

Mycoagra - Intérêt de la mycorhization dans les pratiques agricoles et d'agroforesterie

**Hirissou F.¹, Courty P.E.², Legras M.³, Lheureux F.⁴, Casieri L.², Thoye B.³, Tranchand E.⁵,
Trinsoutrot-Gattin I.³, van Tuinen D.², Wipf D.²**

¹ Chambre d'Agriculture de la Dordogne, F-24200 Sarlat

² Agroécologie, INRAE, Institut Agro, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

³ UniLaSalle, Unité de recherche AGHYLE UP 2018.C101, 3 Rue du Tronquet, F-76134 Mont-Saint-Aignan, France

⁴ CTIFL, 28 route des Nébouts, F-24130 Prignonrieux

⁵ Station Experimentale de Creysse, F-46600 Creysse

Correspondance : daniel.wipf@inrae.fr

Résumé

Parmi les communautés microbiennes du sol capables de former des associations symbiotiques avec les racines, les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) constituent une composante « clé » des relations plante-sol. Les mycorhizes permettent un meilleur accès aux nutriments et aident les plantes à mieux résister aux stress environnementaux (sécheresse, salinité, attaques de pathogènes...). Toutefois, les réponses des plantes à ce type d'interaction peuvent être modulées par les champignons mycorhiziens impliqués. Au sein du projet Mycoagra, un ensemble de parcelles supports a été échantillonné à partir d'un réseau d'exploitations agricoles pour étudier la mycorhization de cultures de noyers en fonction du mode de culture (conventionnel avec intrants de synthèse, biologique, et conventionnel ou biologique avec pratiques de couverts végétaux en interculture, agroforesterie). Ceci dans le but d'identifier des pratiques favorables à la mycorhization afin de fournir des préconisations de culture.

Mots-clés : noyer, mycorhize à arbuscules, plantes de couvert, pratiques culturales

Abstract: Mycoagra: Interest of Mycorrhization in agricultural and agroforestry practices

Among the soil microbial communities capable of forming symbiotic associations with roots, arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are a "key" component of plant-soil relationships. Mycorrhizae allow better access to nutrients and help plants to better resist environmental stresses (drought, salinity, pathogen attacks...). However, plant responses to this type of interaction can be modulated by the mycorrhizal fungi involved. Within the Mycoagra project, a set of support plots were sampled from a network of farms to study the mycorrhization of walnut orchards according to the cropping method (conventional with synthetic inputs, organic, and conventional or organic with intercultural plant cover practices, agroforestry). The aim was to identify practices favourable to mycorrhization in order to provide recommendations for cultivation.

Keywords: walnut, arbuscular mycorrhiza, cover crops, cultural practices

Introduction

Le projet Mycoagra avait pour ambition de contribuer à la compétitivité des systèmes de cultures tout en favorisant la vie des sols, le stockage du carbone, la préservation des ressources en eau et la diminution d'intrants chimiques, par la prise en compte des symbioses endomycorhiziennes dans les pratiques agricoles. Par une étude des services écosystémiques rendus par la mycorhization naturelle à deux cultures représentatives du sud-ouest de la France, le maïs et le noyer, le réseau Mycoagra a développé une recherche-action dynamique associant recherche, enseignement et développement agricole, centrée sur l'étude du statut mycorhizien de parcelles en agriculture de conservation et en agroforesterie.

Au-delà de l'évolution des attentes sociétales, et face aux conséquences de plus en plus manifestes du changement climatique et de la pénurie de certaines ressources naturelles (eau, phosphore, énergies fossiles), les agriculteurs doivent impérativement faire évoluer leurs pratiques. Tous les programmes de développement instaurés par les pouvoirs publics, à l'échelon régional, national et communautaire, convergent pour trouver et mettre en œuvre de nouveaux itinéraires culturels. De nombreux acteurs s'accordent aujourd'hui sur la nécessité de remettre l'agronomie au cœur du métier d'agriculteur en prenant en compte toute la complexité du vivant. Cette nouvelle approche fait suite aux solutions basées sur l'utilisation de l'agrochimie confrontée aujourd'hui à des impasses environnementales, réglementaires ou techniques. Il s'agit de favoriser les processus naturels de fonctionnement du sol et de son couvert végétal.

De nombreux travaux de recherche fondamentale ont montré que le développement de la flore terrestre est directement lié à la dynamique des organismes vivants dans le sol. Parmi les communautés microbiennes du sol capables de former des associations symbiotiques avec les racines, les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) constituent une composante « clé » des relations plante-sol (van der Heijden et al, 2015). Ces champignons, présents dans la plupart des sols, forment des associations symbiotiques avec les racines de près de 80% des espèces végétales terrestres (Wang et Qiu, 2006). En échange des ressources carbonées reçues de la plante hôte, ces champignons favorisent le prélèvement et le transport vers la plante des éléments nutritifs très peu mobiles, principalement le phosphore (Bolan, 1991), augmentent la tolérance à la sécheresse (Augé et Duan, 1991) et améliorent la réponse des plantes aux infections pathogènes (Azcón-Aguilar et Barea, 1996). La symbiose mycorhizienne confère également à la plante une tolérance aux métaux lourds (Leyval et al, 1997) et aux polluants organiques (Joner et Leyval, 2001). De plus, des études récentes (Farmer et al, 2007 ; Hart et al, 2015) ont montré que les mycorhizes, qui accroissent la biomasse végétale des plantes avec lesquelles elles sont en symbiose, ont également un impact qualitatif sur celles-ci. Parmi les différents types de symbioses mycorhiziennes, les CMA semblent tenir une place majeure dans les agrosystèmes : la composition et la richesse spécifique des peuplements de CMA dans le sol influencent directement la variabilité, la productivité et la biodiversité de la flore épigée (van der Heijden et al, 1998 ; Dhillon et Gardsjord, 2004). Les mycorhizes peuvent ainsi être envisagées comme un potentiel agroécologique et reconnues comme support de services écosystémiques pour les cultures (Gianinazzi et al, 2010). Pour autant, elles sont sensibles à certains facteurs défavorables au développement mycélien : (1) les fongicides (Kjoller et Rosendahl, 2000) surtout lorsqu'ils sont utilisés en enrobage des semences (Jin et al, 2013), (2) le travail intensif du sol (Brito et al, 2012), (3) la sur-fertilisation en azote et en phosphore (minéral ou organique), et les herbicides (Druille et al, 2013). Par ailleurs, le taux de mycorhization ne varie pas seulement en fonction des paramètres physico-chimiques du sol mais aussi selon l'espèce végétale.

Les grandes cultures sont, pour la plupart, des plantes naturellement mycorhizées ; cependant différents facteurs influencent l'intensité de la mycorhization :

- Les caractéristiques du sol : l'augmentation de la teneur en phosphore assimilable du sol, liée aux caractéristiques du sol ou à des apports exogènes, diminue le niveau de mycorhization au champ ou en pot.

- Les variétés utilisées : des travaux ont permis de démontrer qu'au champ, des variétés de blé et de maïs répondaient différemment à la mycorhization (Hetrick et al, 1993).
- Les systèmes de cultures et pratiques agricoles : notamment lorsqu'intervient une période sans couvert végétal entre deux cultures.

Le projet régional Mycoviti, mené en 2013-2014 par l'UMR Agroécologie de Dijon sur un réseau de 21 parcelles viticoles réparties dans les 4 départements de la Bourgogne et intégrant une grande diversité de situations pédoclimatiques et culturales, a permis de développer un savoir-faire utilisable sur toute plante cultivée. Des outils d'analyse ont été mis au point. Enfin, ce projet a fait ressortir la nécessité d'augmenter le nombre de répétitions par parcelle afin de maximiser l'effet d'un facteur spécifique étudié.

Concernant une éventuelle utilisation de l'inoculation par des CMAs, il convient de souligner que le manque de références concernant les grandes cultures rend délicate l'extrapolation d'essais réalisés en pots. La gestion de parcelles voisines des grandes cultures avec des plantes qui serviraient de « réservoir/donneur » de champignons mycorhiziens pour les grandes cultures pourrait constituer une option intéressante. Il s'agirait alors de cultiver des plantes pérennes telles que les arbres fruitiers (noyeraie) dans une approche d'agroforesterie. Cette approche a été développée dans Mycoagra car elle intéresse un nombre croissant de nuciculteurs qui souhaitent intégrer des cultures annuelles dans leurs noyeraies, tout au moins les premières années, pour optimiser les résultats agronomiques et économiques.

Ainsi, même si les mycorhizes ont fait l'objet de nombreuses études, un manque de connaissances approfondies subsiste spécialement dans le cas des grandes cultures. La diversité des CMAs demeure faiblement étudiée, en particulier en France. Les potentialités réellement offertes par la symbiose mycorhizienne à arbuscules en conditions de cultures en plein champ, et les facteurs environnementaux et culturels l'influençant sont encore peu connus : c'est le cas en agroforesterie, où l'arbre peut abriter les CMA lorsque les cultures annuelles sont absentes, et favoriser le maintien de la diversité fongique et son action sur la culture annuelle. Les références pour les grandes cultures sont limitées et souvent acquises dans le cadre d'études basées sur des parcelles éloignées les unes des autres, avec des propriétés physico-chimiques de sols différentes, rendant les résultats difficilement interprétables. Si l'implication des systèmes mycorhiziens dans l'alimentation des plantes cultivées est observée et étudiée depuis longtemps, ce domaine essentiel de la fertilité des sols est peu pris en compte dans les pratiques culturales. En effet, la simplification des itinéraires techniques basés sur la prédominance de l'apport massifs d'engrais phosphatés et l'usage de pesticides et fongicides, l'utilisation de modes de préparation intensifs des sols et la simplification des rotations ont laissé peu de place à la prise en compte du compartiment biologique des sols et en particulier des mycorhizes.

1. Modalités de conduite étudiées

Pour les cultures de maïs et noyer, six modalités ont été choisies.

Modalités Noyers

- M1 : Noyer en culture conventionnelle
- M2 : Noyer en agriculture biologique
- M3 : Noyer avec couvert végétal en inter-rang

Les parcelles sélectionnées étaient situées sur trois départements : Dordogne (deux parcelles), Lot (neuf parcelles) et Corrèze (une parcelle). Elles étaient réparties sur une zone d'environ 500 km². Le mode de culture conventionnel a été choisi car il est très répandu dans ces départements. L'agriculture biologique, quant à elle, prend de plus en plus d'importance. En 2015, 30 % des surfaces de vergers de fruits à coque (principalement noix et châtaigne) étaient en agriculture biologique (Agence BIO, 2016). L'intégration d'un couvert végétal en inter-rang dans les noyeraies est une pratique innovante, encore peu développée. Il a

été choisi d'inclure cette modalité pour savoir si elle a un impact positif sur la mycorhization. L'objectif était de classer ces trois modalités selon un gradient favorable à la mycorhization.

Les parcelles de noyers sélectionnées pour le projet Mycoagra avaient par ailleurs des caractéristiques communes : un sol à dominante argilo-calcaire, un inter-rang enherbé, une variété de noyers Franquette sur porte-greffe Regia. Nous avons choisi un sol argilo-calcaire car un pH basique amène une faible disponibilité du phosphore et augmente donc potentiellement l'importance des endomycorhizes pour la nutrition des plantes.

Modalités maïs

- M5 : semences de maïs non enrobées de fongicide
- M6 : semences de maïs enrobées avec un fongicide (Thirame)

En agriculture conventionnelle, la quasi-totalité des semences vendues est enrobée avec des fongicides, des insecticides et des matières fertilisantes. Le fongicide utilisé est un fongicide à large spectre qui agit en bloquant la reproduction des champignons. Son effet sur la mycorhization est mal connu et doit être étudié dans le cadre de ces deux modalités.

Les parcelles de maïs ont été choisies selon une pratique d'agriculture de conservation c'est-à-dire sans travail du sol, en semis direct sous couvert végétal, avec une couverture permanente du sol et des rotations culturales (pas de monoculture). Pour ces deux modalités, quatre parcelles en Dordogne et appartenant à quatre agriculteurs différents ont été sélectionnées. Sur chaque parcelle, les deux modalités ont été testées, en semant une douzaine de rangs en maïs non enrobé et le reste de la parcelle en maïs enrobé. Le maïs était de variété Pompéo ; les cultures n'ont pas été irriguées.

Modalité agroforesterie – Noyer/Maïs

- M4 : agroforesterie, association noyer et maïs.

Cette modalité fait le lien entre les modalités M1 à M3, qui concernent le noyer, et les modalités M5 et M6, qui concernent le maïs. Le but est de montrer s'il y a -ou s'il pourrait y avoir-, des interactions favorisées par les mycorhizes entre les arbres et la culture annuelle. L'effet des arbres sur les mycorhizes à arbuscules reste encore peu étudié. En ce qui concerne la culture du noyer en agroforesterie, il est nécessaire de considérer le potentiel effet allélopathique de la juglone. En effet, il a été montré que l'exposition à la juglone peut inhiber la croissance du maïs mais également que la juglone est dégradée par voies microbiennes et abiotiques et que son accumulation est donc d'autant plus probable que la vie microbienne du sol est faible. La modalité « M4 Agroforesterie » est donc intéressante pour les agriculteurs mais il a été difficile de trouver des parcelles remplissant nos critères dans notre zone géographique de recherche. Nous avons finalement trouvé deux parcelles appartenant à des agriculteurs situés en Dordogne, au sud et à l'ouest de Sarlat. Pour avoir les quatre répétitions, nous avons réalisé deux séries de prélèvements sur une même parcelle en la séparant en deux. Les parcelles présentaient des noyers de variété Fernor et Fernet, deux variétés issues du croisement de Franquette et Lara. Dans les deux parcelles, le maïs semé était de variété Pompéo, sans enrobage (semences fournies spécialement pour l'expérimentation Mycoagra).

2. Prélèvements de sols et racines et analyses ultérieures

Des prélèvements de sols et racines ont été réalisés sur l'ensemble des parcelles en juin et juillet 2017. L'échantillonnage à différents endroits sous la couronne de noyer (Figure 1) a permis d'évaluer l'endroit où il serait le plus probable trouver une bonne quantité de racines de noyer.

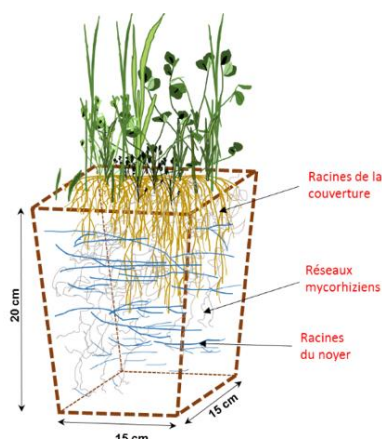


Figure 1 : A l'aide d'une bêche-plate (ou pelle-bêche) des échantillons d'environ 2-2.5Kg ont été prélevés (≈15x15x20 cm)

En laboratoire, chaque échantillon a ensuite été traité de la façon suivante :

- Séparation de la partie superficielle (≈10 cm) et de la partie profonde,
- Récupération des racines du noyer en préservant le sol racinaire encore attachée aux racines latérales.



Figure 2 : Séparation de la partie superficielle (≈10 cm) et de la partie profonde



Figure 3 : Racines de noyer avec sol encore attaché aux racines secondaires

Le sol racinaire du noyer a ensuite été séparé des racines à l'aide d'un tamis (2 mm) en récupérant les fragments de racines passés à travers le tamis (Figure 4). Après un rinçage à l'eau, une quantité suffisante des racines de noyers pour l'extraction de l'ADN (étude de la diversité en CMA) et pour la coloration (étude du taux de mycorhization) a été prélevée avec des ciseaux. La partie aérienne des plantes a été coupée. Les cailloux et le sol éloigné des racines ont été séparés des racines du couvert (tamis de 4 mm). Comme pour le sol racinaire de noyer, le sol racinaire du couvert a été récupéré à travers le tamisage (tamis de 2 mm).



Figure 4 : Sol racinaire de noyer tamisé avec fragments racinaires (flèches rouges)

3. Identification d'un nombre important de mycorhizes

C'est la première donnée majeure du programme Mycoagra : 520 Unités Taxonomiques Opérationnelles (UTOs) d'endomycorhizes ont été identifiées par séquençage ADN sur les racines de l'ensemble des plantes échantillonnées (noyers, maïs, couverts végétaux). L'analyse moléculaire permet en effet de repérer toutes les espèces ou souches présentes sur les milieux étudiés. Les UTOs sont des souches d'endomycorhizes très proches par leur génome (97% d'homologie) et qui sont séquencées grâce à des amorces universelles propres à leur groupe. Or, il n'existe actuellement que 250 espèces répertoriées par culture et observation morphologique différenciée de leurs spores ou d'autres caractéristiques extérieures. Cette analyse fine et exhaustive permise par le séquençage ADN montre la grande richesse et diversité du microbiote de la rhizosphère des cultures étudiées dans l'ensemble des modalités présentes. Certains genres de champignons et leurs souches sont prédominants comme *Glomus* et *Rhizophagus*, tandis que d'autres sont en proportion plus faible comme *Septoglomus* et *Funneliformis*, mais tous ont un rôle à jouer dans la symbiose avec la plante.

4. Impact des modes de conduite sur la mycorhization

Les noyeraies conduites en mode conventionnel avec fertilisation minérale et désherbage sur le rang sont moins mycorhizées que celles conduites en bio avec fertilisation organique et désherbage mécanique : plus faible intensité de mycorhization et abondance arbusculaire. En outre, ces noyeraies conventionnelles et bio ne bénéficient pas d'une couverture végétale dédiée à base de féverole de fin octobre à fin avril, mais d'une couverture spontanée à base de graminées principalement et d'espèces endémiques (pissenlit, pâquerette, renoncule...) indicatrices de sols compactés. En revanche, les noyeraies conduites en conventionnel ou en bio mais avec un couvert végétal dédié à base de féverole (150 kg/ha) de fin octobre à fin avril (6 mois) présentent une intensité de mycorhization deux fois plus élevée que dans les modalités sans couvert de légumineuses, et une abondance arbusculaire deux (conventionnel) à quatre fois plus élevée (bio). Cette observation est renforcée par l'analyse moléculaire des espèces présentes selon les modalités. En effet, la comparaison des espèces de mycorhizes présentes sur les racines des noyers montre qu'il y a deux fois plus d'espèces présentes lorsqu'il y a un couvert de féverole en conventionnel ou en bio que lorsqu'il n'y en a pas. De même, les racines de féveroles présentent deux fois plus d'espèces d'endomycorhizes que les racines de couverts à base de graminées ou de flore spontanée. Cette constatation illustre bien l'importance que peut avoir l'utilisation de légumineuses dans les systèmes de cultures pour favoriser la présence et l'action des mycorhizes. Les couverts végétaux à base de légumineuses sont des relais de mycorhization des cultures. L'analyse des taux de mycorhization de toutes les espèces en mélange dans les couverts végétaux ou dans les enherbements naturels des parcelles liées à l'étude, montre que la féverole est l'espèce présentant le meilleur taux de mycorhization. Elle est dite hautement mycorhizotrophe (plante compagne qui aide à la

mycorhization d'autres plantes). On peut avancer l'hypothèse suivante sur le relai mycorhizien assuré par la féverole : en période hivernale, les noyers ralentissent leur photosynthèse. Cela freine les flux de sucres dans les vaisseaux de la plante et vers les champignons symbiotiques qui se retrouvent, de fait, beaucoup moins sollicités. Dans ces conditions, le maintien des champignons mycorhiziens sous forme d'hyphes est compromis. Les féveroles, actives pendant l'hiver, maintiennent leurs populations endomycorhiziennes en fonctionnement. Celles-ci peuvent alors coloniser directement le noyer dès sa reprise de végétation au printemps, lui permettant ainsi de bénéficier de cette symbiose immédiatement.

5. Impact du traitement des semences sur les mycorhizes

L'impact du traitement des semences de maïs avec un fongicide (Thirame) sur la colonisation mycorhizienne de la plante a été également étudié. La comparaison de racines de maïs issues de semences non traitées avec celles issues de semences traitées a montré une différence significative de mycorhization. Les semences non traitées présentaient une fréquence de mycorhization quatre fois plus élevée que les semences traitées (90%/25%) et une intensité arbusculaire de la partie mycorhisée également quatre fois plus élevée (60%/15%). Le maïs est une plante dépendante de la mycorhization et peut bénéficier des multiples services rendus par cette symbiose pourvu que celle-ci soit possible. Or la sélection des variétés portant sur les seuls critères de réponse à la fertilisation minérale, dans des conditions de culture optimales en intrants (travail du sol, azote et phosphore non limitant, irrigation...) ne favorise, le plus souvent, pas les mycorhizes (Hetrick et al, 1992). Le traitement des semences est un obstacle de plus à leur présence comme le montre notre étude. Pour favoriser la résilience de cultures comme le maïs aux problèmes de stress hydrique et d'adaptation aux changements climatiques, il est sans doute nécessaire de mieux prendre en compte les symbioses mycorhiziennes dans les processus de sélection, dans les modes de culture et dans la réflexion sur les traitements de semences.

6. Association noyers – maïs et services rendus par les mycorhizes

La modalité agroforesterie de noyers en plantation (de 1 an à 6 ans) avec maïs en interculture a été également étudiée au regard du statut mycorhizien des deux espèces et aux interactions favorables produites grâce à cette symbiose. Cette pratique d'une culture annuelle dans une plantation de noyers est intéressante économiquement car elle permet de rentabiliser le coût de la plantation et la période de croissance sans production. L'objectif des observations est de mieux comprendre comment les mycorhizes agissent sur les deux cultures afin de mettre en évidence un éventuel échange nutritif entre le noyer et le maïs par l'intermédiaire du mycélium fongique. La diversité des espèces d'endomycorhizes associées aux racines de noyers et de maïs ainsi que la contribution du carbone des plantes dans la construction du réseau commun mycorhizien n'ont jamais été évaluées en conditions réelles de culture. Pour cela, nous avons utilisé des noyers (*Juglans nigra* L., plante en C3) et du maïs (*Zea mays* L., plante en C4), qui affichent des ratios nettement différents de carbone¹³/carbone¹², pour suivre la fourniture de carbone par les plantes aux endomycorhizes. Ces dernières étant totalement dépendantes des plantes pour l'apport de carbone et le maïs et le noyer étant différents dans leur mode de photosynthèse, il est ainsi possible de retracer l'origine du carbone présent dans les hyphes du champignon. Les mesures ont été faites dans une plantation de noyers de variété Fernette de 1 an, sur la station expérimentale de Creysse (Lot) partenaire du projet Mycoagra, dans laquelle 8 rangs de maïs ont été implantés en mai 2018. Des pièges à mycorhizes ont été disposés à 15 cm de profondeur entre les rangs de noyers et les deux rangs les plus proches de maïs pour recueillir le mycélium fongique et mesurer les taux de carbone¹³ et carbone¹². La diversité des CMA a été déterminée par analyses moléculaires : 93 UTO de CMA appartenant toutes à la famille des Glomérales ont été séquencées. La plupart de ces UTOs étaient communes aux deux plantes et une OTU du genre *Glomus* sp (cluster 1) regroupait 33% (maïs) et 22% (noyer) de toutes les séquences isolées sur l'ensemble des systèmes racinaires du maïs et du noyer. Pour savoir s'il y avait une connexion permise par ces UTOs entre les noyers et le maïs, les valeurs de

carbone¹³ ont été mesurées dans les feuilles de noyers, de maïs, ainsi que dans le mycélium. Ces mesures ont montré que le mycélium recevait à la fois du carbone des noyers et du maïs ; le fait que l'une des UTOs les plus prédominantes ait été détectée dans les systèmes racinaires des deux plantes (van Tuinen et al, 2020) permet d'émettre l'hypothèse de la présence d'un réseau commun mycorhizien entre ces plantes. Ce réseau assure la fourniture de carbone d'une plante à l'autre, et donne une preuve d'un lien physiologique entre une culture pérenne (le noyer) et une culture annuelle (le maïs) en association mutualiste grâce aux mycorhizes.

Conclusion

Le projet Mycoagra a permis un début de réponse à la prise en compte nécessaire de l'importance du statut microbiologique des sols dans les pratiques agricoles et particulièrement pour les symbioses mycorhiziennes. En mesurant les écarts de résultats en termes de biodiversité mycorhiziennes entre les pratiques conventionnelles (intrants chimiques, pas de couverture végétale à base de légumineuses, travail du sol) et celles dites de conservation des sols (intrants organiques, pratiques de couverture végétale à base de légumineuses, pas de travail du sol) sur les cultures support de notre action, les noyeraies et le maïs, nous avons pu montrer le réel intérêt à prendre en compte le statut mycorhizien des sols pour aller vers des pratiques agricoles tirant profit des services écosystémiques rendus par les micro-organismes. Cette orientation a trouvé un écho auprès du public agricole auquel ont été présentés les résultats de Mycoagra, pour une sensibilisation accrue aux pratiques de couvertures végétales (les mycorhizes sont des symbiotes obligatoires très dépendantes de leur support végétal) et a renforcé l'idée d'introduire massivement du carbone végétal dans les sols tout au long de l'année et sans interruption en reconcevant, sur cette base, tous les itinéraires culturels des exploitations.

Références bibliographiques

- Augé R.M., Duan X., 1991. Mycorrhizal fungi and nonhydraulic root signals of soil drying. *Plant Physiol.* 97, 821–824.
- Azcón-Aguilar C., Barea J.M., 1996. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens: an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6, 457-464.
- Bolan N.S., 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant Soil* 134, 189-207.
- Brito I., Goss M.J., Carvalho M., Chatagnier O., van Tuinen D., 2012. Impact of tillage system on arbuscular mycorrhiza fungal communities in the soil under Mediterranean conditions. *Soil Tillage Res.* 121, 63–67.
- Dhillon S.S., Gardsjord T.L., 2004. Arbuscular mycorrhizas influence plant diversity, productivity, and nutrients in boreal grasslands. *Can. J. Bot.* 82, 104–114.
- Druille M., Cabellob M.N., Omacinia M., Golluscio R.A., 2013. Glyphosate reduces spore viability and root colonization of arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl. Soil Ecol.* 64, 99-103.
- Farmer M.J., Li X., Feng G., Zhao B., Chatagnier O., Gianinazzi S., Gianinazzi-Pearson V., van Tuinen D. (2007) Molecular monitoring of field-inoculated AMF to evaluate persistence in sweet potato crops in China. *Appl. Soil Ecol.* 35, 599-609,
- Gianinazzi S., Gollotte A., Binet M.N., van Tuinen D., Redecker D., Wipf D., 2010. Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* 20, 519-530.
- Hart M.M., Ehret D.L., Krumbein A., Leung C., Murch S., Turi C., Franken P., 2015. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi improves the nutritional value of tomatoes. *Mycorrhiza* 359-376.
- Hetrick B.A.D., Wilson G.W., Cox T.S., 1992. Mycorrhizal dependence of modern wheat cultivars and ancestors—a synthesis. *Can. J. Bot.* 71, 512-518.

- Jin H., Germida J.J., Walley F.L., 2013. Suppressive effects of seed-applied fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) differ with fungicide mode of action and AMF species. *Appl. Soil Ecol.* 72, 22-30.
- Joner E.J., Leyval C., 2001. Influence of arbuscular mycorrhiza on clover and ryegrass grown together in a soil spiked with polycyclic aromatic hydrocarbons. *Mycorrhiza* 10, 155-159.
- Kjøller R., Rosendahl S., 2000. Effects of fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi: differential responses in alkaline phosphatase activity of external and internal hyphae. *Biol. Fertil Soils* 31, 361-365.
- Leyval C., Haselwandter K., Turnau K., 1997. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. *Mycorrhiza* 7, 139-153.
- Van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R., 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 72-75.
- van der Heijden M.G.A., Martin F.M., Selosse M.-A.n Sanders, I.R., 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytol*, 205: 1406-1423.
- van Tuinen D., E. Tranchand, F. Hirissou, D. Wipf, Courty P.E., 2020. Carbon partitioning in a walnut-maize agroforestry system through arbuscular mycorrhizal fungi. 15, 100230 *Rhizosphere* 15: DOI: 10.1016/j.rhisph.2020.100230.
- Wang B., Qiu Y.L., 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16, 299-363.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)