline accumulation in halophytes. *Planta.* 120 : 279–289.
- ▶ Stoop J H M, Williamson J D, Pharr D M. 1996. Mannitol metabolism in plants: a method for coping with stress. *Trends in Plant Science.* 1 : 139–144.
- ▶ Striker G G, Insausti P, Grimoldi A A, Ploschuk E L, Vasellati V. 2005. Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. *Plant and Soil.* 276 : 301–311.
- ▶ Stürmer S L. 2012. A history of the taxonomy and systematics of arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the phylum Glomeromycota. *Mycorrhiza.* 22 : 247-58.
- ▶ Subramanian K S, Charest C. 1997. Nutritional, growth, and reproductive responses of maize (*Zea mays* L.) to arbuscular mycorrhizal inoculation during and after drought stress at tasseling. *Mycorrhiza.* 7 : 25-32.
- ▶ Sutton JC, Sheppard BR. 1976. Aggregation of sand dune soil by endomycorrhizal fungi. *Can J Bot.* 54 : 326-333.
- ▶ Swaefy H M F, Sakr W R A, Sabh A Z, Ragab AA. 2007. Effect of some chemical and bio-fertilizers on peppermint plants grown in sandy soil. 2. Effect on essential oil production, chemical composition and anatomical features. *Ann Agric Sci.* 52 : 465-484.
- ▶ Sward R J. 1978a. Infection of Australian heathland plants by *Gigaspora margarita* (a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus). *Australian Journal of Botany.* 26 : 253-264.
- ▶ Sward R. J. 1981c. The structure of the spores of *Gigaspora margarita*. III. Germ tube emergence and growth. *New Phytol.* 88, 667 – 673.
- ▶ Swelim D M, Ali M A, El-Khatib E I. 2010. Some Tree-Legume-Rhizobia are Meagerly Arising in Egyptian Soil, *Australian J. Basic Appl. Sci.* 4 : 1297-1304.
- ▶ Sylvia D M, Hammond L C, Bennett J M, Haas J H, Linda S B. 1993. Field response of maize to a VAM fungus and water management. *Agron J.* 85 : 193–198.
- ▶ Sylvia D M, Williams S E. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and environmental stress. In: Beihlenfalvay G J and Linderman R G (eds) *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture*, Am Soc Agron. Special Publication 54, American Society of Agronomy, Madison, pp. 101-124.
- ▶ Szabados L, Savoure A. 2010. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science.* 15 : 89–97.
- ▶ Szabolcs I. 1994. Prospects of soil salinity for the 21st century. 15th World Congress of Soil Science. Acapulco; 10–16 July 1994. P : 123-141.
- ▶ Tadros M. 2011. Growth, Plant Water Relations, and Forage Quality in *Leucaena leucocephala* (Lam.) de wit and *Acacia saligna* (Labill.) in response to salinity stress.
- ▶ Tahat M M, Sijam K, Othman R. 2010. Mycorrhizal Fungi as a Biocontrol Agent. *Plant Pathology Journal.* 9 : 198-207.

- ▶ Tahri *et al*, 1998 Tahri E H, Belabed A, Sadki K. 1998. Effet d'un stress osmotique sur l'accumulation de proline, de chlorophylle et des ARNm codant pour la glutamine synthétase chez trois variétés de blé dur (*Triticum durum*). Bull Inst Sci. 21 : 81-87.
- ▶ Taiz L, Zeiger E. 2010. Plant Physiology. 5th Ed, Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- ▶ Taji T, Ohsumi C, Iuchi S, Seki M, Kasuga M, Kobayashi M, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 2002. Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. The Plant Journal. 29 : 417–426.
- ▶ Talaat N B, Shawky B T. Influence of arbuscular mycorrhizae on yield, nutrients, organic solutes, and antioxidant enzymes of two wheat cultivars under salt stress. Journal of Plant Nutrition and Soil Science. 174 : 283-291.
- ▶ Tamas L, Huttova J, Mistrik I. 2001. Impact of aluminium, NaCl and growth retardant tetacyclacis on growth and protein composition of maize roots. Biologia. 56 : 441–448.
- ▶ Tarafdar JC, Kumar P. 1996. The role of vesicular- arbuscular mycorrhizal fungi on crop, tree and grasses grown in an arid environment. J Arid Environ. 34: 197-203.
- Tawaraya K. 2003. Arbuscular mycorrhizal dependency of different plant species and cultivars. Soil Sci Plant Nutr. 49 : 655–668.
- ▶ Taylor T N, Taylor E L. 1993. The Biology and Evolution of Fossil Plants. Engelwood Cliffs (New Jersey) : Prentice Hall.
- ▶ Tejera N A, Soussi M, Lluch C. 2006. Physiological and nutritional indicators of tolerance to salinity in chickpea plants growing under symbiotic conditions. Environ Exp Bot. 58 : 17-24.
- ▶ Tester M, Smith SE, Smith FA. 1987. The phenomenon of 'nonmycorrhizal' plants. Canadian Journal of Botany. 65 : 419–431.
- ▶ Thomas J C, McElwain E F, Bohnert H J. 1992. Convergent induction of osmotic stress responses. Plant Physiol. 100 : 416–423.
- ▶ Thomas K D. 1985. Land snail in Archaeology : Theory and practice. British Archaeological Reports International Series n°266, Symposia of the Association for Environmental Archaeology. 5B : 131-156.
- ▶ Thomashow M F. 1999. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol. 50 : 571–599.
- ▶ Thomson B D, Robson A D, Abbott L K. 1990. Mycorrhizas formed by *Gigaspora calospora* and *Glomus fasciculatum* on subterranean clover in relation to soluble carbohydrate concentrations in roots. New Phytologist. 114 : 217–225.
- ▶ Tian CY, Feng G, Li XL, Zhang FS. 2004. Different effects of arbuscular mycorrhizal fungal isolates from saline or non-saline on salinity tolerance of plants. Appl Soil Ecol. 26: 143-148.
- ▶ Tibbett M., Ryan M.H, Barker S.J, Chen Y, Denton M D, dmonds-Tibbett T E, Walker C. The diversity of arbuscular mycorrhizas of selected Australian Fabaceae. Plant Biosyst. 142 : 420–427.
- ▶ Tiedeman J A, Johnson D E. 2004. *Acacia cyanophylla* for forage and fuelwood in North Africa. Agroforestry Systems. 17 : 169-180.
- ▶ Timmers A C J, Vallotton P, Heym C, Menzel D. 2007. Microtubule dynamics in root hairs of *Medicago truncatula*. Eur J Cell Biol. 86 : 69–83.

- ▶ Timmers A C, Auriac M C, Truchet G. 1999. Refined analysis of early symbiotic steps of the Rhizobium-Medicago interaction in relationship with microtubular cytoskeleton rearrangements. *Development*. 126 : 3617–3628.
- ▶ Todaka D, Matsushima H, Morohashi Y. 2000. Water stress enhances beta-amylase activity in cucumber cotyledons. *Journal of Experimental Botany*. 51 : 739–745.
- ▶ Tommerup I C. 1983. Temperature relations of spore germination and hyphal growth of vesicular mycorrhizal fungi in soil. *Transactions of the British Mycological Society*. 81 : 381-387.
- ▶ Tommerup I C. 1984. Persistence of infectivity by germinated spores of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Trans Br Mycol Soc*. 82 : 275-282.
- ▶ Tommerup I. 1983. Spore dormancy in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Trans Br Mycol Soc*. 81 : 37–45.
- ▶ Tonon G, Kevers C, Faivre-Ranpant O, Graziani M, Gaspar T. 2004. Effect of NaCl and mannitol iso-osmotic stresses on proline and free polyamine levels in embryogenic *Fraxinus angustifolia* callus. *J plant Physiol*. 161 : 701-708.
- ▶ Treseder KK. 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytol*. 164 : 347-355.
- ▶ Tressner HD, Hayes, JA. 1971. Sodium chloride tolerance of terrestrial fungi. *Appl Microbiol*. 22 : 210-213.
- ▶ Trotta A, Falaschi P, Cornara L, Minganti V, Fusconi A, Drava G, Berta G. 2006. Arbuscular mycorrhizae increase the arsenic translocation factors in the Ashyper-accumulating fern *Pteris vittata* L. *Chemosphere*. 65 : 74-81.
- ▶ Trouvelot A, Kouch J, Gianinazzi-Pearson V. 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire: Recherche de méthode d'estimation ayant une signification fonctionnelle. *Les mycorrhizes: Physiologie et Génétique*. 1^{er} Séminaire, Dijon, Ed. INRA, Paris 217-221.
- ▶ Tsai S M, Phillips D A. 1991. Flavonoids released naturally from alfalfa promote development of symbiotic Glomus spores in vitro. *Applied and Environmental Microbiology*. 57 : 1485-1488.
- ▶ Tu J C. 1974. Relationship between the membrane envelopes of rhizobial bacteroids and the plasma membrane of the host cell as demonstrated by histochemical localization of adenyl cyclase. *J Bacteriol*. 119 : 986–991.
- ▶ TU JC. 1981. Effect of salinity on rhizobium-root hair interaction, nodulation and growth of soybean. *Can J Plant Sci*. 61 : 231-239.
- ▶ Turrini A, Avio L, Bedini S, Giovannetti M. 2008. *In situ* collection of endangered arbuscular mycorrhizal fungi in a Mediterranean UNESCO Biosphere Reserve. *Biodiversity And Conservation*. 17 : 643-657.
- ▶ Udvardi M K, Day D A. 1997. Metabolite transport across symbiotic membranes of legume nodules. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*. 48 : 493–523.
- ▶ Umezawa T, Nakashima K, Miyakawa T, Kuromori T, Tanokura M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2010. Molecular basis of the core regulatory network in ABA responses: sensing, signaling and transport. *Plant and Cell Physiology*. 51 : 1821–1839.

- ▶ Urano K, Maruyama K, Ogata Y, et al. 2009. Characterization of the ABA-regulated global responses to dehydration in Arabidopsis by metabolomics. *The Plant Journal*. 57 : 1065–1078.
- ▶ Vaidyanathan R, Kuruvilla S, Thomas G. 1999. Characterization and expression pattern of an abscisic acid and osmotic stress responsive gene from rice. *Plant Sci*. 140 : 21–30.
- ▶ Valluru R, Van den Ende W. 2008. Plant fructans in stress environments: emerging concepts and future prospects. *Journal of Experimental Botany* 59, 2905–2916
- ▶ Valsalakumar N, Ray J G, Potty V P. 2007. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with green gram in south India. *Agronomy Journal*. 99: 1260-1264.
- ▶ van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf E R, Boller T, Wiemken A, Sanders I R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*. 396 : 69–72.
- ▶ van der Heijden MGA, Bardgett RD, Van Straalen NM. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *EcologyLetters*. 11 : 296-310.
- ▶ Varga S, Kytöviita M M. 2010. Gender dimorphism and mycorrhizal symbiosis affect floral visitors and reproductive output in *Geranium sylvaticum*. *Functional Ecology*. 24 : 750-758.
- ▶ Vargas R, Hasselquist N, Allen E B, Allen M F. 2010. Effects of a hurricane disturbance on aboveground forest structure, arbuscular mycorrhizae and belowground carbon in a restored tropical forest. *Ecosystems*. 13 : 118-128.
- ▶ Verbruggen N, Hermans C. 2008. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*. 35 : 753–759.
- ▶ Vignolio OR. 2005. *Lotus glaber* productivity changes under different management conditions. *Lotus Newsletter*. 35: 25.
- ▶ Vijn I, Smeekens S. 1999. Fructan: more than a reserve carbohydrate? *Plant Physiology*. 120 : 351–359.
- ▶ Vincent J M. 1970. *A Manual for the Practical Study of Root Nodule Bacteria*. Oxford : Blackwell Scientific.
- ▶ Vincent J M. 1977. Rhizobium : General Microbiology. In: *A Treatise on Dinitrogen Fixation Section III. Biology* (Ed. by R. W. F. Hardy and W. S. Silver), John Wiley and Sons, New York. pp. 277-366.
- ▶ Vinebrooke, Rolf D. et al. 2004. Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *OIKOS*. 104 : 451– 457.
- ▶ Wais R J, Keating D H, Long S R. 2002. Structure-function analysis of nod factor-induced root hair calcium spiking in Rhizobium-legume symbiosis. *Plant Physiol*. 129 : 211-224.
- ▶ Walker C. 1992. Systematics and taxonomy of the arbuscular endomycorrhizal fungi (Glomales) - a possible way forward. *Agronomie*. 12 : 887-897.
- ▶ Wang B S, Luttge U, Ratajczak R. 2001. Effects of salt treatment and osmotic stress on V-ATPase and V-PPase in leaves of the halophyte *Suaeda salsa*. *J Exp Bot*. 52 : 2355–2365.
- ▶ Wang D, Yang S, Tang F, Zhu H. 2012. Symbiosis specificity in the legume–rhizobial mutualism. *Cellular Microbiology*. 14 : 334–342.

- ▶ Wang FY, Liu RJ, Lin XG, Zhou JM. 2004. Arbuscular mycorrhizal status of wild plants in saline-alkaline soils of the Yellow River Delta. *Mycorrhiza*. 14 : 133-137.
- ▶ Wang Y, Nil N. 2000. Changes in chlorophyll, ribulose biphosphate carboxylase–oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *J Hortic Sci Biotechnol*. 75 : 623–627.
- ▶ Wang, B, Qiu YL. 2006. phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*. 16 : 299–363.
- ▶ Watrud L S, Heithaus J J, Jaworski E G. 1978. Evidence for production of inhibitor by vesicular arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita*. *Mycologia*. 70 : 821e828.
- ▶ Watt M, Evans JR. 1999. Proteoid roots. Physiology and development. *Plant Physiology*. 121 : 317–323.
- ▶ Whipps JM. 2004. Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Can J Bot*. 82 : 1198–1227.
- ▶ Widodo, Patterson JH, Newbiggin E, Tester M, Bacic A, Roessner U. 2009. Metabolic responses to salt stress of barley Metabolic adjustment and signalling in response to stress (*Hordeum vulgare* L.) cultivars, Sahara and Clipper, which differ in salinity tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 60 : 4089–4103.
- ▶ Will M E, Sylvia D M. 1990. Interaction of rhizosphere bacteria, fertilizer and vesicular-mycorrhizal fungi with sea oats. *Appl Environ Microbiol*. 56 : 2073-2079.
- ▶ William G H. 1988. Interests in trefoils: a possible revival (bibliographic review). *Fourrages*. 116, 329-345.
- ▶ Wimalarathne HGMC, Sangakkara UR, Sumanasena HA. 2014. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (amf) on shoot and root development of black pepper (*Pipernigrum* Linn.) rooted cuttings. *International Invention Journal of Agricultural and Soil Science*. 2 : 105-111.
- ▶ Winicov I. 1998. Newmolecular approaches to improving salt tolerance in crop plants. *Ann. Bot*. 82: 703–710
- ▶ Wise R R, Naylor A W. 1987. Chilling-enhanced photooxidation: evidence for the role of singlet oxygen and endogenous antioxidants. *Plant Physiol*. 83 : 278–282.
- ▶ Witkowstki E T F. 1991a. Effects of invasive alien acacias on nutrient cycling in the coastal lowlands of the Cape Fynbos. *J Appl. Ecol*. 28 : 1_15.
- ▶ Witkowstki E T F. 1991b. Growth and competition between seedlings of *Protea repens* (L) and the alien invasive *Acacia saligna* (Labill) wendl in relation to nutrient availability. *Functional Ecology*. 5 : 101_110.
- ▶ Wolde-Meskel E, Terefework Z, Lindstrom K, Frosteg A. 2004. ard, Metabolic and ° genetic diversity of rhizobia isolated from field standing native and exotic woody legumes in Southern Ethiopia. *Syst Appl Microbiol*. 27 : 603–611.
- ▶ Wood S M, Newcomb W. 1989. Nodule morphogenesis: The early infection of alfalfa (*Medicago sativa*) root hairs by *Rhizobium meliloti*. *Can J Boi*. 67 : 3108-3122.
- ▶ Wu J L, Seliskar D M, Gallagher J L. 1998. Stress tolerance in the marsh plante *Spartina patens*: impact of NaCl on growth and root plasma membrane lipid composition. *Physiol. Plant*. 102 : 307–317.

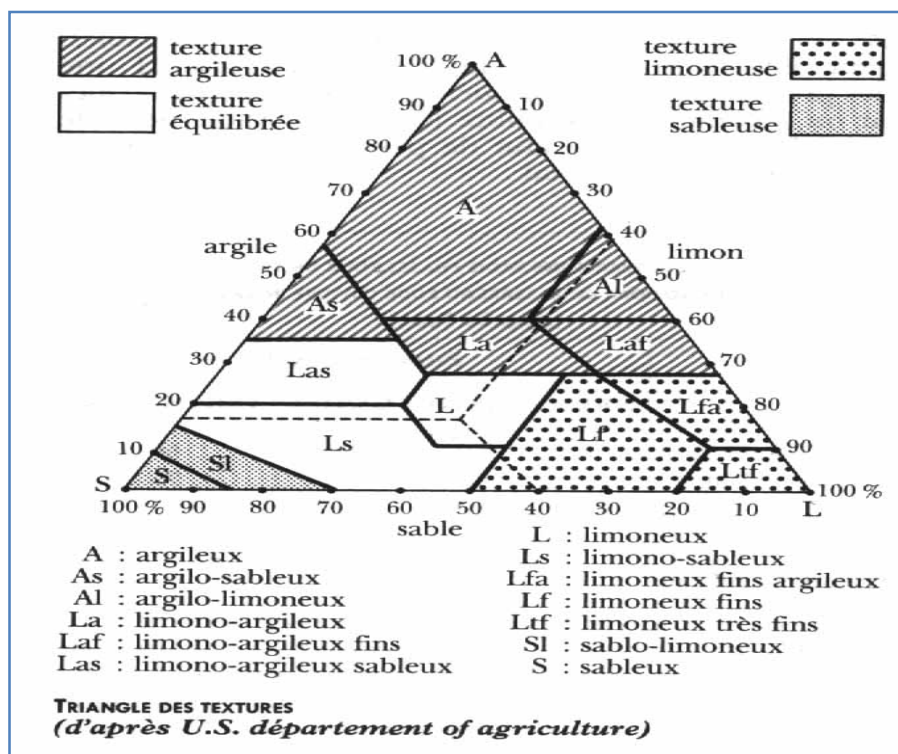
- ▶ Wu Q S, Xia R X. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *J Plant Physiol.* 163 : 417–425.
- ▶ Wu Q S, ZOU N Z. 2010. Beneficial roles of arbuscular mycorrhizas in citrus seedlings at temperature stress. *Scientia Horticulturae*, 125 : 289-293.
- ▶ Xavier LJC, Germida JJ. 1999. Impact of human activities on mycorrhizae. Proceedings of the 8th International Symposium on Microbial Ecology Bell CR, Brylinsky M, Johnson-Green P (eds) Atlantic Canada Society for Microbial Ecology, Halifax, Canada.
- ▶ Xiao Lin L, Jun-ling Z, George E. Marschner H. 1997. Phosphorus acquisition from compacted soil by hyphae of a mycorrhizal fungus associated with red clover (*Trifolium pratense*). *Can J Bot.* 75 : 723-729.
- ▶ Yamato M, Ikeda S, Iwase K. 2008. Community of arbuscular mycorrhizal fungi in coastal vegetation on Okinawa Island and effect of the isolated fungi on growth of sorghum under salt-treated conditions. *Mycorrhiza.* 18 : 241–249.
- ▶ Yancey P, Clark M E, Had S C, Bowlus R D, Somero G N. 1982. Living with water stress: evolution of osmolyte system. *Science.* 217 : 1214–1222.
- ▶ Yang J, Zhang J, Liu K, Wang Z, Liu L. 2007. Involvement of polyamines in the drought resistance of rice. *Journal of Experimental Botany.* 58 : 1545–1555.
- ▶ Yao P Y, Vincent J M. 1969. Host specificity in the root hair « curling factor » of *Rhizobium* spp. *Aust J Biol Sci.* 22 : 413-423.
- ▶ Yawney W J, Schultz R. 1990. Anatomy of a vesicular arbuscular endomycorrhizal symbiosis between sugar maple *Acer saccharum* Marsh and *Glomus etunicatum* Becker and Gerdemann. *New Phytologist.* 114 : 47-57.
- ▶ Yu Q, Xu S, Wang J, Lee X. 2007. Influence of leaf water potential on diurnal changes in CO₂ and water vapour fluxes. *Boundary-Layer Meteorology.* 127 : 161-181.
- ▶ Zahran H H. 1991. Conditions for successful *Rhizobium*–legume symbiosis in saline environments. *Biology and Fertility of Soils.* 12 : 73–80.
- ▶ Zahran H H. 2001. *Rhizobia* from wild legumes : Diversity, taxonomy, ecology, nitrogen fixation and biotechnology. *J Biotechnol.* 91 : 143-153.
- ▶ Zahran H H. 2010. Legumes–microbes interactions under stressed environments. In: *Microbes for legume improvement*, Khan M S et al. (eds.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. pp : 353-387.
- ▶ Zakhia F, de Lajudie P. 2001. Taxonomy of *Rhizobia*, mini-review. *Agronomie.* 21 : 569-576.
- ▶ Zakhia F, Jeder H, Domergue O, Willems A, Gillis M, Dreyfus B, De.Lajudie P. 2004. Characterisation of wild legume nodulating bacteria (BNL) in the infra-arid zone of Tunisia, *Syst Appl Microbiol.* 27 : 380–395.
- ▶ Zandavalli R B, Dillenburg L R, Paulo V D. 2004. Growth responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) to inoculation with the mycorrhizal fungus *Glomus clarum*. *Appl. Soil Ecol.* 25 : 245-255.
- ▶ Zevenhuizen L P T M, Scholten-Koerselman H J. 1979. Surface carbohydrates of *Rhizobium*. I. P-1,2-Glucan. *Antonie van Leeuwenhoek.* 45 : 165-175.

- ▶ Zhang Y, Guo L D. 2007. Arbuscular mycorrhizal structure and fungi associated with mosses. *Mycorrhiza*. 17 : 319-325.
- ▶ Zhao B, Ge , Liang , Li W, Ruan K, Lin H, Jin Y. 2009 Members of miR-169 family are induced by high salinity and transiently inhibit the NF-YA transcription factor. *BMC Mol Biol*. 8 : 10:29.
- ▶ Zhifang G, Loescher W H. 2003. Expression of a celery mannose 6- phosphate reductase in *Arabidopsis thaliana* enhances salt tolerance and induces biosynthesis of both mannitol and a glucosyl-mannitol dimer. *Plant Cell Environ*. 26 : 275–283.
- ▶ Zhu J K, Shi J, Singh U, Wyatt S E, Bressan R A, Hasegawa P M, Capita N C. 1993. Enrichment of vitronectin and fibronectin like proteins in NaCl-adapted plant cells and evidence for their involvement in plasma membrane-cell wall adhesion. *Plant J*. 3 : 637–646.
- ▶ Zhu J K. 2003. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Curr. Opin. Plant Biol*. 6 : 441–445.
- ▶ Zhu J, Meinzer F C. 1999. Efficiency of C-4 photosynthesis in *Atriplex lentiformis* under salinity stress. *Aust J Plant Physiol*. 26 : 79–86.
- ▶ Zhu X C, Song F B, Liu S Q, Liu T D, Zhou X. 2012. Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of *Zea mays* L. under drought stress. *Plant Soil Environ*. 58 : 186-191.
- ▶ Zou N, Dart P J, Marcar N E. 1995. Interaction of salinity and rhizobial strain on growth and N₂-fixation by *Acacia ampliceps*. *Soil Biology and Bio-chemistry*. 27 : 409–413.
- ▶ Zou Y .N, Wu Q S. 2011. Efficiencies of five arbuscular mycorrhizal fungi in alleviating salt stress of trifoliolate orange. *Int. J. Agric. Biol*. 13: 991–995
- ▶ Zuazo V C H D., Pleguezuelo C.R.o.R. 2009. ,in: Lichtfouse E, Navarrete M, Debaeke P, Veronique S, Alberola C (Eds.),*Soil-ErosionandRunoffPrevention by Plant Covers: A Review*, Springer, Netherlands. pp.785–811.
- ▶ Zuccarini P, Okurowska P. 2008. Effects of mycorrhizal colonization and fertilization on growth and photosynthesis of sweet basil under salt stress. *J Plant Nutr*. 31 : 497-513.

RapportGratuit.com

Annexes

Annexe 1 : Triangle des textures du sol



Annexe 2 : Normes internationales de la salinité (Wetz, 2001)

Profondeur de sol	Sols non salins	Légèrement salins	Modérément salins	Sols salins	Sols très salins
0 – 60 cm	< 2 ds/m*	2 – 4 ds/m	4 – 8 ds/m	8 – 16 ds/m	> 16 ds/m
60 – 120 cm	< 4 ds/m	4 – 8 ds/m	8 – 16 ds/m	16 – 24 ds/m	> 24 ds/m

*ds/m = diciemens par mètre

Annexe 3 : Normes internationales de l'azote total (kjeldahl, 1882).

Classe du sol	Très pauvre	Pauvre	Moyennement pauvre	Riche	Très riche
Azote total %	≤ 0,05	0,05-0,1	0,1-0,15	0,15-0,25	> 0,25

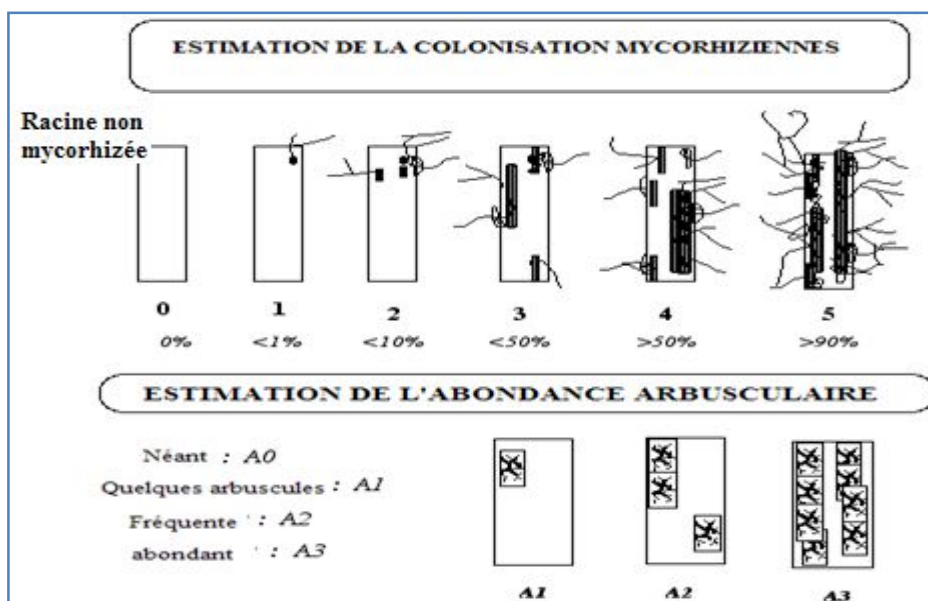
Annexe 4 : Normes internationales du phosphore assimilable (Olsen, 1954)

Classe du sol	Pauvre	Moyennement pauvre	Riche	Très riche
Phosphore assimilable ppm	≤ 10	11-31	31-51	≥ 51

Annexe 5 : Normes internationales de la matière organique.

Classe du sol	Très pauvre	Pauvre	Moyennement pauvre	Riche	Très riche
Matière organique %	< 0,7	0,7-1,5	1,5-3	3-6	> 6

Annexe 6 : Estimation du taux de colonisation MA



Annexe 7 : Solution nutritive de Hoagland et Arnon, (1938)

Solutions mères	Ingrédients	Quantités (g/l)	Solution finale ml/l
A	Ca(NO ₃) ₂ 4H ₂ O	236,15	5
B	KNO ₃	101,11	5
C	MgSO ₄	120,40	2
D	KH ₂ PO ₄	136,10	1
E	CaCl ₂ 2H ₂ O	183,73	1
F	Séquestrant de fer	25,00	4
Micro-éléments	H ₃ BO ₃ MnCl ₂ - 4H ₂ O ZnCl ₂ CuCl ₂ - 2H ₂ O Na ₂ MoO ₄ - 2H ₂ O	0,572 0,362 0,110 0,050 0,025	1

- pH 6,0 à 6,5

Annexe 8 : Eau gélosé 1%

Eau gélosé 1% : Agar-agar.....1 g
 Eau distillée.....100 ml

pH 6,8 à 7. Autoclaver pendant 20 min à 120°C.

Annexe 9 : Milieu de culture YEM (Yeast extra Mannitol) solide (Vincent, 1970)

Extrait de levure1g

Agar-Agar18g

Mannitol10g

Solution minérale de Bergensen 10 M.....100ml (Bergensen, 1961)

▶ KCl	1g
▶ FeCl ₃	0.02g
▶ CaCl ₂ , 2H ₂ O	0.53g
▶ Na ₂ HPO ₄ , 12H ₂ O	4.5g
▶ MgSO ₄ , 7H ₂ O	1g
▶ H ₂ O distillée	1000ml

H₂O distillée.....qsp 1000ml

pH (6.9 –7)

Annexe 10 : Milieu de culture YEM liquide

Milieu YEM solide sans l'agar-agar.

Annexe 11 : Mac Farland (15×10^8 UFC/ml) (NCCLS, 2000)

BaCl₂ (1.175%)..... 0.5 ml

H₂SO₄.....9.5 ml.

Composition des standards de turbidité de McFarland

Standard de turbidité numéro	Dihydrate de chlorure de baryum (1,175 %) (ml)	Acide sulfurique (1 %) (ml)	Densité approximative correspondante de bactéries/ml
0,5	0,5	99,5	1.108
1	0,1	9,9	3.108
2	0,2	9,8	6.108
3	0,3	9,7	9.108
4	0,4	9,6	12.108
5	0,5	9,5	15.108
6	0,6	9,4	18.108
7	0,7	9,3	21.108
8	0,8	9,2	24.108

Annexe 12 : Solution nutritive de Broughton et Dilworth (1971)

Solutions stock	Formule chimique	Concentration g/l	Volume de la solution stock/volume finale ml/l
1	CaCl₂ 2H₂O	294	0.5 ml
2	KH₂PO₄	196	0.5 ml
3	MgSO₄ 7H₂O	126	0.5ml
	K₂SO₄	87	
	MnSO₄ H₂O	0.338	
4	H₃BO₃	0.247	0.5ml
	ZnSO₄ 7H₂O	0.288	
	CuSO₄ 5H₂O	0.100	
	CoSO₄ 7H₂O	0.056	
	Na Mo O₂ 2H₂O	0.048	
5	Na Fe_EDTA	0.734	0.5 ml

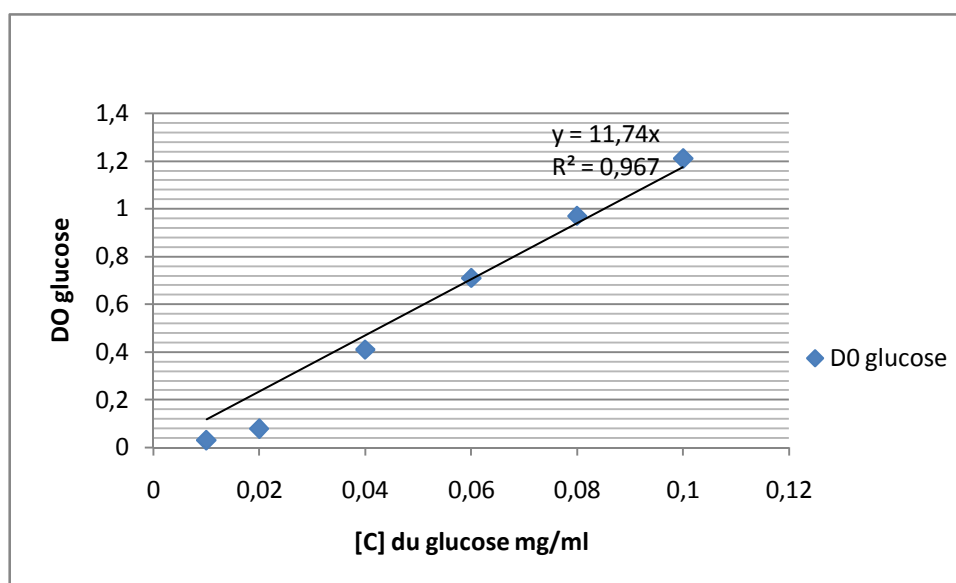
pH (6,8 à 7)

Annexe 13 : Solution nutritive de Bertrand (1997).

Solutions stock	Formule chimique	Concentration g/l	Volume de la solution stock/volume finale ml/l
	KH_2PO_4	13,609	1 ml
	KCl	223,65	1 ml
	$\text{CaCl}_2 \cdot 2(\text{H}_2\text{O})$	294,04	1 ml
	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	246,48	1 ml
	K_2SO_4	87	
	$\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	0.338	
solution de microéléments	H_3BO_3 $\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ Na Mo O ₂ $2\text{H}_2\text{O}$	6,25 25 6,25 6,25 0.625	0.04 ml
	Na Fe_EDTA	016,6	1 ml
	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	82	1 ml

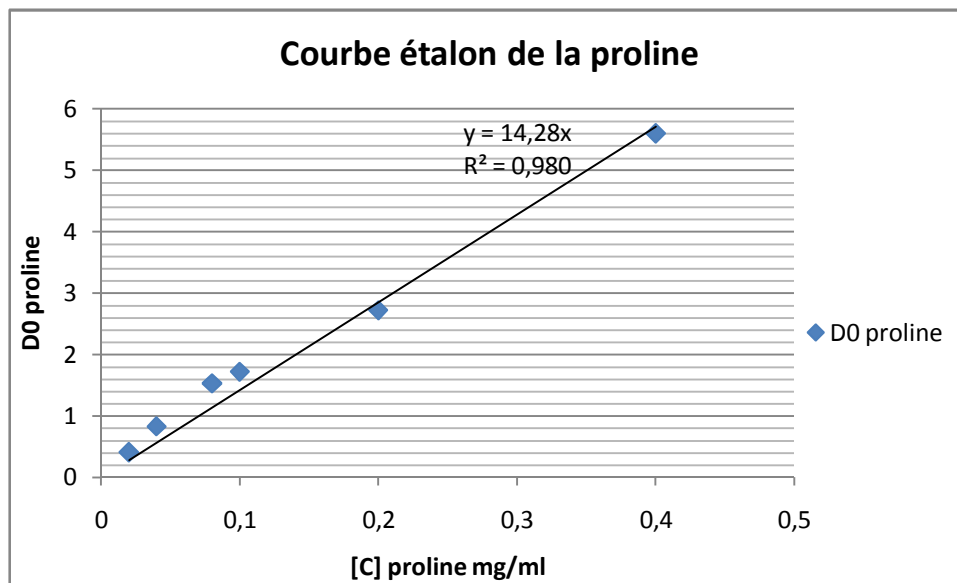
Ajouter du CaCO_3 (19 g/l). Ajuster le pH à 7. Autoclaver pendant 20 minutes à 120°C.

Annexe 14 : Courbe étalon des sucres solubles



[C] du glucose mg/ml	0,01	0,02	0,04	0,06	0,08	0,1
DO glucose	0,031	0,079	0,41	0,71	0,97	1,21

Annexe 15 : Courbe étalon de la proline.



[C] de la proline mg/ml	0,02	0,04	0,08	0,1	0,2	0,4
D0 proline	0,41	0,82	1,53	1,72	2,72	5,6