

MYCOBLE : Variabilité génétique du blé tendre pour les réponses aux champignons mycorhiziens à arbuscules

Audrey L'HERITIER¹, Laurena MEDIONI¹, Virginie GASCIOLLI¹, Fabrice DEVOILLES¹, Nemo PEETERS¹, Richard BLANC², Florence CAMBON², Cyrille SAINTENAC², Camille WABINSKI-DAUCHY³, Romain DELEMME⁴, Richard SUMMERS⁵, Philippe DUFOUR⁵, Benoît LEFEBVRE^{*}

1 - Univ Toulouse, CNRS, INRAE, LIPME, Castanet-Tolosan, FRANCE

2 - UCA, INRAE, GDEC, Clermont-Ferrand, FRANCE

3 - Florimond-Desprez Veuve & Fils SAS, Cappelle-en-Pévèle, FRANCE

4 - Lemaire-Deffontaines, Auchy les Orchies, FRANCE

5 - RAGT 2n, Louville-la-Chenard, FRANCE

^{*}Coordinateur du projet : Benoît LEFEBVRE, benoit.lefebvre@inrae.fr

INTRODUCTION

La transition vers des systèmes agricoles plus durables implique une réduction significative de l'utilisation des intrants chimiques, en particulier des fertilisants azotés et phosphatés. Ces intrants représentent une part substantielle des coûts de production des céréales et leur utilisation excessive engendre des impacts environnementaux, incluant la pollution des sols et des eaux et l'émission de gaz à effet de serre. Par ailleurs, la disponibilité mondiale de certaines ressources nécessaires à leur production soulève des préoccupations quant à la sécurité alimentaire à long terme.

Dans ce contexte, l'exploitation des interactions naturelles entre les plantes et les microorganismes du sol constitue un levier prometteur pour améliorer l'efficacité de l'utilisation des nutriments et la résilience des cultures. Parmi ces interactions, la symbiose mycorhizienne arbusculaire occupe une place centrale dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) colonisent les racines de la majorité des plantes et établissent une association mutualiste caractérisée par un échange bidirectionnel de ressources : la plante fournit des composés carbonés issus de la photosynthèse, tandis que les champignons facilitent l'acquisition de nutriments minéraux, notamment le phosphore et l'azote.

Les CMA développent un réseau mycélien extraradical étendu, permettant l'exploration de larges volumes de sol et la mobilisation de nutriments inaccessibles au système racinaire. Les échanges entre les partenaires s'effectuent au niveau de structures spécialisées, les arbuscules, formées dans les cellules corticales racinaires. Outre leur rôle dans la nutrition minérale, les CMA influencent la physiologie végétale, notamment l'allocation des ressources, la croissance et les mécanismes de défense (Smith & Read, 2008; Cameron *et al.*, 2013). En effet, la colonisation mycorhizienne peut induire différentes réponses chez les plantes hôtes, y compris le blé, dont une stimulation de la croissance et une modulation de l'architecture de la plante, en favorisant la production de grains par rapport à la biomasse végétative (Pellegrino *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2019), et une résistance systémique contre divers agents pathogènes (Mustafa *et al.*, 2016; Fiorilli *et al.*, 2018).

Toutefois, l'efficacité de cette symbiose est fortement dépendante du contexte environnemental et génétique.

Le niveau de colonisation racinaire et la stimulation de croissance induite par la mycorhize varient selon le génotype de la plante hôte, y compris chez le blé (Hetrick & Wilson, 1992; Xavier & Germida, 1998; Lehnert *et al.*, 2018) et la disponibilité des nutriments du sol (Nouri *et al.*, 2014; Verzeaux *et al.*, 2016). Des concentrations élevées en azote et phosphore dans le sol inhibent généralement l'établissement de la symbiose.

Malgré l'intérêt agronomique de la symbiose mycorhizienne, les connaissances relatives à la variabilité génétique intra-spécifique de la réponse du blé à cette interaction demeurent limitées. En particulier, les déterminants génétiques de la colonisation, de l'efficacité des échanges nutritifs et de l'induction des défenses restent mal caractérisés.

Le projet MYCOBLE visait à évaluer un panel de variétés de blé tendre d'hiver pour leur capacité de colonisation par les CMA en fonction de la disponibilité en nutriments du sol, ainsi que leur réponse en termes de croissance et leur résistance aux pathogènes, en présence de CMA.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

► Matériel végétal

Un panel de cinquante variétés de blé tendre d'hiver a été constitué afin de couvrir la diversité historique et génétique. Ce panel comprend les variétés modernes les plus cultivées en France entre 2010 et 2020, des variétés emblématiques cultivées en France depuis les années 70 et des variétés anciennes enregistrées avant les années 1960 représentant la diversité génétique mondiale du blé tendre. Les variétés testées sont listées dans le tableau 1.

► Matériel fongique et inoculation

Le champignon mycorhizien à arbuscules *Rhizophagus irregularis* a été utilisé comme espèce modèle. L'inoculation a été réalisée avec un inoculum commercial soit lors du repiquage des plantules germées par application directe de spores (Agronutrition, France), soit au semis par ajout de propagules sous forme de granules, mélangés avec les graines (INOQ, Allemagne, 30 kg/ha). La condition non inoculée a consisté à ne pas ajouter de spores au repiquage ou à ajouter un inoculum autoclavé au semis. La souche IPO09415 de *Zymoseptoria tritici* a été utilisée pour les mesures de stimulation de résistance à la septoriose en conditions contrôlées.

Variétés	Colonisation <i>R. irregularis</i> toutes structures, % longueur du système racinaire (2 mM N / 0,5 mM P)	% d'inhibition de colonisation par <i>R. irregularis</i> (4 mM N / 1mM P)
CHEVIGNON	3	-133
PALEDOR	40	18
AREZZO	16	46
ABSALON	50	54
NUMERIC	7	60
TOGANO	23	60
STRAMPELLI	43	61
MONTECRISTO	32	68
CELLULE	35	69
THESEE	20	71
AMIFORT	26	73
GENY	50	75
SY MATTIS	30	75
TYSTOFTE SMAAHVEDE II	23	75
CENTURION	19	76
ALIXAN	40	78
BERGAMO	42	78
D130-63	42	78
SAN MARTIN	3	79
BAROOTA-WONDER	60	80
CAPHORN	8	80
CONCURRENT	61	81
RUBISKO	38	81
CAPITOLE-VILMORIN	83	82
IZALCO	22	82
ALTIGO	52	83
COMPLICE	42	83
BORDEAUX 113	45	84
MANITOBA	31	84
ROMANIA	33	84
CHINESE SPRING	38	87
ARCAÇON	30	88
NOEL-LEGLAND	69	89
STANLEY	12	89
TALENT	47	90
KOTTE	21	91
TOUZELLE	41	91
CESARIO	23	92
CHEYENNE	34	92
RENAN (série 1)	17	91
RENAN (série 2)	18	92
SARY-BUGDA	24	92
BIR BOUNI	17	94
FRUCTIDOR	22	94
SACRAMENTO	43	94
HENDRIX	32	95
BANATKA	44	96
CADENZA	34	96
TURKEY	23	98
APACHE	25	99
ENERGO	25	100

Tableau 1 : Colonisation mycorhizienne du panel de variétés sous différents niveaux de fertilisation. Colonne de gauche: Colonisation par *R. irregularis* exprimée en pourcentage de la longueur du système racinaire possédant des structures intraradiculaires de *R. irregularis* (arbuscules, vésicules ou hyphes) chez les plantes arrosées avec la solution contenant 2 mM de N et 0,5 mM de P. Colonne de droite: Pourcentage d'inhibition de la colonisation des plantes arrosées avec la solution contenant 4 mM de N et 1 mM de P par rapport à celles arrosées avec la solution contenant 2 mM de N et 0,5 mM de P. Les plantes ont été cultivées en chambre de culture pendant 6 semaines. n=12 plantes / variété / condition. L'expérience a été réalisée en deux séries avec la variété Renan commune aux deux séries.

► Conditions de culture en conditions contrôlées

Les plantes ont été cultivées dans des substrats inertes (Attapulгите, Oil-dri, Etats-Unis ou Zéolite, Symbiom, République tchèque) mélangés avec du sable 0.7-1.3 mm 1:1 (v/v) permettant un contrôle précis de la disponibilité en nutriments. Une solution nutritive avec la même base (Trinquier *et al.*, 2026) mais contenant différentes concentrations en $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ et en KH_2PO_4 a été utilisée pour toutes les expériences.

Pour les mesures d'inhibition de la colonisation par le niveau de fertilisation et de stimulation de la résistance à la septoriose, les blés ont été cultivés en chambre de culture à 21/18 °C, 16h jour/8 h nuit.

Pour les mesures de stimulation de croissance par la mycorhize, un système expérimental comprenant un compartiment séparé par une membrane de nylon d'une porosité de 40µm perméable au mycélium mais pas aux racines, a été utilisé afin de garantir l'acquisition de nutriments via le champignon dans les expériences en pot. 200 mg d'azote avec ratio $\text{NH}_4:\text{NO}_3$, 3:1 (m/m) et 100 mg de phosphore ont été placés dans ce compartiment et les plantes arrosées avec la solution nutritive (Trinquier *et al.*, 2026) sous-optimale en N et P. De plus, un apport en eau a été réalisé de manière à maintenir 80% de la capacité de rétention en eau du substrat. Les plantes ont été cultivées dans un premier temps en chambre de culture (2 semaines à 21°C, 5 semaines à 6°C, puis 1 semaine à 18°C) dans des pots de 250 ml puis transférées dans des pots de 3 l (1/pot) ou 10 l (5/pot) contenant le compartiment uniquement accessible aux CMA. Le champignon *R. irregularis* a été inoculé ou pas dans les pots de 250 ml au repiquage des plantules de blé, germées sur boîte de pétri. Les pots de 3 l ont été placés dans la serre automatisée TPMP (<https://phenotoul.hub.inrae.fr>) et les pots de 10 l sur la plateforme extérieure automatisée Heliaphen (<https://phenotoul.hub.inrae.fr>) et les plantes cultivées jusqu'à maturité.

► Quantification de la colonisation mycorhizienne

La colonisation racinaire a été évaluée par observation microscopique après coloration des racines à l'encre comme décrit dans (Trinquier *et al.*, 2026). La proportion de longueur racinaire contenant des structures fongiques intraradiculaires a été estimée par les méthodes *gridline intersection* (Giovannetti *et al.*, 1980) ou *magnified intersections* (McGonigle *et al.*, 1990). En complément, des approches moléculaires basées sur la quantification par qRT-PCR d'un gène marqueur de la colonisation et de transporteur de phosphate, d'ammonium et de nitrate impliqués dans la nutrition mycorhizienne ont été utilisées (Trinquier *et al.*, 2026).

► Évaluation de la résistance à *Zymoseptoria tritici*

La résistance à la septoriose a été évaluée après inoculation par le pathogène fongique responsable de la maladie, *Z. tritici*, 5 semaines après l'inoculation par *R. irregularis*. La sévérité de l'infection a été estimée par quantification des surfaces foliaires sporulantes entre 18 et 21 jours après l'inoculation.

► Essais en conditions de champ

Des essais multi-sites ont été mis en place afin d'évaluer l'effet combiné de l'inoculation mycorhizienne et de la fertilisation azotée sur la colonisation racinaire, le rendement en grains et la teneur en protéines, et le fonctionnement de la mycorhize. Deux niveaux de fertilisation ont été comparés : la fertilisation optimale propre à chaque site, réalisée en 3 apports, et une fertilisation réduite (moins 80 kg d'azote / ha), réalisée en sautant le deuxième apport et en réduisant le 3^{ème} apport si besoin.

► RÉSULTATS

► Variabilité génétique du blé tendre pour la colonisation mycorhizienne et l'effet de la disponibilité en azote et en phosphore sur cette colonisation

Des expériences dose-réponse ont permis de définir des conditions non inhibitrices, partiellement inhibitrices et inhibitrices de la colonisation précoce (6 semaines après inoculation) par le champignon mycorhizien *R. irregularis* 6 sur deux variétés (Chevignon et Renan). Des concentrations élevées en azote et phosphore (10 mM de N et 2,5 mM de P) inhibent complètement la colonisation racinaire par *R. irregularis* (Figure 1). Au contraire, des conditions de limitation nutritionnelle favorisent l'établissement de la symbiose. Des concentrations intermédiaires permettant une inhibition partielle ont été utilisées pour le criblage d'un panel de 50 variétés. Ce dernier a révélé une variabilité importante entre variétés de blé tendre d'hiver pour le niveau de colonisation et d'inhibition de la colonisation par la fertilisation lors de la phase précoce de la symbiose. Certains génotypes maintiennent un niveau élevé de colonisation malgré des conditions nutritionnelles favorables, suggérant des différences dans la régulation de l'interaction symbiotique entre variétés.

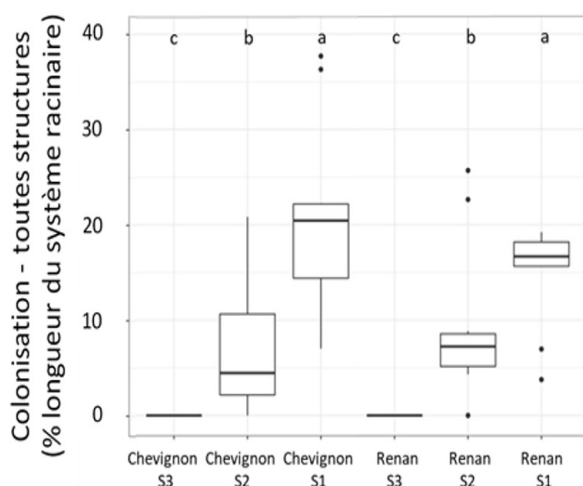


Figure 1 : Colonisation mycorhizienne des variétés Chevignon et Renan sous différents niveaux de fertilisation (S1: 2 mM N / 0,5 mM P; S2: 4 mM N / 1 mM P; S3: 10 mM de N / 2,5 mM P); n = 9 à 16 plantes / condition. Les conditions qui montrent des différences statistiquement significatives ont des lettres différentes.

► Effet de la cinétique de colonisation par le champignon mycorhizien *R. irregularis* sur la réponse de croissance mycorhizienne en conditions contrôlées

Pour mesurer la réponse de croissance du blé tendre en présence de *R. irregularis*, un système expérimental préalablement mis au point sur la poacée modèle *Brachypodium distachyon* (Maviane-Macia *et al.*, 2019) a été adapté pour le blé. Ce système implique une nutrition de la plante par une solution nutritive sous-optimale en N et P, et un compartiment uniquement accessible au CMA contenant du N et P. L'inoculation par *R. irregularis* a été réalisée sur les plantules germées avant la phase de vernalisation. Une réponse de croissance a pu être observée sur la variété Renan lors de la mise au point du système expérimental, mais pas lors des expériences suivantes (Figure 2). L'absence de réponse corrèle avec un délai observé dans la colonisation par *R. irregularis* (Figure 2), potentiellement due à des variations environnementales et/ou de qualité de l'inoculum.

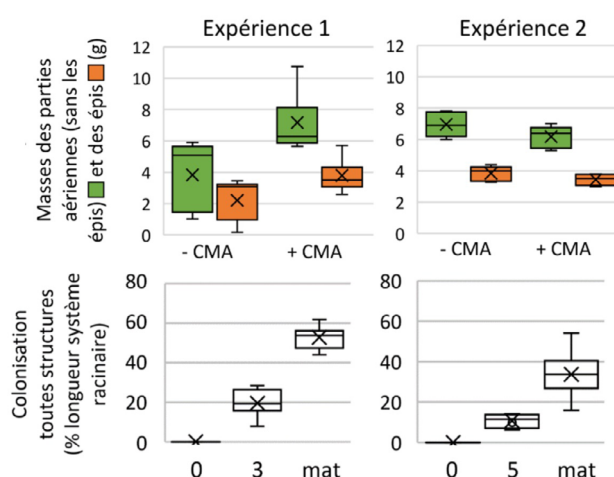
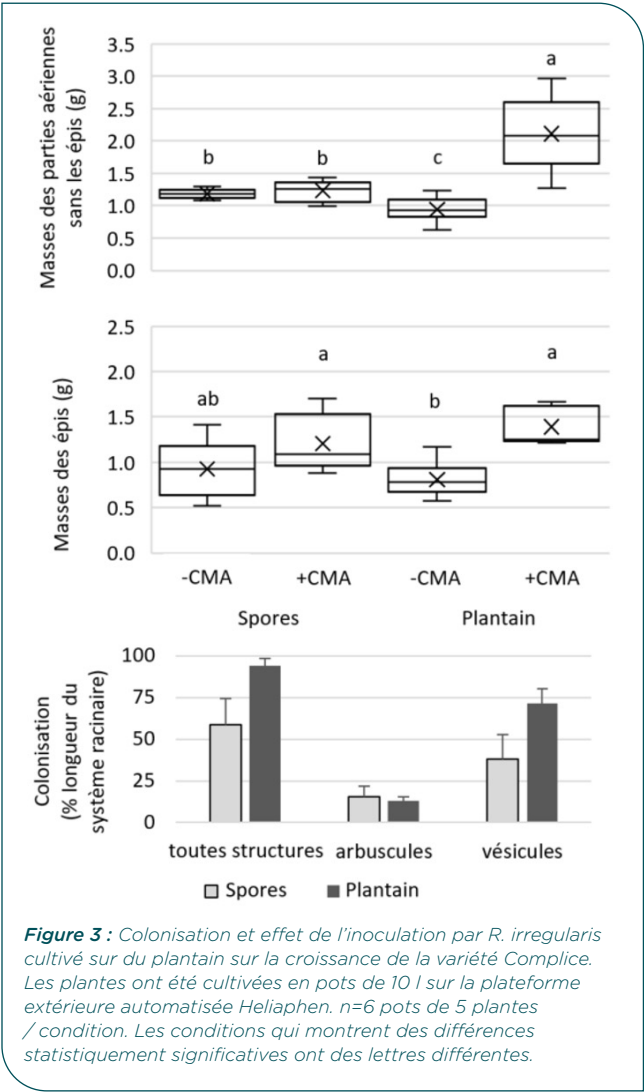


Figure 2 : Cinétique de colonisation et effet de l'inoculation par des spores de *R. irregularis* sur la croissance de la variété Renan. Les plantes ont été cultivées en pots de 3 l dans la serre automatisée TPMP et ont été arrosées avec une solution nutritive contenant 1 mM de N et 0,3 mM de P. En haut: masse des parties aériennes à maturité, en bas: colonisation mycorhizienne à 3 ou 5 semaines après inoculation, et à maturité.

Afin de pallier au problème de colonisation aléatoire/tardive du blé, un protocole alternatif a été développé. Une plante de plantain a été inoculée avec des spores de *R. irregularis* et cultivée 8 semaines en parallèle de la vernalisation des blés non inoculés. La partie aérienne du plantain a ensuite été coupée et les plantules de blé vernalisées ont été transplantées dans les pots contenant le réseau mycélien connecté aux racines de plantain. Pour comparaison, des plantules de blé ont été inoculées par des spores comme décrit précédemment. Une réponse de croissance supérieure a été observée sur les plantes inoculées par *R. irregularis* cultivé sur le plantain par rapport à celles inoculées directement par les spores de *R. irregularis* (Figure 3). Les racines des plantes transférées dans les pots ayant contenu du plantain montrent aussi un taux de colonisation supérieur à maturité. La plus grande abondance de vésicules (structures de stockage intra-racinaire des

CMA qui apparaissent dans les stades tardifs de la colonisation) témoigne par ailleurs d'une colonisation plus précoce des blés inoculés par *R. irregularis* cultivé sur le plantain (Figure 3).



Le criblage d'un sous-panel de 20 variétés montrant des réponses contrastées quant à la colonisation et l'inhibition de la colonisation par le niveau intermédiaire de fertilisation, a été réalisé plusieurs fois en utilisant les deux systèmes expérimentaux mais les résultats ont montré une forte variabilité expérimentale entre expérimentations et n'ont pas permis de conclure sur des différences entre les variétés pour la réponse de croissance à l'inoculation par *R. irregularis* dans les conditions utilisées, montrant que des améliorations du système expérimental sont nécessaires.

► Variabilité génétique du blé tendre pour la stimulation de la résistance à la septoriose en présence du champignon mycorhizien *R. irregularis*

En parallèle, afin d'étudier l'impact de la colonisation du blé par *R. irregularis* sur la résistance à la septoriose, le sous-panel de 20 variétés a été inoculé ou non par *R. irregularis*, puis inoculé par *Z. tritici*. Certaines variétés ont présenté une réduction significative de la sévérité de la maladie en condition mycorhizée (Figure 4). Deux génotypes montrent une augmentation de résistance significative: Strampeli et Geny. Un troisième génotype montre une stimulation de résistance transitoire (à 21 jours). Les variétés montrent des niveaux de colonisation par le CMA variables en fin d'expérience (8 semaines après inoculation (Figure 5) mais le phénotype de résistance ne corrèle pas avec le niveau de colonisation mycorhizienne.

► Pas d'effet de l'inoculation du blé par le champignon mycorhizien *R. irregularis* sur les performances agronomiques

Un essai multi-sites (Figure 6) a été réalisé avec un sous-panel de 10 variétés en présence ou non d'une inoculation mycorhizienne et deux niveaux de fertilisation azotée sur la campagne 2024-2025. La qualité de l'inoculum et sa désactivation par autoclavage ont été vérifiées en conditions contrôlées (Figure 7). Une variabilité importante du niveau de colonisation par les CMA a été observée entre sites indépendamment de l'inoculation, à la fois en observant les racines par microscopie et

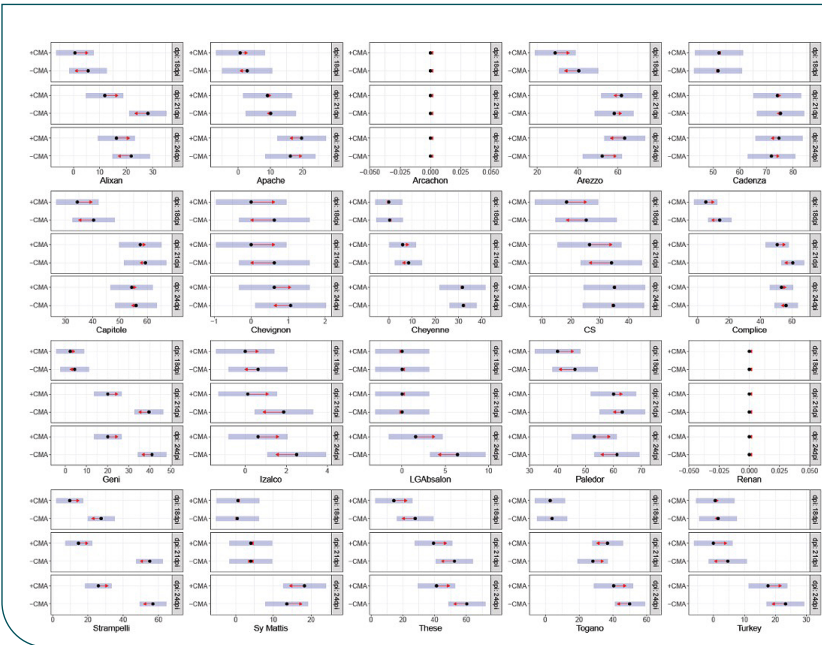


Figure 4 : Surfaces de feuilles sporulantes moyennes ajustées à 18, 21 et 24 jours après inoculation par le champignon *Z. tritici*. Le point représente la moyenne, la zone bleue l'écart type et la flèche rouge l'intervalle de confiance. Pour chaque variété, un total de 16 plantes a été cultivé avec ou sans CMA. Les blés ont été cultivés en chambre de culture et fertilisés avec une solution nutritive non inhibitrice contenant 2 mM de N et 0,3 mM de P. Cinq semaines après repiquage, les plantes ont été inoculées avec la souche de *Z. tritici* IPO09415. Ces plantes ont été maintenues sous une hygrométrie à 100% pendant trois jours et à 80% ensuite.

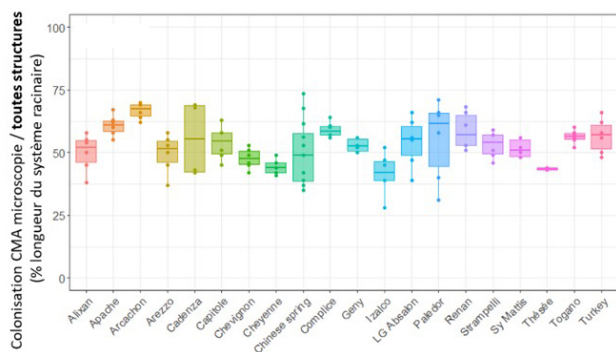


Figure 5 : Colonisation par *R. irregularis* dans des racines des blés décrits dans la Figure 4.

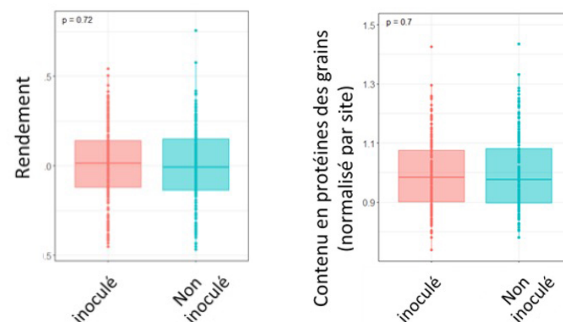


Figure 10 : Colonisation par les CMA en fonction de l'inoculation (toutes autres conditions confondues). Les données ont été normalisées sur chaque site par la moyenne des valeurs en bas azote.



Figure 6 : Localisation de l'implantation de l'essai et dates de prélèvements des racines. Du sud au nord à Auzanville-Tolosane le 28 avril, à Clermont-Ferrand le 6 mai, à Louville-la-Chenard le 12 mai, à Auchy-lez-Orchies le 13 mai et à Caffiers le 14 mai.

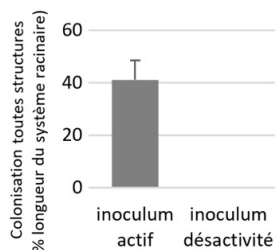


Figure 7 : Colonisation par *R. irregularis* dans des racines de blés cultivées en chambre de culture en présence de l'inoculum utilisé pour les essais au champ.

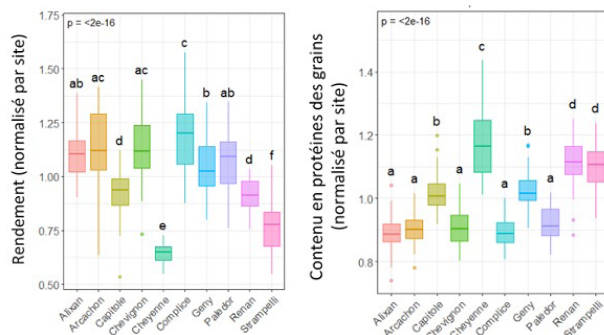


Figure 11 : Rendements et contenus en protéines des grains par variété (toutes autres conditions confondues). Les données ont été normalisées sur chaque site par la moyenne des valeurs en bas azote. Les variétés qui montrent des différences statistiquement significatives ont des lettres différentes.

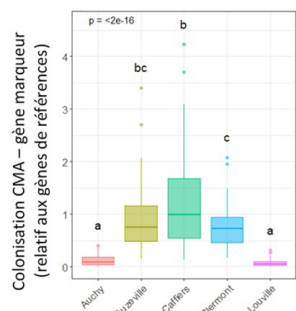
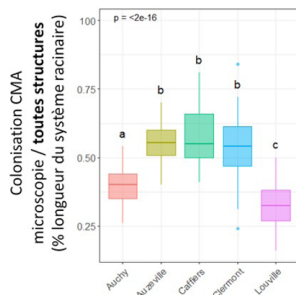


Figure 8 : Colonisation par les CMA par site (toutes autres conditions confondues). Les conditions qui montrent des différences statistiquement significatives ont des lettres différentes.

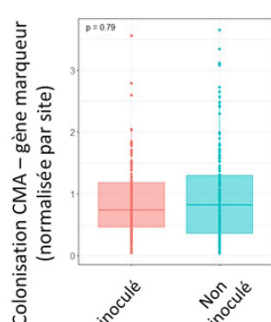
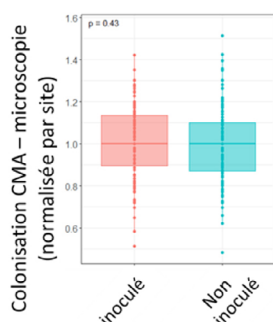


Figure 9 : Colonisation par les CMA en fonction de l'inoculation (toutes autres conditions confondues). Les données ont été normalisées sur chaque site par la moyenne des valeurs en bas azote.

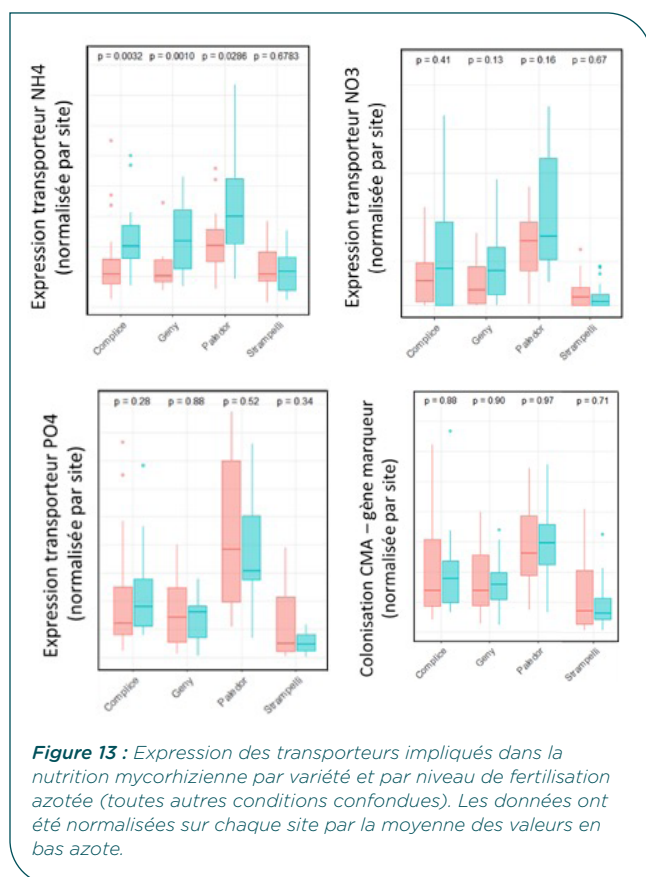
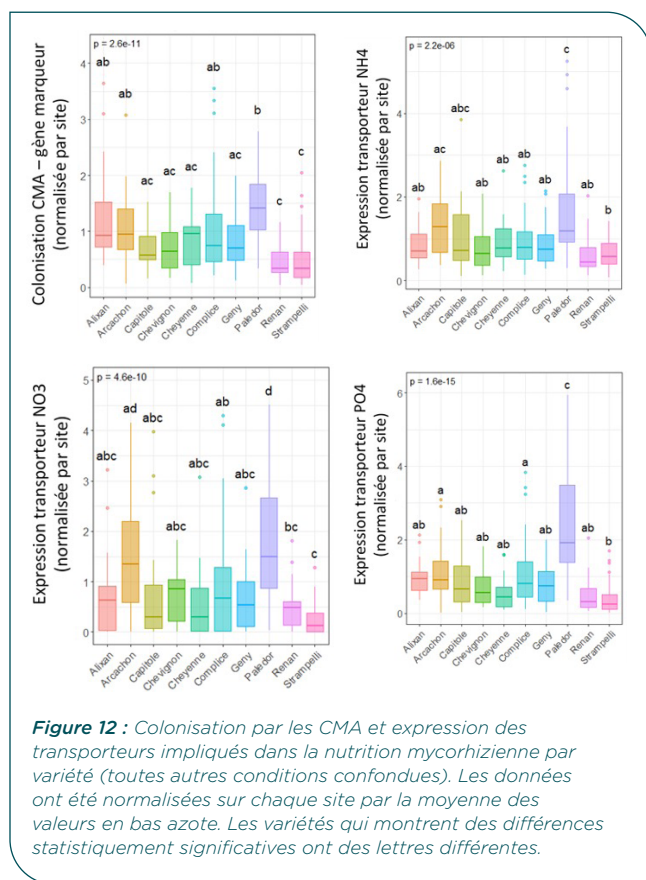
en mesurant l'expression d'un gène marqueur de la colonisation (Figure 8). Les différences de colonisation observées apparaissent plus fortes en utilisant le marqueur moléculaire spécifique de la colonisation mycorhizienne. L'analyse moléculaire en théorie est plus quantitative car elle intègre la densité des structures mycorhiziennes, et pas seulement leur présence comme mesurée par microscopie. Par ailleurs, il est possible que l'analyse en microscopie surestime la colonisation à cause de la difficulté à distinguer les arbuscules formés par les CMA et des structures ressemblantes produites par des champignons endophytiques comme les *Mucoromycotina* fine root endophytes.

Sur l'ensemble des sites, le niveau de fertilisation azotée plus élevé a entraîné une augmentation significative du rendement et de la teneur en protéines du grain de 15% et 7 % respectivement, en moyenne sur l'ensemble des variétés. En revanche, la différence de niveau de fertilisation azotée n'a pas eu d'effet sur la colonisation mycorhizienne, quel que soit le site (non montré).

Aucun effet du niveau de l'inoculation par *R. irregularis* n'a été observé sur la colonisation mycorhizienne (Figure 9) et sur les performances agronomiques (Figure 10).

Les deux variétés anciennes (Cheyenne et Strampelli) montrent des rendements faibles et des taux de protéines élevés (Figure 11). Les variétés ont aussi répondu différemment à l'azote, avec en particulier une réponse plus faible chez les variétés anciennes (non montré). Les analyses en microscopie et par analyse d'expression du

gène marqueur de la colonisation par les CMA montrent une plus forte colonisation chez Paledor, confirmée par une plus forte expression des transporteurs impliqués dans la nutrition mycorhizienne (Figure 12).



► Variabilité génétique du blé tendre pour la régulation de la nutrition mycorhizienne en réponse à la fertilisation azotée

L'effet de la fertilisation azotée sur la nutrition mycorhizienne a été étudié sur 4 variétés. Pour cela, l'expression de transporteurs spécifiquement exprimés dans la membrane periarbusculaire et impliqués dans l'acquisition des nutriments sécrétés par les CMA dans la racine (Chen *et al.*, 2018; Trinquier *et al.*, 2026) a été mesurée par RT-qPCR. La nutrition azotée médiée par la mycorhize, mais pas la nutrition phosphatée médiée par la mycorhize, est plus élevée lorsque la fertilisation azotée est plus faible, sans que le niveau de colonisation soit affecté (Figure 13). Seul le transfert d'ammonium est impacté et pas celui du nitrate. Cela peut s'expliquer par le fait que le transport d'azote dans le mycélium se fait principalement sous forme d'acides aminés, qui sont ensuite dégradés en ammonium pour être transférés aux plantes au niveau des arbuscules. D'autre part, des variations ont été observées entre les variétés. La variété ancienne Strampelli ne montre aucune réponse, ce qui corrèle avec son absence de réponse à l'azote en ce qui concerne le rendement et la teneur en protéines (non montré).

DISCUSSION

L'inoculation avec une souche de CMA de l'espèce *Rhizophagus irregularis* n'a montré aucun effet sur le niveau global de colonisation mycorhizienne du blé tendre d'hiver, ni sur ses performances agronomiques, quel que soit le niveau colonisation initial. Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées: i/ l'inoculation au semis, avant l'hiver, ne permet pas l'implantation de l'inoculum et n'accroît pas le niveau global de colonisation; ii/ La souche utilisée n'est pas adaptée au blé tendre d'hiver, iii/ dans les sites où le niveau de colonisation est élevé, l'inoculum n'est pas compétitif avec les CMA endogènes et dans les sites où le niveau de colonisation est faible, les conditions du sol limitent la colonisation, malgré l'ajout d'inoculum. Bien que l'utilisation d'un inoculum composé d'autres isolats de la même espèce ou d'un mélange d'espèces de CMA pourrait être envisagée comme alternative, ces résultats suggèrent que l'inoculation n'est pas le levier le plus prometteur pour améliorer l'efficacité de la nutrition mycorhizienne chez le blé tendre d'hiver. D'autres leviers, comme le travail du sol ou la couverture du sol, pourraient permettre d'améliorer le potentiel des CMA endogènes.

Au-delà de l'absence d'effet de l'inoculation, les résultats obtenus montrent la complexité de l'étude de la mycorhize chez le blé tendre d'hiver et mettent en évidence l'importance des interactions entre facteurs génétiques et environnementaux dans la régulation de la colonisation et de son fonctionnement.

Tout d'abord, la forte régulation de la colonisation mycorhizienne en fonction du statut nutritionnel chez le blé, comme chez d'autres espèces, confirme l'hypothèse d'une régulation contrôlée par la balance coûts-bénéfices pour la plante hôte. Lorsque les nutriments sont abondants, l'investissement nécessaire au maintien du champignon peut excéder les bénéfices nutritionnels, conduisant à une inhibition de l'interaction. La variabilité génétique du blé tendre pour cette régulation pourrait

s'expliquer par des différences dans les coûts et/ou les bénéfices de la mycorhize entre les variétés ou par des différences dans la capacité à percevoir la balance coûts - bénéfices ou à contrôler la colonisation mycorhizienne entre les variétés. Des variations du taux colonisation mycorhizienne ont aussi été observée entre variétés à des temps précoces (Tableau 1), plus tardifs (Figure 5) et au champ (Figure 12).

Au cours des essais au champ, une forte variabilité du niveau de colonisation du blé tendre d'hiver par des CMA a été mesurée entre les sites expérimentaux, et cela indépendamment du niveau de fertilisation, suggérant qu'au-delà du statut nutritionnel, d'autres paramètres affectent fortement le niveau de colonisation. L'hypothèse d'un faible réservoir en CMA endogènes est peu probable car l'ajout d'un inoculum n'a pas changé le taux de colonisation observé. Pour aller plus loin, il faudrait tester en conditions contrôlées le potentiel mycorhizogène des différents sols et déterminer si des paramètres du sol affectent la colonisation mycorhizienne du blé.

L'étude de la réponse de croissance mycorhizienne du blé tendre d'hiver en conditions contrôlées par des approches d'inoculation de plantes cultivées en pots s'est révélée complexe et peu reproductible en fonction des expériences. L'utilisation de volumes restreints de substrats inertes et d'une nutrition minérale limite l'intérêt de la mycorhize pour récupérer des nutriments au-delà du volume de sol/substrat exploré par le système racinaire. L'utilisation d'un système double compartiment pour créer une zone non accessible aux racines et d'un hôte intermédiaire (le plantain) pour tamponner des variabilités de qualité de l'inoculum montre un potentiel pour ces études, mais d'autres optimisations sont nécessaires pour obtenir un système expérimental robuste. Cela inclut l'utilisation d'autres substrats ou du sol stérilisé et réinoculé

avec des microorganismes autres que les CMA, une fertilisation minérale insoluble ou organique, des phases de stress abiotique comme du stress hydrique... Alternativement, le développement de lignées de blé incapables de mycorhizer, comme développées pour le maïs (Ramírez-Flores *et al.*, 2020), et l'introgession des allèles conduisant à ce phénotype représentent une opportunité pour mesurer la réponse mycorhizienne au champ.

Les résultats concernant la stimulation de résistance aux pathogènes par la mycorhize sont particulièrement prometteurs. La stimulation de la résistance à la septoriose, indépendamment du niveau de colonisation, suggère l'existence de mécanismes moléculaires spécifiques impliquant la modulation des voies de défense de la plante. Cette stimulation de résistance a été observée chez trois variétés, dont Alixan, et concorde avec des travaux publiés récemment (Allario *et al.*, 2025) dans lesquels la stimulation de résistance à la septoriose chez Alixan a été montrée en utilisant une autre espèce de champignon mycorhizien, *Funneliformis mosseae*, et une autre souche de *Z. tritici*.

En conclusion, la variabilité génétique du blé tendre pour la régulation de la colonisation mycorhizienne, la régulation des échanges nutritifs et la stimulation de la résistance à la septoriose suggère l'existence de déterminants génétiques contrôlant l'interaction avec les CMA et représente une opportunité pour la sélection de variétés adaptées aux systèmes agricoles à faibles intrants. Les variétés Paledor et Strampelli, des variétés moderne et ancienne respectivement, apparaissent particulièrement intéressantes pour continuer ces études car elles montrent des réponses contrastées sur l'ensemble de ces traits. L'étude d'une descendance issue d'un croisement entre ces variétés permettrait de déterminer l'architecture génétique qui contrôle chacun de ces traits.

Références bibliographiques

- Cameron D, Neal A, van Wees S, Ton J.** (2013) Mycorrhiza-induced resistance: more than the sum of its parts? *Trends Plant. Sci.* 18: 539-545.
- Chen A, Gu M, Wang S, Chen J, Xu G.** (2018). Transport properties and regulatory roles of nitrogen in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Semin. Cell. Dev. Biol.* 74: 80-88.
- Allario T, Krzyzaniak Y. et al.** (2025). Defense responses related to mycorrhizal-induced resistance in wheat against *Zymoseptoria tritici*. *Biological Control* 203: 105729.
- Fiorilli V, Vannini C. et al.** (2018). Omics approaches revealed how arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances yield and resistance to leaf pathogen in wheat. *Sci. Rep.* 8: 9625.
- Giovannett, M, Mosse, B.** (1980). An Evaluation of Techniques for Measuring Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Infection in Roots. *New Phytol.* 84: 489-500.
- Hetrick BAD, Wilson GWT.** (1992). Mycorrhizal dependence of modern wheat cultivars and ancestors: A synthesis. *Can. J. Bot.* 70: 2032-2040.
- Lehnert H, Serfling A, Friedt W, Ordon F.** (2018). Genome-Wide Association Studies Reveal Genomic Regions Associated With the Response of Wheat. *Front. Plant. Sci.* 9: 1728.
- Maviane-Macia F, Ribeyre C, et al.** (2019). Experimental system and image analysis software for high throughput phenotyping of mycorrhizal growth response in *Brachypodium distachyon*. *BioRxiv*, doi.org/10.1101/779330.
- McGonigle TP, Miller MH, et al.** (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 115 : 495-501.
- Mustafa G, Randoux B, et al.** (2016). Phosphorus supply, arbuscular mycorrhizal fungal species, and plant genotype impact on the protective efficacy of mycorrhizal inoculation against wheat powdery mildew. *Mycorrhiza* 26: 685-697.
- Nouri E, Breuillin-Sessoms F, Feller U, Reinhardt D.** (2014). Phosphorus and nitrogen regulate arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Petunia hybrida*. *PLoS One* 9: e90841.
- Pellegrino E, Opik M, Bonari E, Ercoli L.** (2015). Responses of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi: A meta-analysis of field studies from 1975 to 2013. *Soil. Biol. Biochem.* 84: 210-217.
- Ramírez-Flores MR, Perez-Limon S, et al.** (2020) The genetic architecture of host response reveals the importance of arbuscular mycorrhizae to maize cultivation. *Elife* 9: e61701.
- Smith S, Read D.** (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd Edition. Academic Press (Etats-unis), 787p.
- Trinquier M, Lecloux E, et al.** (2026). Interactive effects of soil phosphorus and nitrogen availability on mycorrhiza-mediated nutrition in wheat. *Plant Soil*: in press.
- Verzeaux J, Roger D, et al.** (2016). In Winter Wheat, No-Till Increases Mycorrhizal Colonization thus Reducing the Need for Nitrogen Fertilization. *Agronomy* 6.
- Xavier LJC, Germida JJ.** (1998). Response of spring wheat cultivars to *Glomus clarum* NT4 in a P-deficient soil containing arbuscular mycorrhizal fungi. *Can. J. Soil. Sci.* 78: 481-484.
- Zhang S, Lehmann A, Zheng W, You Z, Rillig MC.** (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain yields: a meta-analysis. *New. Phytol.* 222: 543-555.