



UNIVERSIDAD DE MURCIA

ESCUELA INTERNACIONAL DE DOCTORADO

**L'étude des effets combinés des phytohormones et du sel sur des plantes
de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) inoculées ou non par
des mycorhizes à arbuscules (AMF)**

**Estudio de los efectos combinados de fitohormonas y sal en plantas
de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) inoculadas con micorrizas arbusculares (AMF)**

Dña. Mouna KHALLOUFI

2017

Summary

The agriculture industry is frequently affected by various abiotic stresses limiting plant productivity. Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) is one of the most important food crops worldwide, frequently cultivated in regions with adverse conditions like saline soils (i.e. Mediterranean basin). To decrease the negative effect of salinity and improve growth performance, some strategies have been used, such as exogenous application of plant growth regulators (i.e. gibberellic acid, GA₃), or arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) inoculation.

This PhD thesis aims to provide new knowledge about the cross-talk effect of exogenous GA₃ application and AMF inoculation on growth of tomato plants. This thesis was conducted to investigate the effect of the interaction between foliar GA₃ application and AMF inoculation on the growth of salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants, and was focused on the study of the modification of the hormonal balance as a key factor for the regulation of the interaction between GA₃ and AMF. Also, it has been studied the role of ethylene in the interaction between foliar GA₃ application and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation in salinized tomato plants. In this thesis, it was also tried to advance the current understanding on the interactions between foliar GA₃ application and AMF inoculation on growth, photosynthetic parameters, and hormonal balance under high level of salinity.

Three genotypes of tomato (*Solanum esculentum* Mill cv. Micro-Tom, MT) and the tomato mutants *Never-ripe* (*Nr*) with low ethylene sensitivity and *Epinastic* (*Epi*) ethylene overproducer, plus two variety of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L. cv. Rio Grande) and (*Solanum lycopersicum* L. cv. TT-115) were used for all the experiments developed in this thesis. From the results obtained using the tomato hybrid cultivar TT-115, it was observed that the growth improvement observed in AMF-inoculated tomato plants under salinity conditions was mainly associated to ionic factors while the alleviating effect of GA₃ application and its interaction with AMF appear to be due to changes in the hormonal balance. This suggests that there is an interactive positive effect between GAs and AMF which alleviates growth impairment under salinity conditions by modifying the hormonal balance of the plant. It was also examined the effect of the interaction between foliar GA₃ application and AMF inoculation on growth, photosynthetic parameters, and hormonal balance under high salinity level, and how these changes may affect the plant adaptation to salinity.

Finally, it was studied the role of ethylene in the interaction between foliar GA₃ application and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation in salinized tomato plants. Foliar

spraying with GA₃ improved the biomass production of the three genotypes (MT, *Nr*, and *Epi*) evaluated, while AMF colonization increased the growth of ethylene overproducer mutant (*Epi*) under salinity conditions. Foliar GA₃ application was found to increase the endogenous concentration of gibberellins in the three genotypes, decreased the cytokinin *trans*-zeatin as well total cytokinins in the three genotypes evaluated except for ethylene-sensitive *Epi* in AMF-plants. While the AMF inoculation provoked an increase gibberellin only in MT and ethylene-sensitive *Epi* plants. This suggests that there is an important role of ethylene in the growth impairment under salinity conditions.

Resumen

La industria agrícola se ve frecuentemente afectada por diversos estreses abióticos que limitan la productividad de las plantas. El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es uno de los cultivos alimentarios más importantes del mundo, frecuentemente cultivado en regiones con condiciones adversas como suelos salinos (por ejemplo, la cuenca mediterránea). Para disminuir el efecto negativo de la salinidad y mejorar el rendimiento del crecimiento, se han utilizado algunas estrategias, tales como la aplicación exógena de reguladores del crecimiento de las plantas (como el ácido giberélico, GA₃) o inoculación de hongos micorrízicos arbusculares (AMF). Esta tesis doctoral tiene como objetivo proporcionar nuevos conocimientos sobre la interacción de la aplicación exógena de GA₃ y la inoculación de AMF en el crecimiento de plantas de tomate bajo condiciones de salinidad (*Solanum lycopersicum* L.). Se ha enfocado en el estudio de la modificación del equilibrio hormonal como factor clave para la regulación de la interacción entre GA₃ y AMF. También se ha estudiado el papel del etileno en la interacción entre la aplicación foliar de GA₃ y la inoculación de hongos micorrízicos arbusculares en plantas de tomate salinizadas. Se ha tratado también de avanzar en la comprensión de la interacción entre la aplicación foliar de GA₃ y la inoculación de AMF sobre el crecimiento, los parámetros fotosintéticos y el equilibrio hormonal bajo alto nivel de salinidad.

Tres genotipos de tomate (*Solanum esculentum* Mill cv. Micro-Tom, MT) y los mutantes de tomate *never ripe* (*Nr*) con baja sensibilidad al etileno y el sobreproductor de etileno *epinastic* (*Epi*), más dos variedades de tomate (*Solanum lycopersicum* L. cv Rio Grande) y (*Solanum lycopersicum* L. cv. TT-115) para todos los experimentos desarrollados en esta tesis.

A partir de los resultados obtenidos con el cultivo híbrido de tomate TT-115, se determinó que la mejora del crecimiento en plantas de tomate inoculadas con AMF en condiciones de salinidad estaba asociada principalmente a factores iónicos mientras que el efecto mitigador de la aplicación de GA₃ y su interacción con AMF parecen debido a cambios en el equilibrio hormonal. Esto sugiere que existe un efecto positivo interactivo entre GAs y AMF que alivia el deterioro del crecimiento bajo condiciones de salinidad modificando el equilibrio hormonal de la planta. También se ha estudiado el efecto de la interacción entre la aplicación foliar de GA₃ y la inoculación de AMF en el crecimiento, los parámetros

fotosintéticos y el equilibrio hormonal a alto nivel de salinidad, y cómo estos cambios pueden afectar la adaptación a la salinidad.

Finalmente, se ha abordado el papel del etileno en la interacción entre la aplicación foliar de GA₃ y la inoculación de hongos micorrízicos arbusculares en plantas de tomate salinizadas. Se ha comprobado que la fumigación con GA₃ mejora la producción de biomasa de los tres genotipos (MT, *Nr* y *Epi*), mientras que la colonización de AMF aumentó el crecimiento del mutante sobreproductor de etileno (*Epi*) en condiciones de salinidad. Se encontró que la aplicación foliar de GA₃ aumentaba la concentración endógena de giberelinas en los tres genotipos, disminuyó la citoquinina bioactiva *trans*-zeatina y las citoquininas totales en los tres genotipos evaluados excepto para las plantas sensibles a etileno *Epi* micorrizadas. La inoculación con AMF provocó un aumento de la giberelina sólo en MT y mutantes sensibles a etileno *Epi*. Esto sugiere que hay un papel importante del etileno en el deterioro del crecimiento bajo condiciones de salinidad.

Résumé

L'industrie agricole est fréquemment affectée par différentes contraintes abiotiques limitant la productivité des plantes. La tomate (*Solanum lycopersicum* L.) est l'une des plus importantes cultures vivrières dans le monde entier, souvent cultivées dans les régions où les conditions sont défavorables comme les sols salins (à savoir le bassin méditerranéen). Pour diminuer l'effet négatif de la salinité et améliorer la performance de la croissance, certaines stratégies ont été utilisées, telles que l'application exogène de régulateurs de croissance des plantes (par exemple : l'acide gibbérellique, AG₃) ou l'inoculation par des mycorhizes à arbuscules (AMF). Cette thèse de doctorat vise à fournir des nouvelles connaissances sur l'effet interactif de l'application exogène de l'AG₃ et l'inoculation avec l'AMF sur la croissance des plantes de tomate. Cette thèse a été menée pour étudier l'effet de l'interaction entre l'application foliaire d'AG₃ et l'inoculation avec l'AMF sur la croissance de la tomate cultivée (*Solanum lycopersicum* L.) en présence de NaCl. Nous nous sommes concentrés sur l'étude de la modification de l'équilibre hormonal comme facteur clé pour la régulation de l'interaction entre l'AG₃ et l'AMF. De plus, nous avons étudié le rôle de l'éthylène dans l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation avec des champignons mycorhiziens à arbuscules chez des plantes de tomate traitées par le sel. Dans cette thèse, nous avons également essayé de faire avancer la compréhension actuelle sur l'effet de l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation avec l'AMF sur la croissance, les paramètres photosynthétiques et l'équilibre hormonal à une concentration élevée du sel.

Trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill): Micro-Tom, (MT), *Never ripe* (*Nr*) avec une faible sensibilité à l'éthylène et Epinastic surproducteur d'éthylène (*Epi*), plus deux variétés de tomate (*Solanum lycopersicum* L. cv Rio Grande) et (*Solanum lycopersicum* L. cv. TT-115) ont été utilisés dans toutes les expériences faites dans cette thèse. A partir des résultats obtenus en utilisant le cultivar hybride de tomate cv TT-115, il a été démontré que l'amélioration de la croissance observée chez les plantes de tomate inoculées par l'AMF en conditions de salinité était principalement associée à des facteurs ioniques alors que l'effet allégeant de l'application d'AG₃ et son interaction avec l'AMF semblent être due à des changements dans l'équilibre hormonal. Cela suggère qu'il existe un effet positif interactif entre l'AG et l'AMF qui a atténué l'altération de la croissance en conditions de salinité en modifiant l'équilibre hormonal de la plante. Nous avons également examiné l'effet de l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation avec l'AMF sur la croissance,

les paramètres photosynthétiques et l'équilibre hormonal à niveau élevé du sel, et comment ces changements peuvent affecter la tolérance de la plante de tomate (*Solanum lycopersicum* L. cv Rio Grande) au sel.

Enfin, nous avons étudié le rôle de l'éthylène dans l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation avec des champignons mycorhiziens à arbuscules chez des plantes de tomate cultivées en présence du sel. Nous avons montré que la pulvérisation avec l'AG₃ a amélioré la production de la biomasse fraîche chez les trois génotypes (MT, *Nr* et *Epi*), tandis que la colonisation avec l'AMF a augmenté cette biomasse chez le mutant ET-surproductif (*Epi*) en conditions de salinité. On a constaté aussi que l'application foliaire de l'AG₃ a augmenté les teneurs endogènes en gibbérellines chez les trois génotypes, a diminué les teneurs en cytokinines chez les trois génotypes étudiés à l'exception des AM-plantes ET-sensible *Epi*. Alors que l'inoculation avec l'AMF a provoqué une augmentation de gibbérellines uniquement chez les plantes ET-surproductif (*Epi*) et les plantes MT. Cela suggère qu'il y a un rôle important de l'éthylène dans amélioration de la croissance en conditions de salinité.

*L'idéal de la vie n'est pas l'espoir de devenir parfait, c'est la volonté
d'être toujours meilleur. Ralph Waldo Emerson*

Dédicaces

En expression de ma gratitude et reconnaissance, je dédie ce modeste travail à :

A mes adorables parents : Mabrouk et Dhabia

Pour leur amour, leur présence continue pour faire mon bonheur et leurs sacrifices illimités consentis à mon égard pour que je grandisse et je prospère. Merci de trimer sans relâche, malgré les péripéties de la vie, de la santé ou bien-être de vos enfants. Enfin ! Merci tout simplement d'être ...mes parents. J'espère que ce travail soit pour vous un témoignage de mon amour éternel. Je prie dieu tout puissant de vous procurer santé, bonheur et longue vie.

A mes sœurs et à mon frère

En témoignage de l'affection qui nous unit. Merci pour votre affection et votre

Encouragement infini.

A mes chers oncles, tantes, cousins et cousines

Pour les quels j'exprime ma gratitude et mon dévouement pour leurs compréhension, encouragement et gentillesse. Merci d'être toujours à mes côtés, par votre présence et par votre amour pour donner du gout et du sens à notre vie de famille.

A tous mes amis intimes

Je vous remercie pour tout le soutien et le réconfort que vous m'avez apporté.

Que dieu vous apporte le bonheur et la réussite.

A tous ceux que ma réussite leur tient au cœur.

Remerciements

Cette thèse doit beaucoup aux nombreuses personnes qui m'ont encouragé, soutenu et conforté au long de toutes ces années. Qu'elles trouvent dans ce travail l'expression de mes plus sincères remerciements.

Mon travail de thèse de Doctorat en Sciences Biologiques est réalisé dans le cadre d'une cotutelle internationale entre la Faculté des Sciences de Tunis et l'Université de Murcia sous la direction scientifique conjointe des professeurs **Najoua KARRAY-BOURAOUI** et **Francisco PEREZ-ALFOCEA**.

Je remercie du fond du cœur ma directrice de thèse tunisienne Mme **Najoua KARRAY-BOURAOUI**, Professeur à la Faculté des Sciences de Tunis, pour la confiance qu'elle m'a donné. Elle a toujours montré de l'intérêt pour mes travaux et répondu à mes sollicitations lorsque le besoin s'en faisait sentir surtout lors de la dernière ligne droite de mon long chemin de thèse. J'espère que ce mémoire sera un remerciement suffisant au soutien et à la confiance sans cesse renouvelée dont elle a fait preuve en mon égard.

Je souhaite, remercier, aussi vivement mon directeur de thèse espagnol Mr **Francisco PEREZ-ALFOCEA**, directeur de laboratoire "Alfocea lab" au département de nutrition des plantes, CSIC (Spanish National Research Council), CEBAS (Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura), à l'Université de Murcia, pour m'avoir accueilli au sein de son équipe. Je suis également reconnaissante pour le temps conséquent qu'il m'a accordé, ses qualités pédagogiques et scientifiques, sa franchise et sa vision critique. J'ai beaucoup appris à ses côtés et je lui adresse ma gratitude pour tout cela. J'espère que ce mémoire sera un témoignage de ma profonde reconnaissance.

Je suis très redevable à mon co-encadrant de thèse Dr **Alfonso Moreno ALBACETE**, Maître de Conférences à l'Université de Murcia, département de nutrition des plantes, CSIC (Spanish National Research Council), CEBAS (Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura), Espagne. Je voudrais lui remercier pour tout ce qu'il a fait pour moi, pour tous les conseils avisés et pour son écoute qui ont été prépondérants pour la bonne réussite de cette thèse. J'ai beaucoup appris à ses côtés et je n'oublierai jamais tout ce qu'il m'a appris. Muchísimas gracias.

Je remercie du fond du cœur le directeur de laboratoire tunisien Mr **Mokhtar LACHAAL**, Professeur à la Faculté des Sciences de Tunis, et mon cher maître pour l'opportunité qu'il m'a offert en m'ouvrant les portes de son laboratoire et pour la confiance qu'il m'a donné depuis que j'étais jeune étudiante en mastère.

Je suis très sensible à l'honneur que m'a fait Monsieur **Madame Zeineb OUERGHI**, Professeur à la faculté des sciences de Tunis en acceptant de présider mon jury. Je lui exprime toute ma reconnaissance pour l'intérêt porté à mon travail.

Je suis très sensible à l'honneur que m'a fait Mr **Chedly ABDELLY**, Professeur à la Faculté des Sciences de Tunis et Directeur Général du Centre de Biotechnologie de Borj Cedria, en acceptant d'évaluer mon travail de thèse en tant que rapporteur. Je tiens à lui exprimer mon respect et ma reconnaissance.

Je suis très sensible aussi à l'honneur que m'a fait Mr **Michel EDMOND GHANEM**, Professeur à l'ICARDA (Consultative Group on International Agricultural Research, Montpellier, International Center for Agricultural Research in the Dry Areas) en acceptant la tâche d'évaluer mon travail de thèse. Je suis très reconnaissante pour l'intérêt qu'il a porté à mon travail.

Je suis redevable à l'honneur que m'a fait **Mr Laurent URBAN**, Professeur à l'Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse, en acceptant d'assister à mon jury de thèse en tant qu'examinateur. Qu'il trouve ici l'expression de mon profond respect.

Je tiens aussi à exprimer ma sympathie à tous les membres de laboratoire "Alfocea Lab" département de nutrition des plantes, CSIC (Spanish National Research Council), CEBAS (Centro de Edafología y Biología Aplicada del Segura), Espagne, spécialement **Cristina, Ascene, Maria**, pour leur accueil et leur gentillesse.

Je remercie du fond du cœur tous mes amis de l'unité de Physiologie et Biochimie de la Tolérance des Plantes aux Contraintes Abiotiques de la Faculté des Sciences de Tunis. Je vous remercie pour tout ce que vous avez pour moi lors de ce long chemin de la thèse. Je n'oublierai jamais les bons moments qu'on a passés ensemble. Merci aussi de m'avoir toujours remonté le moral.

Je remercie très sincèrement mes amies intimes : **Mansoura, Ibtissem, Anissa, Hajer**.

Enfin, j'espère du fond du cœur que tout ce petit monde, mon monde à moi, trouve ici un mot de reconnaissance, et que chacun se reconnaisse en ce qui le concerne. J'espère aussi que l'effort déployé dans le présent travail réponde aux attentes des unes et des autres.

La mémoire humaine étant courte, je tiens à remercier sincèrement toutes les personnes qui ont de près ou de loin contribué à l'avancement de ce travail, à tous ceux que j'ai oublié, je dis merci.

Sommaire

Introduction Générale	1
I. Les phytohormones et la salinité	4
I.1. Les gibbérellines.....	5
I. 1.a. Définition et biosynthèse.....	5
I.1.b. Les gibbérellines et la salinité.....	8
I.1.c. Interaction des gibbérellines avec d'autres hormones.....	10
❖ Interaction GA-IAA.....	10
❖ Interaction GA-ABA.....	11
❖ Interaction GA-éthylène.....	11
❖ Interaction GA-JA.....	12
I.2. Les cytokinines et la salinité.....	12
❖ Interaction de cytokinines- autres hormones.....	13
I.2. L'auxine et la salinité.....	13
I.3. L'ABA et la salinité.....	14
I.3.a. Définition.....	15
I.3.b. Rôle d'ABA sous stress salin.....	15
I.4. Ethylène et salinité.....	16
I.4.a. Définition et biosynthèse.....	17
I.4.b. L'éthylène et la salinité.....	19
I.4.c. Ethylène-autre hormones.....	21
I.6. L'acide jasmonique et la salinité.....	22
I.6.a. Définition.....	22
I.6.b. Interaction JA-autres hormones.....	23
I.7. L'acide salicylique et la salinité.....	23
❖ Interactions acide salicylique-autres hormones.....	23
II. Les mycorhizes et la salinité	23
II.1. Définition et rôle.....	23
II.2. Protection contre les stress abiotiques.....	25
II.2.a. AM-croissance des plantes.....	25
II.2.b. AMF-homéostasie ioniques.....	25
❖ Le phosphore.....	25
❖ Le potassium.....	25
❖ Le sodium.....	26
❖ Rapport K^+/Na^+	26
❖ Le calcium.....	27
❖ Le magnésium.....	28
II.3. Concentration de chlorophylle.....	28
II.4.c. Photosynthèse.....	29
III. Relation phytohormones-mycorhize	29
III.a. Les mycorhizes modifient l'homéostasie des phytohormones sous stress salin.....	31
❖ <i>ABA</i>	31
❖ <i>Cytokinines</i>	32
❖ <i>Auxine</i>	32
❖ <i>Gibbérellines</i>	33

❖	<i>L'éthylène</i>	33
❖	<i>Le Jasmonate</i>	33
❖	<i>L'acidesalicylique</i>	33
CHAPITRE II : MATERIEL ET METHODES		34
1. Les objets d'étude :		
	I.1. L'inoculum mycorrhizien.....	34
	I.2. Colonisation mycorrhizienne du système racinaire.....	34
II.	La plante hôte.....	34
	II.1. Variétés Rio Grande et TT-115.....	35
	II.2. Variétés Micro Tom, deux mutants: <i>Never ripe</i> et <i>Epinastic</i>	36
	II.2.a Micro Tom (MT)	37
	II.2.b. <i>Never ripe</i> (<i>Nr</i>).....	37
	Caractères génétiques.....	37
	II.2.c <i>Epinastic</i> (<i>Epi</i>).....	37
	Caractères génétiques.....	39
III.	Méthodes utilisés	39
	III.1. Conduite et condition des cultures	39
	III.2. Composition du milieu de culture.....	41
III.	Mesure des paramètres physiologiques.....	42
	III.1. Récolte des plantes et mesures de la croissance.....	43
	III.2. Estimation des paramètres ioniques.....	43
	III.3. Mesure de l'activité photosynthétique.....	43
	III.4. Mesures de la fluorescence chlorophyllienne.....	44
	III.5. Extraction et dosage des phytohormones.....	45
IV.	Analyses statistique.....	46
Chapitre III: L'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par des mycorhizes à arbuscules améliore la croissance des plantes de tomate traitées par le sel (<i>Solanum lycopersicum</i> L.) en modifiant la balance hormonale.		
	Résumé (anglais).....	49
	Résumé (espagnol).....	50
	Résumé (français).....	51
1.	Introduction.....	52
2.	Rappel du protocole expérimental.....	52
3.	Résultats	53
3.1.	La colonisation mycorrhizienne.....	53
3.2.	Croissance pondérale.....	53
3.3.	Les caractéristiques ioniques.....	53
3.4.	Profil hormonal.....	57
	Les gibbérellines.....	57
	Les Cytokinines.....	57
	L'acide indolacétique.....	57
	L'acide abscisique.....	58
	L'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique.....	60
	L'acide Jasmonique.....	61
	L'acide Salicylique.....	61
3.5.	Analyse de corrélation.....	61
3.	Discussion	63

4. Conclusions.....	69
Chapitre IV “ L’interaction entre l’application foliaire et l’inoculation par des mycorhizes à arbuscules de tomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L. cv Rio Grande) pourrait-elle améliorer la croissance, la photosynthèse et l’homéostasie hormonale à la forte salinité ?”	
Résumé (anglais).....	71
Résumé (espagnol).....	72
Résumé (français).....	73
1.Introduction.....	74
2.Rappel du protocole expérimental.....	76
3.Résultats.....	76
3.1. La colonisation mycorhizienne.....	77
3.2. Croissance pondérale.....	79
3.3. Paramètres morphologiques.....	80
3.4. La fluorescence chlorophyllienne.....	80
3.5. Les paramètres photosynthétiques.....	80
3.6. Caractéristiques ioniques.....	82
3.7. Le profilage hormonal.....	83
<i>Les gibbérellines</i>	83
<i>Les cytokinines</i>	83
<i>L’acide indolacétique</i>	88
<i>L’acide abscisique</i>	88
<i>L’acide jasmonique</i>	88
<i>L’acide salicylique</i>	88
3.8. Analyse des corrélations.....	88
4. Discussion.....	93
5. Conclusion.....	100
Chapitre V “ Rôle de l’éthylène dans l’interaction entre l’application foliaire d’AG₃ et l’inoculation par des mycorhizes à arbuscules chez des plantes de tomates salinisées.”	
Résumé (anglais).....	105
Résumé (espagnol).....	106
Résumé (français).....	107
1.Introduction.....	111
2.Rappel du protocole expérimental.....	112
3.Principaux résultats.....	112
3.1. La colonisation mycorhizienne.....	112
3.2. Paramètres de croissance de la plante.....	113
3.3. Teneurs ioniques.....	115
3.4. Profil hormonal.....	118
<i>Gibberelins</i>	118
<i>Cytokinines</i>	118
<i>Acide indole 3-acétique</i>	120
<i>Acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique</i>	120
<i>Acide abscisique</i>	123
<i>Acide jasmonique</i>	123
<i>Acide salicylique</i>	123
3.5. Analyse en composantes principales.....	123
5. Discussion.....	125
6. Conclusion.....	132

VI Conclusions générales & perspectives (anglais).....	161
VI Conclusions générales & perspectives (espagnol).....	161
VI Conclusions générales & perspectives (français).....	161
VII Références Bibliographiques	187

Liste des abréviations

AMF	Mycorhizes à Arbuscules Fongiques
AG ₃	Acide Gibbérellique GA ₃
AG ₁	Acide Gibbérellique GA ₁
AG ₄	Acide Gibbérellique GA ₄
GAs	les Gibbérellines GAs
tZ	trans-Zeatine riboside
iP	isopentényladénine
CKs	Cytokinines
AIA	Acide Indole 3-Acétique
ACC	Acide 1-aminocyclopropane-1-carboxlique
ACO	ACC oxydase
ACS	ACC synthase
ABA	Acide abscissique
AJ	Acide Jasmonique
AS	Acide salicylique
GGPP	Géranylgéranyl diphosphate
CPS	Copalyl diphosphate Synthase
CDP	Copalyl diphosphate,
KS	Kauréne Synthase,
KO	Kauréne Oxydase,
KAO	Acide ENT- Kaurénoïque Oxydase,
R.E	Réticulum Endoplasmique
SAM	S-Adénosyl-méthionine
NTHK1	Nicotiana tabacum histidine kinase-1
ETR1	Ethylene Receptor 1
eto2-1	mutant surproducteur de l'éthylène
gai eto2-1	insensible aux gibbérellines, double mutant éthylène sur-productif

Liste des figures

- Figure 1.** Localisation subcellulaire des enzymes et intermédiaires de la voie de biosynthèse des GAs. GGPP = géranylgeranyl diphosphate, CPS = copalyl diphosphate synthase, CDP = copalyl diphosphate, KS = Kauréne synthase, KO = kauréne oxydase, KAO = acide ENT- Kaurénoïque oxydase, R.E. = réticulum endoplasmique (Helliwell et al., 2001).....6
- Figure 2.** Les étapes de la biosynthèse des gibbérellines (Yamaguchi et al., 2008).....7
- Figure 3.** L’auxine régule positivement la biosynthèse des GAs : L’auxine (AIA) en provenance des bourgeons apicaux stimule la production des GAs bioactives au niveau d’entre-nœud de la tige chez le pois. Cette régulation positive s’effectue principalement via l’augmentation de l’expression du gène PsGA3ox1 et par l’inhibition de l’expression de PsGA2ox1 (Yamaguchi et al., 2008).....10
- Figure 4.** Chaîne de biosynthèse de l’éthylène (Wang et al., 2002).....18
- Figure 5.** Localisation subcellulaire des gènes de réponse à l’éthylène (<http://www.cours-en-ligne.tk/>).....19
- Figure 6.** Schéma des différentes étapes de colonisation des champignons AM (adapté d’après Bonfonte et Genre, 2010).....24
- Figure 7.** Régulation des phytohormones de la formation et du fonctionnement des mycorhizes arbusculaires (AM). Le schéma résume le rôle des hormones végétales à différents stades de développement des mycorhizes (présymbiose, ramification hyphe fongique et formation d'appressorium, colonisation symbiotique du cortex racinaire, formation et fonctionnement des arbuscules). Les effets positifs et négatifs sont illustrés par des flèches et des barres à extrémités franches, respectivement, et des lignes pointillées indiquant des interactions suggérées pour jouer un rôle dans la régulation d’AM. Des fonctions multiples peuvent être envisagées pour un groupe hormonal particulier et, à l’inverse, plusieurs hormones interviennent pour affiner des fonctions particulières. ABA : acide abscissique ; Aux: auxins; BR: brassinostéroïdes; CK: cytokinines; ET: éthylène; GA: gibberellines; JA: jasmonates; SA: acide salicylique; SL, strigolactones. (Poza et al., 2015) New Phytologist (2015) 205 : 1431-1436.....30

Chapitre II

- Figure 1.** Photo de *Solanum lycopersicum*. L cv. Rio Grande (stade fruits mûrs).....36

Figure 2. Photo de <i>Solanum lycopersicum</i> . L cv. TT-115 (stade végétatif).....	36
Figure 3. Photo de <i>Lycopersicum esculentum</i> Mill. MT (stade floraison, stade fruits).....	38
Figure 4. Photo de <i>Lycopersicum esculentum</i> Mill. <i>Never ripe</i> (<i>Nr</i>) (stade floraison, stade fruits).....	38
Figure 5. Photo de <i>Lycopersicum esculentum</i> Mill. <i>Epinastic</i> (<i>Epi</i>) (stade floraison, stade fruits mûrs).....	39
Figure 6. Protocole expérimental. 1: Semis des graines. 2: Inoculation par <i>Rhizophagus irregularis</i> durant deux semaines. 3: Application de différents traitements : 0 M AG ₃ + 0 mM NaCl, 10 ⁻⁶ M AG ₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG ₃ + 100 mM NaCl and 10 ⁻⁶ M AG ₃ +100 mM NaCl durant deux semaines. 4: Récolte finale après 15 jours de traitement.....	40
Figure 7. Protocole expérimental. 1: Semis des graines. 2: Inoculation par <i>Rhizophagus irregularis</i> durant deux semaines. 3: Application de différents traitements : 0 M AG ₃ + 0 mM NaCl, 10 ⁻⁶ M AG ₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG ₃ + 200 mM NaCl and 10 ⁻⁶ M AG ₃ +200 mM NaCl durant deux semaines. 4: Récolte finale après 15 jours de traitement.....	41
Figure 8. Protocole expérimental. 1: Semis des graines. 2: Inoculation par <i>Rhizophagus irregularis</i> durant deux semaines. 3: Application de différents traitements : 0 M AG ₃ + 0 mM NaCl, 10 ⁻⁶ M AG ₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG ₃ + 100 mM NaCl and 10 ⁻⁶ M AG ₃ +100 mM NaCl durant quatre semaines. 4: Récolte finale après 30 jours de traitement.....	41
Figure 9. LI-3100C (Li-Cor, Lincoln, NB, USA).....	43
Figure 10. ICP-OES, Thermo ICAP 6000 SERIES, ThermoFisher Scientific).....	43
Figure 11. Appareil du type LCA-4 (Analytical Development Company-Hoddesdon, Royaume-Uni).....	44
Figure 12. Fluor-mètre de type OS-30 (OptiSciences-Herts, UK).....	45
Figure 13. U-HPLC-MS.....	46

Chapitre III

Figure 1. La masse de matière fraîche (MF) des parties aériennes (PA) (A), MF des racines (R) (B) et la MF totale (C) des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃

+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à P <0.05.....55

Figure 2. Teneurs en gibbérelline A3 (AG₃) (A), en gibbérelline A1 (AG₁) (B), en gibbérelline A4 (AG₄) (C) et en GAs totales (AG₁+ AG₃+ AG₄) (D) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à P <0.05.....58

Figure 3. Teneurs en *trans*-Zeatin (tZ) (A), en isopentenyladenine (iP) (B) et en CKs totales (tZ+iP) (C) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à P <0.05.....59

Figure 4. Teneurs en acide indole-3-acétique (AIA) (A), en acide abscissique (ABA) (B), en acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) (C), en acide jasmonique (AJ) (D) et en acide salicylique (AS) (E) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à P <0.05.....60

Figure 5. Les importants changements hormonaux dans les feuilles des plantes de tomate (cv. TT-115) qu'ont été cultivés en conditions de salinité (100 mM NaCl) durant deux semaines. L'augmentation relative (flèche vers le haut) ou la diminution (flèche vers le bas) dans la teneur d'hormone induite par l'inoculation avec l'AMF, par l'application exogène l'AG₃ et par leur interaction, à la fin de l'expérience, est indiquée par trois tailles de flèches représentant la variation de la teneur d'hormone : plus de 5-fois, entre 2 et 5-fois, ou moins de 2-fois. MFPA : masse de matière fraîche, MFR : masse de la matière fraîche de la racine, TFW : masse de la matière fraîche totale. LA: surface foliaire, LFW: poids frais des feuilles, LN: nombre des feuilles, IL: longueur d'entrenœuds, SL: longueur des tiges.....64

Chapitre IV

Figure 1. La masse de matière fraîche (MF) des parties aériennes (PA) (A), MF des racines (R) (B) et la MF totale (C) des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.....78

Figure 2. Le rendement quantique maximum (Fv/Fm) (A), la conductance stomatique (B), l'efficacité d'utilisation d'eau (WUE) (C), l'assimilation net de CO₂ (D) et la transpiration (E) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.....81

Figure 3. Teneurs en gibbérellines A3 (AG₃) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.....84

Figure 4. Teneurs en *trans*-Zeatin (tZ) (A), en isopentenyladenine (iP) (B) et en CKs totales (tZ+iP) (C) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.....85

Figure 5. Teneurs en acide indole-3-acétique (AIA) (A) et en acide salicylique (AS) (B) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.....86

Figure 6. Teneurs en acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) (A), en acide abscissique (ABA) (B) et en acide jasmonique (AJ) (C) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.....87

Chapitre V

Figure 1. La masse de matière fraîche (MF) des parties aériennes (PA) (A), MF des racines (R) (B) et la MF totale (C) chez les trois géotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par : 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres indiquent les différences statistiques entre les géotypes & les traitements selon le test de Tukey à P <0.05 respectivement.....114

Figure 2. La surface foliaire (cm²) des plantes de trois géotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par: 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres indiquent les différences statistiques entre les géotypes & les traitements selon le test de Tukey à P <0.05 respectivement.....115

Figure 3. Teneurs en gibbérelline A3 (AG₃) (A, B), en gibbérellines A1 (AG₁) (C, D), en gibbérelline A4 (AG₄) (E, F), en gibbérellines totales (GAs) (G, H) dans les feuilles des plantes de trois géotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par : 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les

différentes lettres et astérisques indiquent les différences statistiques entre les génotypes & les traitements selon le test de Tukey à $P < 0.05$ respectivement.....119

Figure 4. Teneurs en *trans*-Zeatin (tZ) (A, B), en isopentenyladenine (iP) (C, D) et en CKs totale (tZ+iP) (E, F) dans les feuilles des plantes de trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par: 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres et astérisques indiquent les différences statistiques entre les génotypes & les traitements selon le test de Tukey à $P < 0.05$ respectivement.....121

Figure 5. Teneurs en acide indole-3-acétique (AIA) (A, B), en acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) (C, D), en acide abscissique (ABA) (E, F), en acide jasmonique (AJ) (G, H) et en acide salicylique (AS) (I, J) dans les feuilles de trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par: 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres et astérisques indiquent les différences statistiques entre les génotypes & les traitements selon le test de Tukey à $P < 0.05$ respectivement.....122

Figure 6. Deux axes de l'analyse de composante principale ACP pour chaque génotype évalué, MT (A), Nr (B) et *Epi* (C), avec toutes les variables déterminées, les vecteurs propres représentent la force (donnée par la longueur du vecteur) et la direction de la corrélation des traits relatifs aux deux premiers composants principaux (CP). Les cercles contiennent les variables qui appartiennent au même groupe (niveau de confiance de 75%). Les abréviations pour les variables sont données ainsi: SFW: biomasse fraîche des tiges, RFW: biomasse fraîche des racines, TFW: biomasse fraîche totale, LA: surface foliaire; tZ, *trans*-Zéatine; iP, isopentenyladénine, CKs; Cytokinines totales; ACC, acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique; ABA, acide abscissique; SA, acide salicylique; JA, acide jasmonique; GA₁, gibberelline A1; GA₄, gibberelline A4; GAs, gibbérellines totales; K, teneurs en potassium dans les feuilles; Na, teneurs en sodium dans la feuille; P, teneurs en phosphore dans la feuille; Mg, teneurs en magnésium dans la feuille; Ca, teneurs en calcium dans la feuille, rapport Na/K; Fe, teneurs en fer dans la feuille et PM, pourcentage de colonisation de l'AM.....124

Liste des tableaux

Chapitre II

Tableau 1. Composition en macro-éléments et en oligo-éléments de la solution nutritive de Hoagland et Arnon. (1950).....42

Chapitre III

Tableau 1. Pourcentage des mycorhizes dans le système racinaire des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres indiquent les différences statistiques selon le test de Tukey à P <0.05.....53

Tableau 2. Surface foliaire (cm²), nombre de feuilles, MF des feuilles (g), longueur des tiges et longueur d'entrenœuds (cm) des plantes de tomate (cv.TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant deux semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les mêmes lettres ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à P <0.05.....56

Tableau 3. Teneurs en potassium (K), en phosphore (P), en calcium (Ca), en magnésium (Mg), en fer (Fe) et en sodium (Na) (mg/g MS) ainsi que le rapport K/Na dans les feuilles des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant deux semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les mêmes lettres ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à P <0.05.....56

Tableau 4. Les coefficients de corrélation linéaire entre les paramètres liés à la croissance de la plante (MF des parties aériennes, MF des racines, MF totale, surface foliaire, poids frais de feuille, nombre des feuilles) les paramètres ioniques et hormonaux des plantes de tomate (cv. TT-115) cultivées durant deux semaines en conditions contrôlées et stressantes (100 mM NaCl). * P≤0.05, ** P≤0.01, *** P≤0.001 ; +/- AG : le traitement par les gibbérellines (+) ou non (-) ; +/- AM : inoculation par les mycorhizes à arbuscules (+) ou non (-) ; N = 6 (-AG-AM), n = 12 (-AG-AM & -AG + AM), n = 12 (-AG-AM & + AG-AM), n = 24 (-AG-AM & - AG + AM / +

AG-AM & + AG + AM) ; MFPA : masse de matière fraîche, MFR : masse de la matière fraîche de la racine, TFW : masse de la matière fraîche totale, LA : surface foliaire, LFW: poids frais de feuille, LN: nombre des feuilles.....62

Chapitre IV

Tableau 1. Pourcentage des mycorhizes dans le système racinaire des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres indiquent des différences statistiques selon le test de Duncan à P <0.05.....77

Tableau 2. Longueur des tiges (cm) et longueur des entrenœuds (cm) ainsi que la distribution des tiges (g/cm) des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant deux semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les mêmes lettres ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.....79

Tableau 3. Teneurs en potassium (K), en phosphore (P), en calcium (Ca), en magnésium (Mg), en sodium (Na) (mg/g MS) ainsi que le rapport K/Na dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant deux semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les mêmes lettres ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.....82

Tableau 4. Les coefficients de corrélation linéaire entre les paramètres liés à la croissance de la plante (MF des parties aériennes, MF des racines, MF totale), les paramètres photosynthétiques (Fv/Fm, E, gs, WUE, Pn) et les paramètres ioniques et hormonaux des plantes de tomate (cv. Rio Grande) cultivées durant deux semaines en conditions contrôlées et stressantes (200 mM NaCl). * P≤0.05, ** P≤0.01, *** P≤0.001 ; +/- AG : le traitement par les gibbérellines (+) ou non (-) ; +/- AM : inoculation par les mycorhizes à arbuscules (+) ou non (-) ; N = 6 (-AG-AM), n = 12 (-AG-AM & -AG + AM), n = 12 (-AG-AM & + AG-AM), n = 24 (-AG-AM & - AG + AM / + AG-AM & + AG + AM) ; MFPA : masse de matière fraîche, MFR : masse de la matière fraîche de la racine, TFW : masse de la matière fraîche totale.....91

Chapitre V

Tableau 1. Pourcentage des mycorhizes dans le système racinaire des plantes de trois géotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et Epinastic surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par: 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres indiquent les différences statistiques entre les géotypes et les traitements selon le test de Tukey à P <0.05.....113

Tableau 2. Teneurs en potassium (K), en phosphore (P), en calcium (Ca), en magnésium (Mg), en fer (Fe), en sodium (Na) (mg/g MS) ainsi que le rapport K/Na dans les feuilles des plantes de trois géotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et Epinastic surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* durant 4 semaines traitements par : 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres et astérisques indiquent les différences statistiques entre les géotypes & les traitements selon le test de Tukey à P <0.05 respectivement.....116

INTRODUCTION GENERALE

En Tunisie, la tomate compte parmi les légumes-fruits les plus importants sur le plan économique. Elle est considérée parmi les cultures stratégiques. En effet, les sols salins en Tunisie qui s'étendent sur 1,5 millions d'hectares soit environ 10% de l'ensemble du territoire et 30% des terres agricoles ([Hachicha et Mtimet, 1994](#)), présentent une contrainte majeure pour la croissance et le développement des plantes de tomate cultivées. De ce fait, certaines stratégies telles que l'application exogène de régulateurs de croissance des plantes (tel que l'acide gibbérellique (AG₃)), ou les mycorhizes à arbuscules fongique (AMF) pourrait être utiliser pour diminuer les effets négatifs de la salinité et améliorer la performance de croissance ([Ruiz-Lozano et al., 2012](#); [Porcel et al., 2012](#); [Foo et al., 2013](#); [Miransari et al., 2014](#); [Colebrook et al., 2014](#)).

Les gibbérellines (GAs) sont des hormones végétales impliquées dans divers processus de croissance et de développement de la plante, tels que l'expansion des feuilles, l'élongation de la tige, l'augmentation du nombre et de la taille de la fleur. Plusieurs travaux ont confirmé l'importance de l'AG₃ dans l'amélioration de la synergie et de la performance des cultures en conditions de salinité. Cet effet améliorateur de l'acide gibbérellique peut toucher plusieurs paramètres parmi lesquels la croissance et la photosynthèse. Aussi, il interagit avec d'autres hormones pour réguler divers processus de la plante. Récemment, il y a eu des progrès remarquables dans le décryptage du système de signalisation de l'AG et son interaction avec d'autres hormones sous contrainte saline, comme l'ABA pour la régulation des différents stades de développement des plantules ([Yuan et al., 2011](#)), entre l'AG et l'acide jasmonique (AJ) dans la régulation de la croissance et de la défense ([Hou et al., 2013](#)), et entre l'AG, l'auxine (AIA) et cytokinines (CK) pour maintenir la croissance des plantes ([Peleg and Blumwald, 2011](#)).

Cependant, des études sur l'application de l'AG₃ par pulvérisation foliaire indiquent que les niveaux d'AG et/ou la signalisation affecte directement la formation des arbuscules. En effet, les champignons mycorhiziens à arbuscules (AMF) établissent une étroite collaboration avec leurs plantes hôtes. Ils contribuent à la nutrition végétale en prélevant des nutriments peu disponibles pour la plante améliorant ainsi sa croissance. De plus, la

colonisation mycorhizienne favorise la croissance des plantes en conditions de stress abiotiques tel que la salinité. Plusieurs travaux ont montré que les hormones végétales de croissance ainsi que les hormones de défenses affectent la mycorhization et que, réciproquement, la présence du champignon dans les racines engendre des variations de la concentration des hormones végétales (Hause et al., 2006 ; Herrera-Medina et al., 2007).

Malgré les nombreuses études sur la salinité, l'acide gibbérellique (AG₃) et les AMF indépendamment, plusieurs questions se posent encore sur :

- ✓ Le comportement des AMF à une concentration modérée à élevée du sel, et sur leur rôle vis-à-vis de la plante.
- ✓ L'influence de l'application exogène de l'AG₃, et leur interaction avec l'inoculation par l'AMF sur la croissance, les paramètres photosynthétiques et l'homéostasie hormonale de la plante.
- ✓ Enfin, le rôle de l'éthylène dans l'interaction entre l'application exogène de l'AG₃ et l'inoculation par l'AMF sous contrainte saline.

Les travaux présentés dans ce mémoire ont pour objectif d'aborder ces différentes questions afin d'améliorer la connaissance des interactions régulateurs de croissance de plante-mycorhizes à arbuscules fongique-salinité.

Ce manuscrit présenté a été organisé en six chapitres :

Un premier chapitre présente l'état actuel des connaissances sur les régulateurs de croissance de plantes notamment l'acide gibbérellique et l'éthylène : leur rôle, leurs interactions avec les autres hormones en conditions de salinité, et aussi sur les mycorhizes à arbuscules (AMF) : leurs rôles et leurs interactions avec les phytohormones sous contrainte saline.

Après une présentation des objectifs de la thèse, le deuxième chapitre décrit le matériel et les méthodes utilisés au cours de ces travaux pour répondre aux questions posées.

Le troisième chapitre a porté sur la variété hybride TT-115, l'objectif étant d'étudier l'effet de l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par l'AMF sur la croissance des plantes de tomate stressées (*Solanum lycopersicum* cv. TT-115). Dans ce travail, nous nous sommes concentrés sur l'étude de la modification de l'équilibre hormonal comme facteur clé pour la régulation de l'interaction entre l'AG₃ et l'AMF.

Le quatrième chapitre a consisté à tester l'effet de l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par l'AMF sur la croissance des plantes de tomate (*Solanum lycopersicum*) en conditions d'une forte salinité. Ce chapitre a porté sur la variété fixée Rio

Grande. Dans ce travail, nous nous sommes concentrés sur l'étude de la modification de l'équilibre hormonal en relation avec les paramètres photosynthétiques et la croissance.

Le cinquième chapitre a consisté à étudier le rôle de l'éthylène dans l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par l'AMF chez des plantes de tomate cultivées en présence du sel. Dans ce chapitre, nous nous sommes concentrés sur le rôle de l'éthylène dans l'interaction entre l'AG₃ et l'AMF et son influence sur l'équilibre hormonal sous contrainte saline.

Enfin, le sixième chapitre constitue une conclusion générale qui met en relation les principaux résultats obtenus dans les différentes expériences et débouche sur les perspectives de cette étude. Le document se termine sur les références bibliographiques.

Chapitre I

Synthèse bibliographique

Bien que les réponses des plantes aux stress abiotiques dépendent de divers facteurs, les phytohormones sont considérées comme les substances endogènes les plus importantes pour moduler les réponses physiologiques et moléculaires, une exigence critique pour la survie des plantes (Fahad et al., 2015). En effet, les phytohormones jouent un rôle clé dans le contrôle et la régulation des mécanismes physiologiques de la plante, aussi bien sous des conditions favorables que contraignantes. Selon Velitcukova et al. (1998), ces phytohormones sont considérées comme des substances endogènes importantes et souvent impliquées dans les mécanismes de tolérance ou de sensibilité des plantes. De ce fait, une des stratégies de défense des plantes face à une contrainte environnementale, telle que la salinité, est le changement des concentrations et des ratios des phytohormones endogènes (Wang et al., 2001). En effet, une modification du milieu extérieur correspond pour la plante à un signal qui va influencer son développement. Ceci peut faire intervenir les hormones comme intermédiaires entre des récepteurs capables de percevoir ces signaux et de les transformer en informations utilisables par la plante, et des effecteurs traduisant ces informations en réponses spécifiques (Munns et Tester, 2008).

I. Les phytohormones et la salinité

Une hormone est une molécule endogène synthétisée par la plante et vectrice d'une information qu'elle apporte à une cellule cible, sélectivement sensible à son action. L'hormone est reconnue par un récepteur et cette interaction est à l'origine d'une cascade de réactions aboutissant à l'activation d'un mécanisme. Influencée par l'environnement auquel les plantes, immobiles, ne peuvent pas échapper, la régulation de ces messagers chimiques est fine et complexe (Kaya et al., 2009). Les hormones végétales, ou les phytohormones agissent sur des tissus ciblés en tant que régulateurs de la croissance et du développement, ceux-ci comprennent l'acide gibbérellique (AG₃), la cytokinine (CKs), l'auxine (AIA), l'éthylène (ET), l'acide abscissique (ABA), l'acide jasmonique (AJ) et l'acide salicylique (AS) modifiant ainsi les réponses physiologiques des plantes exposées à un stress salin.

I.1. Les gibbérellines

I. 1.a. Définition et biosynthèse

Les gibbérellines (GAs) constituent une classe des phytohormones communément connu sous le nom d'acide gibbérellique, et qui ont un impact sur divers aspects de la croissance et du développement de la plante (Fleet and Sun, 2005; Gupta and Chakrabarty, 2013). Elles contrôlent la germination des graines, l'élongation de la tige, l'expansion des feuilles et la floraison (Colebrook et al., 2014). Elles peuvent décaler les stades du développement chez les végétaux. Le traitement aux gibbérellines se substituent aux jours longs et provoque la floraison de plantes durant les jours courts de l'hiver. Elles induisent le masculinisation des fleurs et stimulent la croissance du fruit (Yamaguchi et al., 2008). La biosynthèse des gibbérellines (GAs) est régulée à la fois par des stimuli de développement et de l'environnement (Hedden et Phillips, 2000). Les GAs sont synthétisés par la voie de terpénoïde nécessitant trois enzymes, terpène synthase, le cytochrome P450 monooxygénase, et dioxygénases 2-oxoglutarate dépendante, situées, respectivement, dans le plaste, le système endomembranaire et le cytosol (Hedden et Thomas, 2012) (Figure 1). Les dioxygénases sont les enzymes GA20-oxydase (GA20ox), GA2-oxydase (GA2ox) et GA3-oxydase (GA3ox) qui régulent le métabolisme et le fonctionnement des gibbérellines pour maintenir l'équilibre des gibbérellines durant la croissance. Les gènes GA2ox sont les plus sensibles aux événements du développement ainsi qu'au stress abiotique.

La voie de biosynthèse est régulée, quand il y a trop de gibbérellines, soit par :

- Un feedback négatif par inhibition d'expression des gènes GA20ox et GA3ox.
- Un feedback positif par stimulation du catabolisme et surexpression du gène GA2ox, favorisant les formes inactives.

Les gibbérellines se trouvent surtout dans les cellules proches des vaisseaux conducteurs, mais on les retrouve partout. A l'état libre, les gibbérellines sont actives, elles peuvent être stockées en se liant avec du glucose et deviennent ainsi inactives.

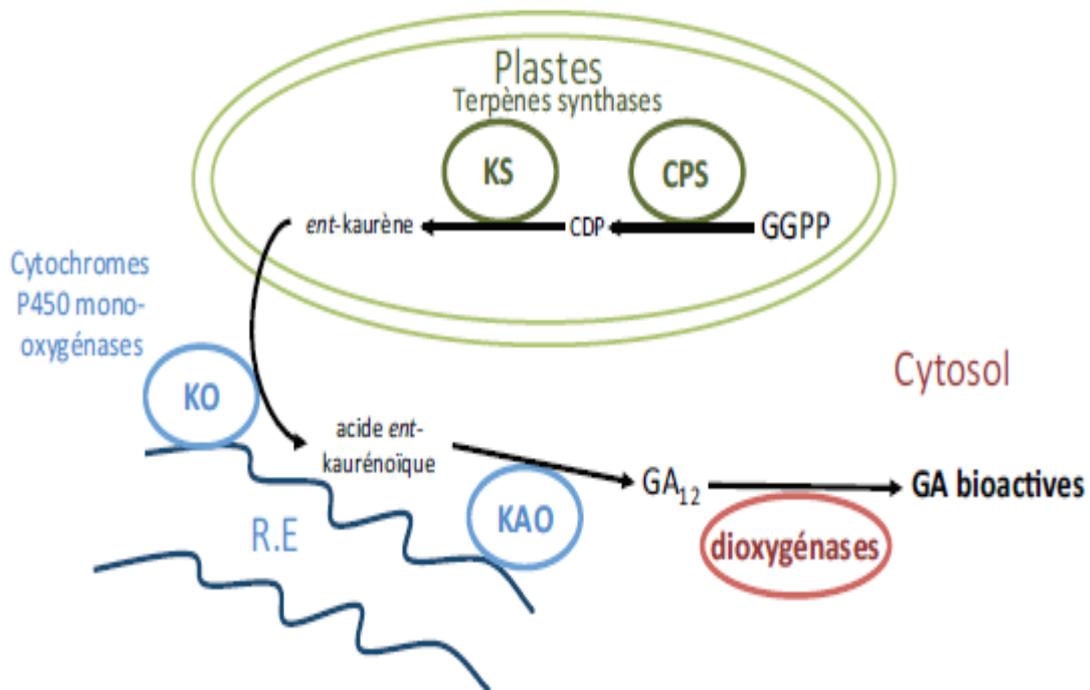


Figure 1. Localisation subcellulaire des enzymes et intermédiaires de la voie de biosynthèse des GAs. GGPP = géranylgeranyl diphosphate, CPS = copalyl diphosphate synthase, CDP = copalyl diphosphate, KS = Kaurène synthase, KO = kaurène oxydase, KAO = acide ENT-Kaurénoïque oxydase, R.E. = réticulum endoplasmique (Helliwell et al., 2001).

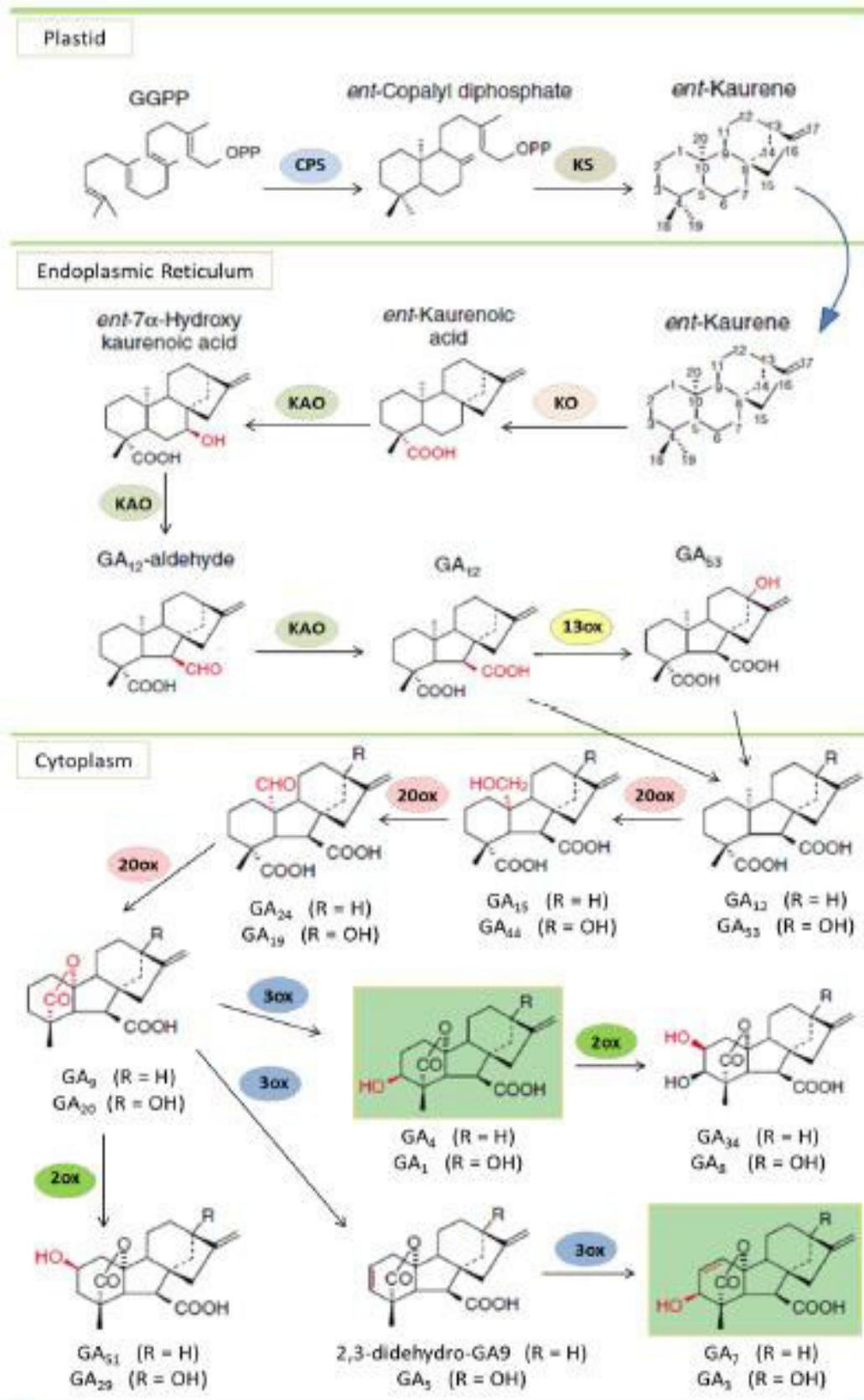


Figure 2. Les étapes de la biosynthèse des gibbérellines (Yamaguchi et al., 2008).

I.1.b. Les gibbérellines et la salinité

Afin d'améliorer la performance des plantes sous contrainte saline, l'attention des chercheurs s'est portée maintenant sur l'utilisation des régulateurs de croissance, comme l'AG₃, qui jouent un rôle important dans la régulation de la réponse des plantes à l'environnement externe et dans le contrôle de l'expression génétique sous stress salin (Naqi et al., 1999). La réduction de la croissance des plantes sous l'effet de la sécheresse ou de la salinité peut être due, au moins en partie, à la baisse de la production des gibbérellines ou de l'incapacité de la plante à répondre à cette hormone (A. Llanes et al., 2016). Ainsi, plusieurs études ont montré que les niveaux endogènes des GAs ont nettement diminué sous l'effet de la sécheresse, il paraît que la présence du stress a inhibé la biosynthèse des GAs et/ou a augmenté sa dégradation (A. Llanes et al., 2016).

En réponse à la salinité, Achard et al. (2006) ont rapporté que les plantes d'*Arabidopsis* traitées par le sel ont montré une diminution des teneurs en GAs bioactives. Aussi, la composition chimique et la concentration de sel présent dans le sol pourraient moduler le métabolisme des GAs. Ce fait a été signalé chez l'halophyte *P. strombulifera* sous différents traitements du sel. Dans cette étude, les racines de *P. strombulifera* ont montré un taux élevé d'AG₄ sous stress salin, alors qu'au niveau des feuilles, il a augmenté 5-fois de plus par rapport au contrôle. En outre, la teneur en AG₁ a été augmentée de façon significative (3,5 fois) dans les deux organes, ce qui indique que les deux GAs jouent un rôle dans le contrôle de la croissance des parties aériennes (A. Llanes et al., 2016). En plus, l'analyse des phytohormones des plantes de soja a montré que les niveaux des gibbérellines bioactives (AG₁ et AG₄) et de l'acide jasmonique ont augmenté chez les plantes traitées par l'acide gibbérellique, tandis que les teneurs endogènes de l'acide abscissique et de l'acide salicylique ont diminué dans les mêmes conditions (Hamayun et al., 2010). Les effets de la salinité chez le riz et le rôle de l'application de l'AG₃ ont été observés chez deux cultivars de riz tolérants au sel (Pokkali et MR 2019), cultivés en serre à différentes concentrations du sel (0, 50, 100, 200). Les résultats ont montré que l'AG₃ soulage mieux la salinité à des concentrations de 50 et 100 mM de NaCl (Misratia et al., 2013). Dans une étude similaire, le rôle de l'acide gibbérellique a été testé sur deux cultivars du blé (Sohag 3 et Giza 168) dont le but est d'améliorer leur tolérance au stress salin (Shaddad et al., 2013). Les plantes ont été cultivées à des concentrations différentes du sel (0, 50, 100, 150, 200 mM) et ensuite traitées avec 100 ppm d'AG₃. L'addition de l'hormone a soulagé l'effet du stress salin étant donné l'augmentation du contenu en protéines au niveau de différents organes, l'amélioration des paramètres de croissance, du contenu des pigments

photosynthétiques et par conséquent, les rendements de deux cultivars du blé (Sohag 3 : sensible au sel et Giza 168 : tolérante à la salinité). En outre, [Abdel-hamid et Mohamed, \(2014\)](#) ont montré que l'application de l'AG₃ (0 et 100 µM) s'oppose à la salinité (0, 100 et 300 mM), en améliorant la perméabilité membranaire et les teneurs des nutriments au niveau des feuilles, aussi en induisant des modifications physicochimiques responsable de l'adaptation de deux cultivars d'orge à la tolérance au sel. De même, [Ashraf et al. \(2002\)](#) ont montré que l'application d'AG₃ stimule l'absorption des nutriments, l'augmentation des matières fraîches et sèches, l'expansion foliaire et la production de graines, chez le blé cultivé en présence de sel.

Plusieurs travaux ont confirmé l'importance de l'AG₃ dans l'amélioration de la synergie et de la performance des cultures en conditions de salinité. Cet effet améliorateur de l'acide gibbérellique peut toucher plusieurs paramètres parmi lesquels la croissance et la photosynthèse. [Mohamed et al. \(2007\)](#) ont signalé que, parmi les multiples effets positifs de l'AG₃ dans la réponse au sel chez le haricot, figurent l'amélioration des paramètres de croissance, l'augmentation des pigments photosynthétiques, des sucres réducteurs et du saccharose, et la stimulation de la synthèse des protéines existantes ainsi que de nouvelles protéines. De même, [Maggio et al. \(2010\)](#) ont testé les effets de l'application de l'acide gibbérellique (0 et 100 mg L⁻¹) sur les plantes de tomate exposées à trois concentrations du sel (28, 55, 88 mM Na et 55, 111, 177 mM de Cl). Ils ont suggéré que le traitement par l'AG₃ a réduit la résistance stomatique et a amélioré l'utilisation de l'eau par la plante (de 30%) à une faible concentration du NaCl. Les résultats ont montré aussi que l'application exogène de l'AG₃ peut compenser le déficit en croissance induit par le sel et facilite par conséquent l'adaptation des plantes à un environnement salin. Dans le même contexte, il a été mis en évidence, chez le riz, que l'AG₃ peut soulager d'une façon significative l'inhibition de la croissance induite par le sel ([Wen et al., 2010](#)). Ces chercheurs ont trouvé que les plantes traitées par l'AG₃ contiennent plus de carbohydrates solubles que les témoins. Selon [Brian et al. \(2006\)](#), l'augmentation du contenu en glucose due à l'application de l'AG₃ suggère un rôle possible de cette hormone dans le maintien de l'activité photosynthétique. En outre, des faibles concentrations d'acide gibbérellique (5 µM) ou spermine (50 µM) ont été utilisées chez le haricot mungo (*Vigna radiata* L. Wilczek) sous différentes concentrations de NaCl (25, 50, and 100 mM) ([Ghosh et al., 2015](#)). L'effet combiné de la salinité et de la faible concentration de l'AG₃ chez ces plantes à tester a montré une altération significative : une augmentation de longueur des plantules, de la production de la biomasse, la teneur en chlorophylle, et une diminution de toutes les activités enzymatiques antioxydantes.

I.1.c. Interaction des gibbérellines avec d'autres hormones

Il existe de plus en plus des preuves pour le rôle vital des gibbérellines dans la réponse et l'adaptation au stress abiotique (Colebrook et al., 2014). Les gibbérellines sont connues pour interagir avec tous les autres phytohormones dans de nombreux processus de développement (Munteanu et al., 2014).

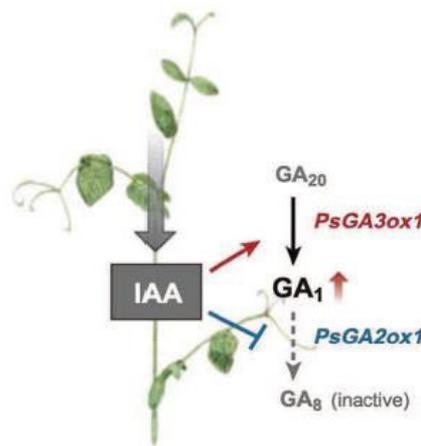


Figure 3. L'auxine régule positivement la biosynthèse des GAs : L'auxine (AIA) en provenance des bourgeons apicaux stimule la production des GAs bioactives au niveau d'entre-nœud de la tige chez le pois. Cette régulation positive s'effectue principalement via l'augmentation de l'expression du gène *PsGA3ox1* et par l'inhibition de l'expression de *PsGA2ox1* (Yamaguchi et al., 2008).

❖ Interaction GA-IAA

Une analyse transcriptomique faite par Kilian et al. (2007) chez *Arabidopsis* a mis en évidence l'induction de six *GA2ox* (sur huit) suite à un traitement salin, suggérant que d'autres facteurs de transcription pourraient également être impliqués dans la résistance de la plante à un stress salin. L'auxine par exemple agit positivement et directement sur la biosynthèse des GAs en augmentant l'expression des *GA20ox* et des *GA3ox*, tout en réduisant l'expression des *GA2ox* dans de nombreuses espèces comme l'orge, le pois, le tabac et *Arabidopsis* (Frigerio et al., 2006 ; Weston et al., 2008 ; O'Neil et al., 2010 ; Reid et al., 2011). Dans d'autres études similaires, Weiss et al. (2007) ont rapporté que l'auxine interagit positivement avec les GAs au niveau biosynthétique chez *Arabidopsis* et le tabac, induisant l'expression du gène *GA20ox* de GA-biosynthétique, qui code l'enzyme clé catalysant la biosynthèse des GAs. Chez le pois et le tabac par exemple, la décapitation des bourgeons apicaux réduit dramatiquement la concentration en AG_1 dans la tige, l'application exogène d'auxine restaurant totalement cet effet (Ross et al., 2000 ; Weston et al., 2009). Chez l'orge, l'auxine provenant des

inflorescences augmente l'expression des *GA3ox* et réduit celle des *GA2ox* dans la tige (Wolbang et al., 2004), suggérant qu'un transport d'auxine depuis les inflorescences promouvrait l'élongation de la tige en stimulant la production de GAs bioactives. Le mécanisme moléculaire précis reste à découvrir.

❖ Interaction GA-ABA

Généralement les GAs possèdent une action antagoniste à celle d'ABA. En effet, l'interaction entre les deux hormones n'est claire qu'au stade de la germination (Yuan et al., 2011). Il a été avéré que le catabolisme de l'acide abscissique a augmenté par l'application d'acide gibbérellique (Gonai et al., 2004). Par ailleurs, l'ABA induit la dormance des graines et inhibe la germination, alors que les GAs ont une action opposée. Seo et al. (2006), ont démontré que le facteur de transcription CHO1 (CHOTTO1) inhibait la levée de dormance des graines chez *Arabidopsis* via une diminution de la concentration en GAs, induite par une répression de *GA3ox2*. L'expression de CHO1 étant ABA dépendante, fait de CHO1 un intermédiaire clé entre la biosynthèse des GAs et la voie de signalisation de l'ABA dans la graine. De manière consistante, l'expression des gènes de biosynthèse *GA3ox1* et *GA3ox2* a augmenté chez les mutants sur-productif d'ABA (Seo et al., 2006). Toutefois, CHO1 régule indirectement l'expression de *AtGA3ox2* ; CHO1 n'interagissant pas au promoteur du gène (Seo et al., 2006 ; Yamaguchi et al., 2008).

❖ Interaction GA-éthylène

Les GAs est une autre hormone interagissant étroitement avec l'éthylène. Ces interactions entre GAs et l'éthylène incluent une régulation mutuelle négative et positive en fonction du tissu et du contexte de signalisation (Munteanu et al., 2014). Achard et al. (2007), ont montré que l'application exogène d'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC), un précurseur de l'éthylène, retarde la floraison chez *Arabidopsis*, en réduisant les niveaux des GAs bioactives. De plus, le mutant *ctr1-1*, dans lequel la voie de signalisation de l'éthylène est activée constitutivement présente un retard de la floraison, qui est supprimé si des GAs bioactives exogènes sont appliquées sur la plante (Achard et al., 2007). Toujours chez ce mutant, les concentrations en AG_1 et AG_4 sont sensiblement réduites malgré l'augmentation de l'expression des gènes *GA20ox1* et *GA3ox1* par effet rétroactif (Achard et al., 2007). Achard et al. (2003) ont montré qu'au moins une partie de l'effet inhibiteur de l'éthylène sur la croissance et son interaction avec l'AG à cet égard sont médiées par les protéines DELLA. L'AG favorise l'élongation des racines des plantes chez *Arabidopsis*, et cet effet est inhibé par l'éthylène.

Cependant, chez les mutants doubles de *gai-rga*, l'AG a stimulé l'allongement des racines également en présence d'éthylène, ce qui suggère que l'éthylène agit à travers ces protéines DELLA dans ce processus (Saibo et al., 2003). Iqbal et al. (2012) ont étudié l'effet individuel et interactif de l'éthylène et de l'acide gibbérellique dans la tolérance à la salinité pour déterminer s'ils ont une action indépendante ou leur action est dépendante les uns des autres, car ces hormones sont impliquées dans l'atténuation des effets indésirables du stress salin par le lancement d'une série de réactions de défense ou l'augmentation de la croissance des plantes. En outre, Khan et al. (1987) ont signalé que les cultivars de riz résistants au sel produisent des quantités plus élevées d'éthylène que les cultivars sensibles au sel.

❖ Interaction GA-JA

Récemment, l'antagonisme de la signalisation entre l'AJ et l'AG a été rapporté par (Yang et al., 2012). Dans cette étude, *Arabidopsis* et le mutant de riz *coil* avec un récepteur défectueux de l'AJ présentaient une hypersensibilité aux GAs. L'acide jasmonique a retardé la dégradation de DELLA médiée par l'AG, et le mutant DELLA était moins sensible à l'AJ en termes d'inhibition de la croissance. Ces observations ont été interprétées comme un mécanisme pour hiérarchiser la défense médiée par l'AJ sur la croissance dépendante de l'AG (Yang et al., 2012).

De nombreux mécanismes restent encore à élucider concernant ces interactions hormonales, ainsi il devient clair que la régulation fine des GAs par d'autres classes de phytohormones contribue au contrôle du développement des plantes.

I.2. Les cytokinines et la salinité

Les processus régulés par les cytokinines incluent la sénescence, la dominance apicale, la ramification, la floraison et la germination des graines. Ces molécules régulent aussi les réponses aux divers stimuli tels que la disponibilité de l'eau et des nutriments, les conditions de lumière et l'infection (Werner and Schmülling, 2009). Les cytokinines (CKs) regroupent les trans-zeatines (tZ) (la forme la plus abondante), zeatine-riboside (ZR), et l'isopentenyladenine (iP). La majeure portion de cette hormone est synthétisée au niveau des zones méristématiques des racines et transportée vers les autres parties de la plante pour agir avec l'hormone synthétisée localement. En effet, plusieurs études ont montré les effets bénéfiques de l'augmentation des teneurs en CKs sont associée à la conductance stomatique, la transpiration et la photosynthèse sous stress hydrique (Pospíšilová et al., 2003).

Les CKs ont été traditionnellement associés à des processus développementaux. Cependant, ces dernières années, les chercheurs ont suggéré une participation pertinente de cette hormone dans les réponses de la plante à la sécheresse et à la salinité. Contre ces stress, les CKs peuvent aider les plantes à résister. [Reguera et al. \(1995\)](#) ont montré que la tolérance à la sécheresse chez le riz a été améliorée par les CKs synthétisées par la racine pour réguler les réponses des tiges sous salinité, conférant une meilleure croissance et un meilleur rendement en fruits et une augmentation des teneurs en CKs du xylème et des rameaux ([Albacete et al., 2009](#)). De même, [Rivero et al. \(2007\)](#) ont également signalé que la tolérance au tabac contre la sécheresse a été améliorée par l'accumulation des cytokinines.

En effet, la diminution des niveaux CKs ainsi que la suppression de la signalisation a été trouvée chez la luzerne sous l'effet de la sécheresse, mais elle a été accompagnée aussi par une sénescence accélérée ([Riefler et al., 2006](#)). De même, en conditions de salinité [Argueso et al. \(2009\)](#) ont démontré que les niveaux endogènes et le transport de CKs ont également été réduits chez plusieurs espèces des plantes. Dans une autre étude, [Albacete et al. \(2009\)](#) ont confirmé l'implication des cytokinines dans le maintien de la croissance des organes photosynthétiques et de leur fonctionnement. Selon [Albacete et al. \(2008\)](#), le maintien d'une concentration homéostatique de la forme active des cytokinines serait une importante composante dans la réponse au sel. Les cytokinines interviendraient dans cette réponse en contrôlant la réponse de la croissance des feuilles et leur sénescence probablement à travers la régulation du transport de K^+ ([Albacete et al., 2009](#)).

❖ Interaction cytokinines- autres hormones

Les CKs sont souvent considérées comme des antagonistes d'ABA ([Pospíšilová et al., 2003](#)). Chez les plantes soumises à un stress hydrique, la teneur en CKs a réduit et celle d'ABA a augmenté conduisant ainsi à un rapport ABA/CK élevé. Les niveaux des CKs réduits améliorent la dominance apicale, qui, conjointement avec la régulation d'ABA de l'ouverture stomatique, aide à l'adaptation à la sécheresse ([O'Brien et al., 2013](#)).

I.2. L'auxine et la salinité

L'acide indole-3-acétique (AIA) est l'auxine naturelle la plus fréquente trouvée, elle joue un rôle majeur dans la morphogénèse des plantes, y compris la croissance apicale, la structuration des racines, la différenciation des tissus vasculaires, la formation des bourgeons auxiliaires et floraux ([Sauer et al., 2013](#)). La participation de l'auxine dans les réponses au stress a été déduite à partir des observations dont laquelle les gènes associés à la voie de signalisation de

l'auxine sont stimulés chez les plantes exposées aux différents stress abiotiques (Coupe et al., 2006).

Le stress salin induit une accumulation d'auxine chez *Arabidopsis* et sa redistribution à la pointe de la racine, entraînant une inhibition primaire de la croissance des racines, une réduction marquée de la formation de primordia des racines latérales et une augmentation significative de l'allongement des racines latérales existantes (Wang et al., 2009). Ces résultats suggèrent donc que le transport d'auxine semble essentiel pour le remodelage adaptatif de l'architecture des systèmes racinaire sous contrainte saline. En effet, Zörb et al. (2013) ont montré des différences dans les niveaux d'AIA endogènes dans les feuilles et les racines en expansion de deux cultivars de maïs. Ces chercheurs ont observé que le génotype résistant au sel a significativement augmenté les niveaux d'AIA dans les feuilles et a maintenu sa teneur dans les racines. En outre, la salinité a réduit les niveaux d'AIA chez les plantes de maïs, mais l'application d'acide salicylique les a efficacement augmentés (Fahad et al., 2012), ce qui indique que l'équilibre hormonal et la diaphonie sont essentiels à la perception du signal, à la transduction et à la médiation de la réponse au stress. Le stress causé par la salinité provoque une réduction de l'AIA chez le riz (Prakash et Prathapasanan, 1990) ; cependant, le traitement par l'acide gibbérellique pendant le stress salin a partiellement réduit l'effet néfaste de la salinité sur les niveaux d'AIA. De même, Dunlop et Binzel, (1996) ont assisté à la réduction significative dans les niveaux de l'AIA chez la tomate en présence de la salinité. Sakhabutdinova et al. (2003) ont signalé un déclin progressif des niveaux d'AIA dans le système racinaire en raison de la salinité. Afzal et al. (2005) ont documenté que l'application exogène d'AIA aux semences avant le semis atténue l'effet inhibiteur de la croissance du stress salin.

Par ailleurs, Du et al. (2012), (2013) ont constaté que le changement de l'homéostasie d'auxine pouvait influencer sur la synthèse de l'ABA et que l'équilibre de l'homéostasie d'auxine et d'ABA jouait un rôle crucial dans les réponses au divers stress. En effet, l'application exogène d'auxine a entraîné une augmentation significative du rendement des cultures en réduisant l'effet néfaste du stress hydrique (Abdoli et al., 2013). Aussi, en conditions de déficit hydrique, la fermeture des stomates réduit la fixation du CO₂ ce qui perturbe l'activité photosynthétique des plantes (Chatrath et al., 2000) ; cependant, l'inverse a été observé par application de l'AIA dans telle condition (Khalid et al., 2013).

I.3. L'ABA et la salinité

I.3.a. Définition

L'acide abscissique (ABA), une hormone végétale lipophile, est omniprésente dans les plantes inférieures et supérieures et participe aux processus complexes tout au long du cycle de vie des plantes (Javid et al., 2011). L'ABA est considéré comme un messager essentiel dans la réponse adaptative des plantes au stress abiotique et son rôle dans la tolérance au stress a reçu beaucoup d'attention. En réponse aux stress environnementaux, les taux d'ABA endogènes augmentent rapidement, activant des voies de signalisation spécifiques et modifiant les niveaux d'expression génique (O'Brien et al., 2013). Nemhauser et al. (2006) ont rapporté que l'ABA régule au niveau de la transcription jusqu'à 10% des gènes codant pour des protéines. L'ABA agit également comme un signal interne permettant aux plantes de survivre dans des conditions environnementales défavorables (Keskin et al., 2010). L'accumulation d'acide abscissique sous stress salin est un processus de signalisation cellulaire, y compris la perception du signal initial du stress, la transduction du signal cellulaire et la régulation de l'expression des gènes codant pour les enzymes clés dans la biosynthèse et le catabolisme d'ABA (Zhang et al., 2006). Cette phytohormone présente des fonctions inhibitrices lorsqu'elle est accumulée en grandes quantités sous contrainte saline pour protéger le développement des plantes par l'inhibition des processus tels que l'ouverture stomatique et l'expansion de la taille de la plante (A. Waśkiewicz et al., 2016).

I.3.b. Rôle d'ABA sous stress salin

L'exposition des plantes à la salinité est connue pour induire une augmentation des niveaux d'ABA. Par exemple, l'ABA a augmenté dans les feuilles des plantes de *Phaseolus vulgaris* (Cabot et al., 2009) et de maïs (*Zea mays*) (Cramer et al., 2002) traitées par le sel. Saeedipour, (2011) ont testé deux cultivars (sensible et résistante) du riz *Indica* sous des conditions de salinité (0 et 100 mM NaCl) par rapport aux témoins non-stressés. La variété tolérante a pu avoir une plus grande capacité à produire d'ABA que le cultivar sensible, une teneur élevée en ABA chez les feuilles de la variété tolérante pourrait jouer un rôle positif dans la réduction des effets du stress.

Dans d'autres études, l'efficacité d'ABA dans la lutte contre les effets toxiques du stress salin (0, 50 et 75 mM de NaCl) chez le riz a été démontrée par Gurmani et al. (2011). Ces chercheurs ont constaté que l'ABA était le régulateur de croissance de la plante le plus efficace en ce qui concerne la diminution des teneurs en Na⁺ et Cl⁻ et le rapport K⁺/Na⁺,

l'augmentation des concentrations de K^+ et Ca^{2+} , l'accumulation de proline, la teneur en sucre soluble et le rendement en graines [Gurmani et al. \(2011\)](#). Par ailleurs, les teneurs d'ABA ont été déterminées chez les plantes de tomate tolérantes et sensibles au sel sous stress salin ([Amjad et al., 2014](#)). Trois concentrations de NaCl (0, 75, 150 mM NaCl) et de deux concentrations de chlorure de potassium ont été testées (0 ; 4,5 M de KCl) dans une chambre contrôlée. Il est avéré que les espèces tolérantes au sel produisent plus d'ABA et d'éthylène par rapport aux espèces sensibles au sel et au control. Lorsque le K^+ a été appliqué (4,5 mM), les concentrations d'ABA étaient faibles. Le cation K^+ entre en compétition avec Na^+ sous stress salin, augmentant ainsi la teneur en chlorophylle et la conductance stomatique, et aboutissant à une meilleure croissance des plantes ([Amjad et al., 2014](#)).

En plus, [Hamayun et al. \(2010\)](#) ont testé l'impact du NaCl (70 et 140 mM) sur les paramètres de croissance et les niveaux endogènes d'acides abscissique, jasmonique et salicylique chez le soja. L'acide abscissique a été trouvé en des quantités beaucoup plus élevées chez le soja par rapport à d'autres hormones végétales endogènes. Ces chercheurs ont observé que la quantité d'ABA suivait la croissance des plantes et que les teneurs les plus élevées en ABA ont été trouvées aux stades ultérieurs de la croissance et du développement du soja. Ils ont constaté aussi que les teneurs en ABA au niveau des feuilles augmentent sensiblement avec l'exposition des plantes de soja à une concentration croissante du NaCl. Aussi, sous stress salin, de la même manière que l'ABA, la teneur en acide jasmonique endogène a augmenté de façon significative, alors qu'une diminution significative de la teneur en acide salicylique a été observée chez les plantes de soja traitées par le sel ([Hamayun et al., 2010](#)).

Les travaux de [Gómez-Cadenas et al., \(2003\)](#) et [Mengual et al., \(2003\)](#) ont examiné le contenu d'ABA sous contrainte saline (100 mM NaCl) chez des plantes d'agrumes, à savoir *Salustiana scion* (*Citrus sinensis* (L) Osbeck) greffé sur des *Carrizo citrange* (*Citrus sinensis* [L.] Osbeck x *Poncirus trifoliata* [L.] Raf). Ces auteurs ont observé que les plantes non traitées par le régulateur de croissance ont montré une diminution significative de l'activité photosynthétique en réponse au stress salin, une augmentation de la production foliaire d'éthylène et un taux d'abscission élevé à la suite d'une accumulation massive de chlorure foliaire. En revanche, l'addition de 10 μ M d'acide abscissique au milieu nutritif 10 jours avant le traitement par la salinité, a diminué la production d'éthylène et l'abscission des feuilles, généralement induite par l'accumulation du chlorure par un mécanisme qui stimule la synthèse de feuille de l'acide aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) et sa conversion ultérieure en éthylène ([Gómez-Cadenas et al., 2003](#)). Ils ont suggéré que ces changements sont probablement le résultat d'une diminution de la teneur en ions Cl^- toxiques chez les feuilles ([Gómez-Cadenas](#)

et al., 2003). Cependant, Wang et al., (2001) ont étudié les effets de la salinité à court terme (0, 100, 200 et 400 mM NaCl 24 et 48 h) et à long terme (15, 50 et 100 mM NaCl pendant 19 mois) sur l'acide abscissique endogène chez *Iris hexagona*. Les parties centrales et apicales des tiges de tournesol matures contiennent les taux d'ABA les plus élevés, établissant un gradient basipète. Ils ont rapporté que la salinité a également augmenté les teneurs en ABA chez les feuilles jeunes et matures d'*I. hexagona* (Wang et al., 2001).

I.4. Ethylène et salinité

I.4.a. Définition et biosynthèse

L'éthylène (ET), phytohormone gazeuse, intervient dans plusieurs phases de croissance et de développement des plantes, notamment la maturation des fruits, la sénescence des fleurs et l'abscission des feuilles et des pétales, en plus d'être un régulateur essentiel des réponses au stress (Gamalero et al., 2012, Wang et al., 2013; Groen et al., 2014 ; Upreti et al., 2016). La première étape de la biosynthèse de l'éthylène correspond à la conversion de la méthionine en S-Adénosyl-méthionine (SAM). La SAM ainsi formée est ensuite transformée en acide 1-amino-cyclopropane-1 carboxylique (ACC) qui est le précurseur direct de l'éthylène. L'ACC synthétase (ACS) et l'ACC oxydase (ACO) sont les composantes clés de la biosynthèse de l'éthylène, ils jouent le rôle de catalyseur pour la réaction de conversion du SAM en ACC et l'ACC en éthylène (Wang et al., 2002). La biosynthèse d'éthylène est induite dans la plupart des tissus et des cellules végétales (Tsuchisaka et Theologis, 2004). Il est produit durant tout le cycle biologique de la plante, surtout au niveau des tissus méristématiques, les tissus des péricarpes des fruits en maturation et les tissus stressés (Abeles et al., 1992).

L'éthylène est l'une des molécules de la voie respiratoire alternative (AP). Cette voie est active pendant les réponses aux différents stress et aide les plantes à s'adapter aux conditions environnementales défavorables (Waśkiewicz et al, 2016). La voie respiratoire alternative est la deuxième voie, complémentaires à la voie du cytochrome (CP). Elle peut arrêter la production d'espèces réactives d'oxygène (ROS) au cours du stress salin, lorsque la voie du cytochrome est inefficace. L'éthylène et le peroxyde d'hydrogène induisent la voie respiratoire alternative chez les plantes et il semble que l'éthylène est nécessaire pour la voie respiratoire alternative (Waśkiewicz et al., 2016).

L'effet de l'éthylène sur les plantules en culture à l'obscurité est connu sous le nom de la triple réponse et considéré comme un indicateur de la sensibilité de la plante à l'éthylène. L'étude de la triple réponse a permis d'élucider la voie de signalisation de l'éthylène. L'étude

des mutants se fait sur des jeunes plantules car c'est elles, sous l'action de l'éthylène, vont changer de la morphologie par le processus de la triple réponse :

1. Courbure apicale d'autant plus forte que la concentration en éthylène est grande.
2. Inhibition de la croissance racinaire.
3. Arrêt de l'élongation, gonflement de l'hypocotyle.

De nombreuses études de mutagenèse ont permis d'identifier chez *Arabidopsis* plusieurs mutants.

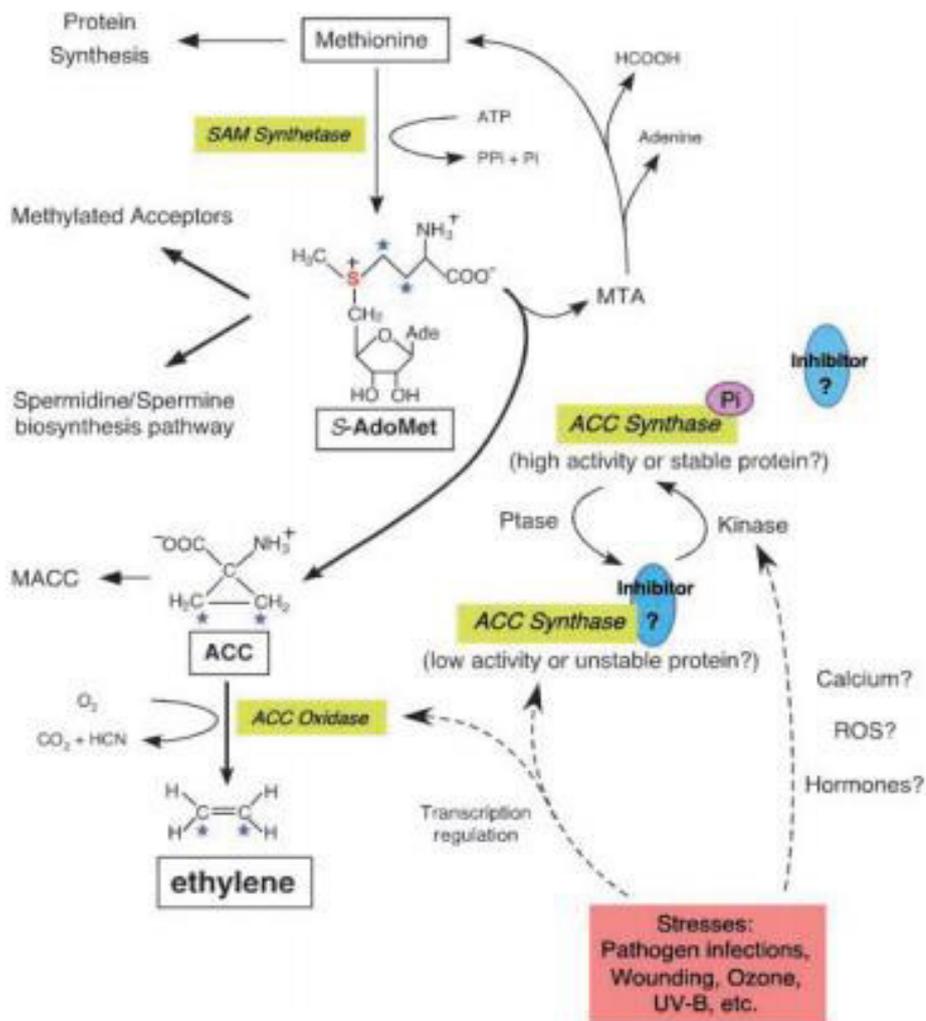


Figure 4. Chaîne de biosynthèse de l'éthylène (Wang et al., 2002).

Les mutants insensibles à l'éthylène ne subissent pas cette triple réponse. On trouve parmi eux (Figure 5):

- ert1 et ert2, mutés sur les récepteurs de l'éthylène.
- ein2 et ein7, éthylène-insensibles.
- ain1, ACC-insensible.

De même, il existe des mutants qui présentent le phénotype, sans avoir de l'éthylène. Ils ont donc échappé à la régulation de l'éthylène :

- ctr, triple réponse constitutive.
- eto1, eto2 et eto3, éthylène sur-productif.

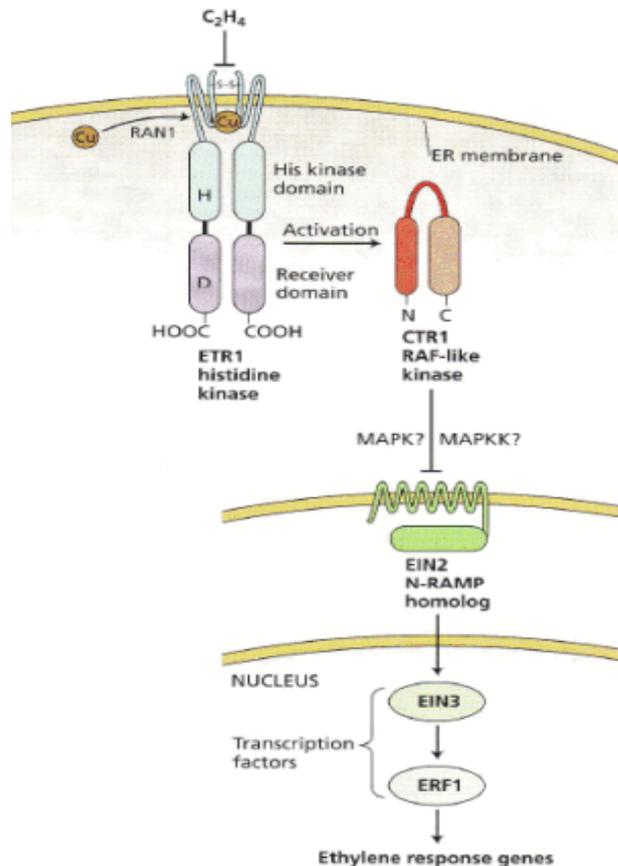


Figure 5. Localisation subcellulaire des gènes de réponse à l'éthylène (<http://www.cours-en-ligne.tk/>).

I.4.b. L'éthylène et la salinité

L'éthylène est communément, connu comme une phytohormone du stress, vu que sa biosynthèse est stimulée en réponse à l'exposition aux stress aussi bien biotique qu'abiotiques. En effet, il a été démontré chez *Arabidopsis* que la réponse au stress dépend d'un changement du niveau d'expression du gène codant pour le récepteur de l'éthylène ETR1 (Zhao et Schaller, 2004). Des résultats similaires ont été reportés chez le tabac, dont le gène NTHK1 codant pour un récepteur d'éthylène est induit en réponses à la salinité (Zhang et al., 2001). Des récentes investigations ont montré que les génotypes de tomate tolérants à la salinité sont les génotypes ayant la plus forte accumulation d'éthylène et d'ABA (Amjed et al., 2014). Ils ont démontré que cette augmentation de la concentration en éthylène et en ABA pendant la réponse au stress salin affecte positivement les processus physiologiques de la plante et contribue à

l'amélioration de la teneur en chlorophylles, de la conductance stomatique et de l'homéostasie des ions. En plus, il apparaît que l'éthylène est impliqué dans l'atténuation de l'inhibition exercée par le stress salin sur la photosynthèse et la croissance (Iqbal et al., 2014).

En revanche, El-Iklil et al. (2000) ont rapporté que la faible production d'éthylène était liée à la tolérance au sel chez la tomate. D'autre part, une production plus élevée d'éthylène a été considérée comme un indicateur de tolérance au sel chez le riz (Khan et al., 1987). Selon Pierik et al. (2006), l'éthylène est connu depuis longtemps comme un inhibiteur de croissance, mais il peut également favoriser la croissance. Achard et al. (2006) suggèrent que chez *Arabidopsis*, la signalisation de l'éthylène favorise la tolérance au sel. En effet, l'éthylène et l'oxyde nitrique (NO) ont été étudiés en termes de leur action protectrice qui module l'homéostasie ionique chez *Arabidopsis calli* sous stress salin. Le mutant éthylène-insensible était plus affecté par le stress salin que la variété sauvage, et le traitement par 100 mM NaCl a provoqué chez le mutant éthylène-insensible un meilleur rapport de K^+/Na^+ et une faible activité de H^+ -ATPase de la membrane plasmique chez *calli* en comparaison à celui de la variété sauvage (Wan Huahua et al., 2009). Selon Amjad et al. (2014), l'éthylène est un agent actif dans l'homéostasie ionique lorsque le stress salin se produit puisqu'il régule l'expression du gène H^+ -ATPase. Dans le même contexte, il a été documenté que le stress salin influence positivement la biosynthèse de l'éthylène, ce qui aide à promouvoir la tolérance au sel en améliorant l'homéostasie K^+/Na^+ (Lockhart, 2013 ; Jiang et al., 2013). D'autre part, Li et al. (2010) ont étudié l'expression de TaDi19A (un gène sensible au sel) et ont rapporté que ce gène non seulement réagissait transcriptionnellement à l'éthylène exogène mais également réduit la sensibilité à l'éthylène chez *A. thaliana* transgénique. Cela indique qu'il est impliqué dans la voie de signalisation de l'éthylène et peut affecter davantage la tolérance à la salinité.

De Grauwe et al. (2008) ont indiqué qu'une voie de réponse fonctionnelle de GAs est nécessaire pour l'augmentation de la biosynthèse de l'éthylène *eto2-1* (mutant surproducteur de l'éthylène) puisque *gai eto2-1* (insensible aux gibbérellines, double mutant éthylène surproductif) ne surproduit pas l'éthylène, montrant la dépendance de l'éthylène des gibbérellines. En outre, il a été montré que l'éthylène a retardé la transition vers la floraison chez les plantes d'*Arabidopsis* sous de courtes journées. Cet effet a été supprimé par le traitement par l'AG (Achard et al., 2007). De plus, il a été rapporté que l'éthylène peut augmenter le taux d'AG pendant l'élongation de l'entrenœud du riz en eau profonde lors de la submersion (Hoffmann Benning et Kende, 1992).

I.4.c. Ethylène-autre hormones

L'interaction entre l'éthylène et l'ABA se produit à des multiples niveaux. Une de ces interactions est au niveau de la biosynthèse. L'ABA endogène limite la production d'éthylène (Tal, 1979, Rakitina et al., 1994, LeNoble et al., 2004). L'éthylène peut aussi inhiber la biosynthèse de l'ABA (Hoffmann-Benning et Kende, 1992). Des études antérieures ont suggéré que l'éthylène et l'ABA peuvent inhiber la croissance des racines (Vandenbussche et Van Der Straeten, 2007; Arc et al., 2013). Chez *Arabidopsis thaliana*, les racines de *etr1-1* et *ein2* sont résistantes à la fois à l'éthylène et à l'ABA, alors que les racines du mutant *abi1-1* résistant à l'ABA et du mutant *aba2* ont des réponses normales à l'éthylène. Ceci suggère que l'inhibition de la croissance des racines par l'ABA nécessite une voie de signalisation fonctionnelle de l'éthylène, mais que l'inhibition de l'éthylène de la croissance des racines est indépendante de l'ABA (Beaudoin et al., 2000, Cheng et al., 2009). Des études récentes ont montré que l'ABA a amélioré la croissance des racines en favorisant la biosynthèse de l'éthylène chez *Arabidopsis* (Luo et al., 2014). Cependant, l'interaction entre l'éthylène et l'ABA dans la régulation de la réponse à l'éthylène du riz (*Oryza sativa*) est largement imprécise (Luo et al., 2014).

L'éthylène en combinaison avec d'autres phytohormones comme l'AJ et l'AS agit souvent en coopération. Ceux-ci sont considérés comme les principaux acteurs impliqués dans la régulation de la défense des plantes contre les ravageurs et les agents pathogènes (Kazan et al., 2015). Comme il a été rapporté par Yin et al. (2015) l'éthylène et l'ABA semblent agir de manière synergique ou antagoniste pour contrôler la croissance et le développement des plantes.

L'éthylène agit en synergie avec l'auxine pour assurer la régulation de plusieurs aspects de croissance et de développement tel que l'élongation de l'hypocotyle (Vandenbussche et al., 2003), la formation du crochet apicale (Li et al., 2004), la croissance et la différenciation du système racinaire (Rahman et al., 2001). Aussi, l'éthylène régule la croissance des racines à travers son action sur la synthèse de l'auxine ainsi que sa distribution (Ruzicka et al., 2007). En outre, l'éthylène assure la régulation transcriptionnelle de plusieurs composantes de la machinerie de transport de l'auxine (Ruzika et al., 2007). Ceci prouve une interconnexion entre les voies de signalisation de l'éthylène et de l'auxine. Kamil et al. (2007) ont suggéré que l'éthylène réalise une activation locale de la voie de signalisation des auxines et régule la croissance des racines en stimulant la biosynthèse de l'auxine et en modulant le mécanisme de transport des auxines. Alors que Saeed et al. (2014) ont rapporté que l'application d'acide gibbérellique pendant la période de salinisation surmonte partiellement l'effet de la salinisation

sur la réduction du taux d'AIA. En plus de son exigence pour la signalisation des GAs dans la racine, l'auxine affecte également la production des GAs dans la tige en régulant positivement l'expression des gènes de biosynthèse des GAs (Nemhauser et al., 2006). Une autre interaction entre le précurseur de l'éthylène (ACC) avec d'autres hormones comme les CK et l'ABA semble également impliquée dans la tolérance au sel en réponse à la tomate (Albacete et al., 2009). Sharp et al. (2000) ont suggéré que l'ABA restreint la synthèse de l'inhibiteur de croissance l'éthylène, maintenant ainsi la croissance, et dans d'autres circonstances telles que l'abscission des feuilles d'agrumes sous salinité, l'ABA stimule apparemment la synthèse de l'ACC (Gómez-Cadenas et al., 1998).

I.6. L'acide jasmonique et la salinité

I.6.a. Définition

L'acide jasmonique (AJ) et ses conjugués sont essentiels pour le développement des organes végétaux, des racines, des trichomes, des tubercules ainsi que la germination des graines. En plus, le gravi-tropisme, les mouvements des feuilles et la détérioration de l'âge des plantes dépendent de ces composés (Wasternack and Hause, 2013 ; Wasternack et al., 2014). Les jasmonates sont actifs comme des molécules de signalisation lors de la transduction du signal sous stress salin (Wasternack et al., 2014).

Chez les cultivars de tomate, le stress salin a induit un niveau plus élevé d'AJ chez la variété tolérante au sel au début du stress salin. Alors que dans le cas de la variété sensible au sel, le contenu en AJ a été abaissé après un jour du stress salin (Javid et al., 2011). De même, chez le riz sensible au sel, la teneur en AJ était plus élevée que celui du riz tolérant au sel (Javid et al., 2011). L'atténuation du stress salin par les jasmonates a été étudiée chez plusieurs espèces tel que la *Glycine max*, *Oryza sativa*, *Pisum sativum*, *Hordeum vulgare*, et *Iris hexagona* (Dar et al., 2015).

I.6.b. Interaction JA-autres hormones

Récemment, Takatsuji et Jiang, (2014) ont rapporté que l'interaction antagoniste entre la signalisation de l'ET et l'AJ avec la suppression simultanée de la signalisation de l'AS sont des caractéristiques de la signalisation hormonale chez le riz. Ce modèle d'interactions n'a pas été observé chez *Arabidopsis*, dans lequel l'ET agit en association avec l'AJ pour affecter négativement la voie de l'AS.

I.7. L'acide salicylique et la salinité

L'AS est une phytohormone de nature phénolique associée au stress biotique mais ces dernières années il y a eu de plus en plus des rapports sur la participation de l'AS dans les réponses des plantes aux stress abiotiques, dont la salinité (Hayat et al., 2010). Sous stress salin, le niveau de l'AS a été augmenté chez le riz (Sawada et al., 2006). De même, l'AS a augmenté dans les racines, mais il n'a pas changé dans les feuilles d'orge en réponse au déficit hydrique (Bandurska et al., 2005). Cependant, la salinité a diminué le niveau de l'AS chez *Iris hexagona* (Wang et al, 2001).

❖ Interactions acide salicylique-autres hormones

La voie de signalisation de l'AS est fortement interconnectée avec les signalisations des autres phytohormones, tel que l'acide jasmonique (JA), l'éthylène (ET) et l'acide abscissique (ABA) (Derksen et al., 2013). Par exemple, la signalisation de l'AJ et l'ET régule négativement la biosynthèse de l'AS au niveau de la transcription (Zheng et al., 2012).

II. Les mycorhizes et la salinité

II.1. Définition et rôle

Les associations mycorhiziennes, entre les racines des plantes et les champignons, sont très fréquemment rencontrées dans presque tous les écosystèmes naturels. Environ 90% des plantes terrestres sont en effet capables de former des mycorhizes. Ces associations racine-champignon forment une symbiose qui joue un rôle essentiel dans l'absorption des éléments minéraux dans les écosystèmes terrestres. Les deux partenaires s'échangent mutuellement des éléments nécessaires à leur bon développement : les champignons (hétérotrophes) fournissent des éléments minéraux à la plante (autotrophe), en échange à de molécules carbonées issues de la photosynthèse.

L'établissement de la symbiose (AM) commence par la colonisation d'une racine compatible par les hyphes produits par les propagules de champignons (AM). Suite à ce stade asymbiotique du champignon, le premier stade de la colonisation mycorhizienne est la formation d'un appressorium à la surface de la racine à partir duquel le champignon peut pénétrer dans l'épiderme et le cortex racinaire pour former les structures intracellulaires spécialisées que sont les pelotons et les arbuscules (Requena et al, 2007). Lors du stade pré-symbiotique, c'est un dialogue chimique entre le champignon et la racine compatible qui permet la rencontre des deux partenaires. Des exsudats racinaires de la plante hôte induisent la

germination des spores, la croissance et la ramification de l'hyphe (Buée et al., 2000), ce qui augmente les chances du champignon d'entrer en contact avec une racine.

Après la formation de l'appressorium, une ouverture de l'épiderme de la racine, permet le passage de l'hyphe qui peut alors progresser à travers les cellules du cortex externe. Après ce passage intracellulaire dans les couches superficielles du cortex, le champignon sort des cellules et passe par l'apoplaste au niveau du cortex interne et peut proliférer le long de l'axe longitudinal de la racine. L'hyphe forme alors des embranchements qui pénètrent dans les cellules du cortex interne et forment des arbuscules. Ainsi, l'interface champignon-cellule racinaire est toujours composée des membranes des deux partenaires et il en résulte entre les deux un espace péri-arbusculaire où les éléments échangés peuvent être transférés ou accumulés. Les structures intracellulaires que sont les arbuscules constituent le lieu d'échanges de nutriments entre la plante et le champignon.

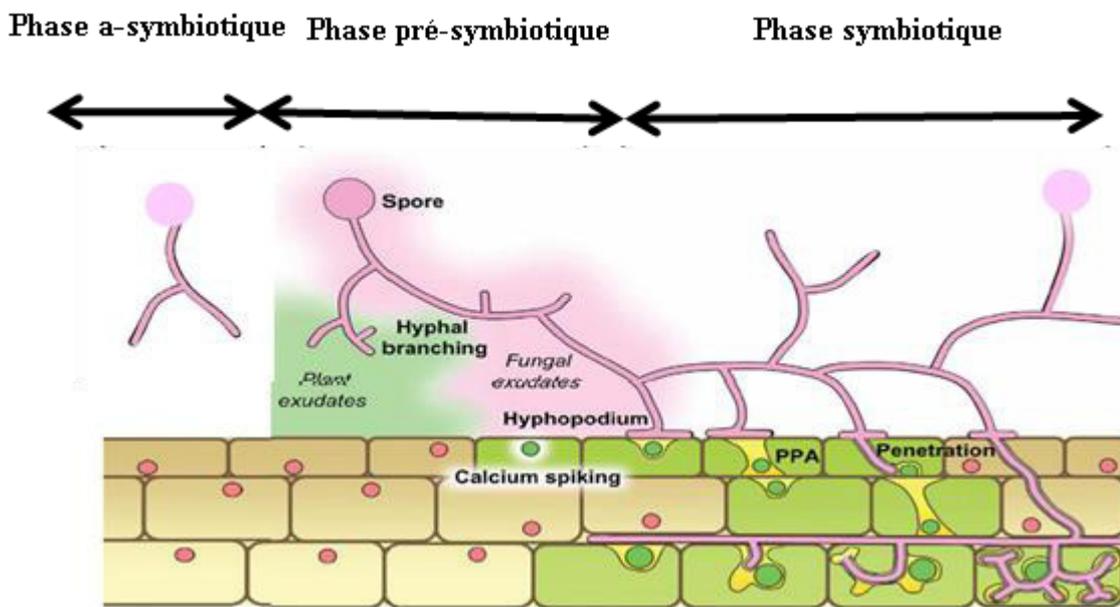


Figure 6. Schéma des différentes étapes de colonisation des champignons AM (adapté d'après Bonfonte et Genre, 2010).

La phase a-symbiotique : le champignon germe et forme quelques ramifications sans l'aide ou la présence du partenaire végétal.

La phase pré-symbiotique : échanges de signaux diffusibles sans contact direct entre les deux partenaires. La plante secrète des exsudats perçus par le champignon, induisant sa ramification et son activité métabolique. Le champignon produit lui aussi des signaux perçus par les cellules racinaires, induisant des variations de teneurs en calcium dans le cytoplasme et les noyaux, ainsi que l'activation de gènes végétaux.

La phase symbiotique : le champignon forme un hyphopode à la surface de l'épiderme, la plante met en place un appareil de pré-pénétration (PPA) pour guider le développement du champignon aux différentes couches de cellules jusqu'à cellules du cortex interne où sont mis en place les arbuscules et

où ont lieu les échanges. Ensuite le champignon peut finir son cycle de développement et former une nouvelle génération des spores.

II.2. Protection contre les stress abiotiques

Une caractéristique très intéressante des mycorhizes est leur effet protecteur pour la plante hôte, que ce soit face à des stress abiotiques ou biotiques. La salinité est l'un des facteurs abiotiques le plus rencontré par les plantes et l'association avec les mycorhizes permet de réduire les symptômes du ce stress.

II.2.a. AM-croissance des plantes

La mycorhization a été trouvée efficace pour l'amélioration de la croissance des plantes hôtes. [Abdel Latef et Chaoxing, \(2011, 2014\)](#) ont récemment rapporté que, bien que le stress salin a réduit, respectivement, la production de matière sèche de plantes de tomate et de poivron dans tous les traitements appliqués, les plantes mycorhizées poussent mieux par comparaison aux plantes non mycorhizées. La colonisation des racines par *G. mosseae* augmente la croissance des plantes de maïs quel que soit le niveau de P et avec ou sans NaCl ([Feng et al., 2002](#)). En revanche, chez la tomate, le stress salin a nettement réduit la matière sèche des racines, des tiges, des feuilles et de la biomasse totale ainsi que la surface foliaire par rapport aux témoins ([Abdel-Latef and Chaoxing, 2011](#)). L'effet de l'AMF sur la matière sèche des plantes de tomates a été plus prononcé dans la biomasse des parties aériennes que les racines probablement due à l'allocation d'une plus grande proportion de glucides à la tige par rapport à la racine chez les plantes mycorhizées ([Abdel-Latef and Chaoxing, 2011](#)). Chez les plantes d'acacia (*Acacia nilotica*), les poids secs des racines et des tiges ont diminué en fonction de l'augmentation de la salinité et il y avait une influence significative de l'inoculation par l'AMF sur la croissance des plantes indépendamment des niveaux de salinité. Bien que les niveaux élevés de salinité ont réduit la production de la biomasse des racines et des tiges chez les AM et non-AM plantes, la production de matière sèche était plus élevée chez les AM-plantes d'*Acacia* ([Giri et al., 2003, 2007](#)). D'autres part, l'amélioration de la croissance des plantes de *Lotus glaber* par *G. intraradices* était plus évidente en présence de 200 mM de NaCl ce qui démontre la capacité de l'AMF à réaliser son activité symbiotique en particulier en conditions de stress ([Sannazzaro et al., 2006](#)).

Dans d'autres études similaires, le stress salin a réduit le diamètre de la tige, le nombre et la longueur des parties aériennes et la teneur en nutriments des plantes, mais la colonisation par l'AMF a atténué tous ces effets négatifs. L'inoculation par *G. mosseae* a augmenté la croissance des parties aériennes et des racines de 163% et 295% respectivement dans un milieu non salin,

tandis que les valeurs correspondantes pour les plantes salinisées étaient de 239% et 468% en conditions salines (Porrás-Soriano et al., 2009). Ce résultat confirme une grande efficacité de l'AMF sous contrainte par rapport aux conditions non stressantes.

II.2.b. AMF-homéostasie ioniques

Différentes études ont montré que les champignons mycorhiziens arbusculaires influent positivement la composition des nutriments minéraux des plantes en conditions du stress salin (Giri et al., 2003, 2007), parmi ces éléments on cite :

❖ Le phosphore

Le phosphore est un macro-élément essentiel dans la plante. Sous contrainte saline, l'absorption et la concentration de P diminuent dans les tissus végétaux ce qui entraîne une réduction de la croissance des plantes, une coloration verte foncée des feuilles, la production de tiges minces, et la sénescence des feuilles les plus âgées (Evelin et al., 2012). Le renforcement de l'absorption de P par l'AMF a été fréquemment rapporté et considéré comme l'une des principales raisons de l'amélioration de la croissance des plantes stressées colonisées par l'AMF (Al-Karaki, 2000; Ruiz-Lozano and Azcón, 2000). L'amélioration de l'absorption de phosphore par les mycorhizes à arbuscules chez des plantes cultivées sous des conditions salines peut contribuer au maintien de l'intégrité de la membrane vacuolaire et facilite la compartimentation des ions Na^+ à l'intérieur des vacuoles. Cela empêche les ions Na^+ d'interférer avec les voies métaboliques de la croissance des plantes, réduisant ainsi les impacts négatifs de la salinité (Cantrell et Linderman, 2001). L'amélioration de la nutrition en P chez les plantes inoculées peut améliorer leur taux de croissance et augmenter leur production des antioxydants (Kapoor et al., 2013).

❖ Le potassium

Le potassium joue un rôle clé dans le métabolisme de la plante. Il est essentiel pour l'activation d'une gamme de réactions enzymatiques, les activités stomatiques, la synthèse des protéines (Blaha et al., 2000) et le maintien de la pression osmotique de la vacuole cellulaire et la turgescence (Evelin et al., 2012). L'inoculation des plantes par des mycorhizes à arbuscules peut inverser l'effet de la salinité sur la nutrition en potassium et en sodium. Les mycorhizes peuvent améliorer l'absorption de K^+ dans les conditions salines (Abdel Latef et Chaoxing 2011, Evelin et al., 2012), et empêcher la translocation de Na^+ aux parties aériennes. L'accumulation élevée de K^+ chez les plantes mycorhizées cultivées en présence du sel pourrait être bénéfique pour le maintien d'un rapport élevé de K^+/Na^+ ainsi que l'équilibre ionique au niveau du cytoplasme (Ruiz Lozano et al., 2012).

❖ Le sodium

L'amélioration de la croissance chez les plantes mycorhizées par rapport aux plantes non mycorhizées, peut être expliquée par la faible teneur en Na^+ (Giri et al., 2007, Abdel Latef et Chaoxing, 2011). Il y a des rapports contrastés qui montrent que les mycorhizes augmentent parfois l'absorption de Na^+ (Allen et Cunningham, 1983), par la plante hôte tandis que d'autres suggèrent que les plantes inoculées ont des teneurs faibles en Na^+ (Abdel Latef et Chaoxing, 2011; Evelin et al., 2012) en présence du sel. Cela indique la possibilité d'un mécanisme de régulation dans la plante afin de modifier la concentration des ions Na^+ (Evelin et al., 2009, Kapoor et al., 2013).

❖ Rapport K^+/Na^+

L'inoculation par l'AMF a une influence remarquable sur l'acquisition et les concentrations tissulaires de Na^+ et K^+ (Hajiboland et al., 2010). L'accumulation élevée de K^+ chez les AM-plantules en conditions du stress salin conduit à maintenir un rapport K^+/Na^+ élevé, empêchant la perturbation des processus métaboliques et l'inhibition de la synthèse des protéines. Dans une expérience en pot, les plantes de tomate mycorhizées cultivées dans du sol salin avaient une absorption plus importante de Na^+ que celle de non-AM plantes (Hajiboland et al., 2010).

Afin d'étudier si l'AMF peut empêcher l'absorption de Na^+ toxique en réponse à la salinité, un travail pionnier a été entrepris en utilisant la méthode d'émission de rayons-X induite par les protons (PIXE : proton-induced X-ray emission) (Hammer et al., 2011), ils ont montré que les ions Na^+ sont exclus de l'entrée des cellules AMF tandis que la concentration de K^+ , Ca^{2+} et Mg^{2+} était significativement élevée dans les spores et les hyphes comparativement au sol environnant (Hammer et al., 2011). Ces résultats ont révélé que les champignons mycorhiziens agissent comme la première barrière pour la sélection des ions et l'AMF soulage le stress salin chez les plantes en présélectionnant les nutriments et en empêchant les ions salins toxiques d'entrer dans la plante. Ce mécanisme de présélection dans l'AMF pourrait bien expliquer le rapport souvent plus élevé de K^+/Na^+ chez les plantes AM (Hammer et al., 2011). L'absorption sélective des ions est ainsi le mécanisme principal des plantes AM pour la protection contre le déséquilibre ionique causé par la salinité (Hajiboland et al., 2013).

❖ Le calcium

Le calcium a des rôles importants dans le maintien de l'intégrité de la structure de la paroi cellulaire ainsi que la régulation du transport et de la sélectivité ionique (Maathuis, 2009 ; Evelin et al., 2012). Une concentration élevée en Ca^{2+} chez des plantes mycorhizées par rapport aux plantes non-mycorhizées peuvent atténuer les effets toxiques de NaCl en induisant un

rapport élevé de K^+/Na^+ conduisant à une adaptation au sel (Rabie et Al Madini, 2005; Evelin et al., 2009).

En outre, une forte concentration en Ca^{2+} peut également améliorer la colonisation et la sporulation des mycorhizes (Evelin et al., 2012). D'autre part, Giri et al. (2004) ont observé aucun changement visible dans l'absorption de Ca^{2+} chez les plantes mycorhizées et non-mycorhizées de l'Acacia sous contrainte saline. Donc, il a été suggéré que les mycorhizes peuvent ne pas être efficaces dans l'absorption des nutriments, tels que Ca^{2+} .

❖ Le magnésium

Le magnésium est un macro-élément qui constitue une partie intégrante de la molécule de chlorophylle (Evelin et al., 2012). Les mycorhizes à arbuscules peuvent augmenter la concentration de chlorophylle, en augmentant l'absorption du Mg^{2+} par la plante hôte (Giri et al., 2003 ; Abdel Latef et Chaoxing, 2011). Ceci suggère que le sel interfère moins avec la synthèse de la chlorophylle chez les plantes mycorhizées que chez les plantes non-mycorhizées (Giri et Mukerji, 2004). L'amélioration de l'absorption de Mg^{2+} peut augmenter la concentration en chlorophylle et donc améliorer l'efficacité photosynthétique ainsi que la croissance de la plante (Evelin et al., 2009). Récemment, Evelin et al. (2012) ont constaté que le NaCl et la colonisation mycorhizienne avaient peu ou pas d'effet sur la concentration de Mg^{2+} chez les plantes du fenugrec. Cela peut être attribué à l'élimination de la compétition entre Ca^{2+} et Mg^{2+} (Evelin et al., 2012).

Plusieurs résultats indiquent que les plantes AM ont une plus grande capacité d'absorption de nutriments (en particulier P) que les plantes non-AM à tous les niveaux de salinité. Une influence positive de l'AMF sur la nutrition minérale des plantes cultivées dans les conditions du stress salin peut être considérée comme une stratégie de tolérance au stress salin chez les plantes. En outre, la croissance améliorée des plantes et l'acquisition de nutriments démontrent le potentiel de la colonisation d'AMF pour protéger les plantes contre le stress salin dans les sols pauvres en nutriments (Hajiboland et al., 2013).

II.3. Concentration de chlorophylle

L'inoculation mycorhizienne arbusculaire influe positivement la concentration en chlorophylle des feuilles. Les concentrations de chlorophylle sont généralement réduites par la salinité en raison de la suppression des enzymes spécifiques responsables de la synthèse des pigments photosynthétiques (Murkute et al., 2006). La réduction de l'absorption de minéraux tels que le Mg^{2+} suite à un effet antagoniste du Na^+ sur l'absorption de Mg^{2+} , nécessaire à la biosynthèse de la chlorophylle, réduit également la concentration de la chlorophylle des feuilles (Sheng et

al., 2008 ; Giri et al., 2003 ; Wu et al., 2010). Par ailleurs, chez la tomate, l'augmentation de la salinité a entraîné une réduction de la teneur en chlorophylle par rapport aux plantes témoins. Cependant, la colonisation mycorhizienne a nettement amélioré la concentration de chlorophylle par rapport aux plantes non-AM à la fois en conditions témoins et salines (Abdel-Latef and Chaoxing, 2011). De même, une teneur plus élevée en chlorophylle des feuilles des AM-plantes sous des conditions salines a également été observée par d'autres auteurs (Colla et al., 2008 ; Kaya et al., 2009 ; Hajiboland et al., 2010).

II.4.c. Photosynthèse

La photosynthèse est l'un des principaux processus affectés par le stress salin (Baker et al., 2008 ; Chaves et al., 2009). Une diminution significative du taux net d'assimilation, de la transpiration et de la conductance stomatique chez les agrumes non-AM et AM a été observée chez les plantes traitées par le sel (Wu et al., 2010). Cependant, les AM-plants ont eu un taux net d'assimilation, une transpiration et une conductance stomatique plus élevée que chez les plants non-AM sous stress salin. Des résultats similaires ont été obtenus chez le laitue (*Lactuca sativa* L.) par Ruiz-Lozano et al. (1996), chez le maïs (Sheng et al., 2008) et chez la tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Hajiboland et al. (2010) sous contrainte saline.

Les plantes de basilic (*Ocimum basilicum* L.) inoculées atteignent sous stress salin des niveaux de capacités photosynthétiques même supérieures à celles des plantes non-stressées (Zuccarini and Okurowska, 2008). En plus, les plantes de basilic inoculées ont souvent une plus grande capacité d'assimilation de CO₂ en raison d'une conductance stomatique élevée. Donc, une conductance stomatique élevée due à la colonisation mycorhizienne des racines provoque une perte d'eau plus importante chez les AM-plantes de tomate (*Solanum lycopersicum* L.), mais les relations hydriques ne sont pas perturbées (Hajiboland et al., 2010). En effet, l'augmentation du potentiel hydrique des parties aériennes et la diminution de la concentration d'ABA dans la sève du xylème observée chez les AM-plantes à faible potentiel hydrique (Augé et al., 2008), ont démontré une amélioration de l'absorption d'eau chez les AM-plantes en raison du changement de la morphologie des racines (Wu et al., 2010).

III. Relation phytohormones-mycorhize

Plusieurs travaux ont montré que les hormones végétales de croissance (auxines, gibbérellines, cytokinines, acide abscissique, éthylène) ainsi que les hormones de défenses (acide jasmonique et acide salicylique) affectent la mycorhization et que, réciproquement, la présence du champignon dans les racines engendre des variations de concentration des hormones végétales

(Hause et al., 2006 ; Herrera-Medina et al., 2007). Les phytohormones interagissent également pour réguler l'établissement et le fonctionnement de la symbiose AM (Foo et al., 2013 ; Bucher et al., 2014 ; Gutjahr, 2014). Certaines hormones contrôlent les premières étapes de l'interaction médiatisant la signalisation pré-symbiotique, tandis que d'autres régulent les adaptations morphologiques des racines pour accommoder le champignon, et contrôlent l'extension de la colonisation des champignons ou contrôlent la fonctionnalité de la symbiose (Pozo et al., 2015) (Figure 6). L'ABA et l'auxine régulent positivement le développement et la fonctionnalité des arbuscules (Martin-Rodriguez et al., 2011 ; Etemadi et al., 2014), ainsi des effets positifs et négatifs ont été décrits pour les jasmonates (Wasternack & Hause, 2013). Par contre, les gibbérellines biologiquement actives suppriment le développement des arbuscules (Foo et al., 2013, Martin-Rodriguez et al., 2014). Le complexe gibbérelline-DELLA peut jouer un rôle central dans le contrôle de la symbiose en fonction de l'état physiologique de la plante dans des conditions environnementales particulières (Pozo et al., 2015). L'acide salicylique, l'éthylène et les cytokinines ont des effets négatifs sur les étapes de pénétration du fongique ou de la colonisation des racines (Foo et al., 2013). Les interactions principalement antagoniques de l'ABA-éthylène et des ABA-gibbérellines régulent respectivement le développement d'AM et la formation d'arbuscule (Martin-Rodriguez et al., 2011 ; Gutjahr, 2014). Les éléments de la signalisation du sucre interagissent également avec les jasmonates et les brassinostéroïdes pour moduler les mycorhizes (Bitterlich et al., 2014).

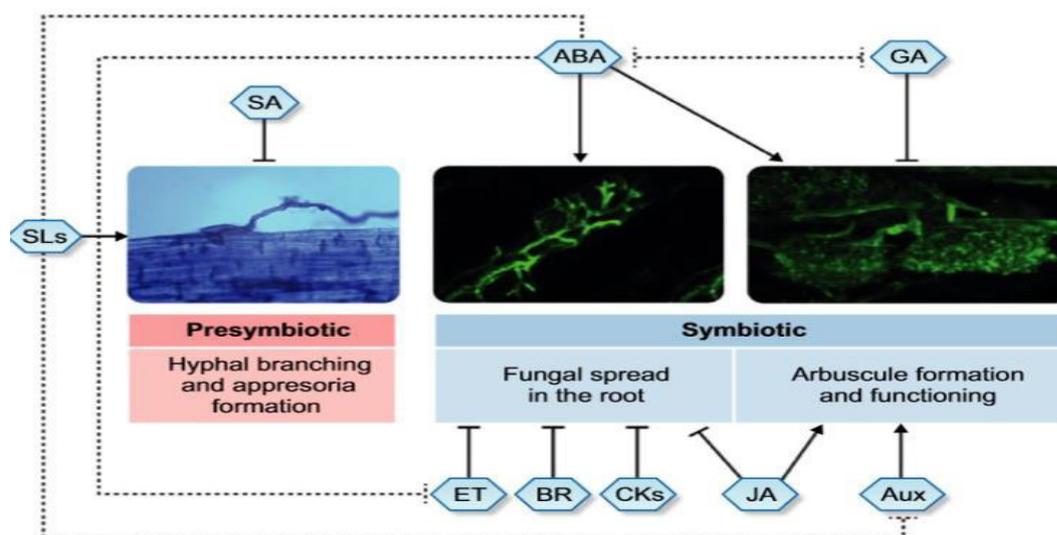


Figure 7. Régulation des phytohormones de la formation et du fonctionnement des mycorhizes arbusculaires (AM). Le schéma résume le rôle des hormones végétales à différents stades de développement des mycorhizes (présymbiose, ramification hyphe fongique et formation d'appressorium, colonisation symbiotique du cortex racinaire, formation et fonctionnement des arbuscules). Les effets positifs et négatifs sont illustrés par

des flèches et des barres à extrémités franches, respectivement, et des lignes pointillées indiquant des interactions suggérées pour jouer un rôle dans la régulation d'AM. Des fonctions multiples peuvent être envisagées pour un groupe hormonal particulier et, à l'inverse, plusieurs hormones interviennent pour affiner des fonctions particulières. ABA : acide abscissique ; Aux: auxins; BR: brassinostéroïdes; CK: cytokinines; ET: éthylène; GA: gibberellines; JA: jasmonates; SA: acide salicylique; SL, strigolactones. (Poza et al., 2015) *New Phytologist* (2015) 205 : 1431-1436.

III. a. Les mycorhizes modifient l'homéostasie des phytohormones sous stress salin

L'homéostasie des phytohormones est modifiée chez les plantes mycorhizées, et cette altération a été associée à leur tolérance élevée aux stress (Fernandez et al., 2014 ; Selosse et al., 2014). La formation des mycorhizes arbusculaires modifie l'architecture des racines qui est importante pour l'ancrage, l'absorption d'eau et de nutriments, l'association des plantes et la tolérance au stress. L'architecture des racines est régulée par l'action concertée des cytokinines, des auxines dont les concentrations sont altérées dans les mycorhizes (Fusconi et al., 2014).

❖ **ABA** : La symbiose peut également modifier les propriétés hydrauliques des racines, régulées par l'ABA, ce qui augmente l'absorption de l'eau de la plante dans des conditions défavorables (Ruiz-Lozano et al., 2012). En effet, les mycorhizes à arbuscules sont capables d'alter les niveaux endogènes d'ABA et l'adapter aux différents stress environnementaux, y compris la salinité (Estrada-Luna et David, 2003). Il a été rapporté que les plantes inoculées sont moins touchées par la salinité que les plantes non-inoculées, et par conséquent, moins de taux d'ABA qui sont accumulés chez les plantes mycorhizées. Toutefois, en fonction des propriétés de la plante hôte, les effets des espèces fongiques (AMF) sur la teneur en ABA diffèrent chez les plantes hôtes (Evelin et al., 2009, Porcel et al., 2012, Miransari et al., 2014). En effet, Sannazzaro et al. (2007) ont rapporté que le contenu en spermine des plantes mycorhizées de (*Lotus globosus*) tend à réguler l'activité d'ABA qui a été trouvée élevée dans les parties aériennes des plantes mycorhizées. Néanmoins, certains chercheurs ont trouvé une baisse d'accumulation d'ABA chez les plantes de Lettuce inoculées par *Glomus intraradices* et traitées par le sel par rapport aux plantes non-inoculées (Evelin et al., 2009).

❖ **Cytokinines** : Les cytokinines (CKs) constituent une classe de phytohormones qui régule de nombreux aspects fondamentaux du développement des plantes (Kieber and Schaller, 2014; Werner and Schmölling, 2009). Les plantes colonisées par les champignons AM ont généralement des niveaux de CK améliorés dans les parties aériennes et les racines par rapport aux non-AM (plantes NAM) (Shaul-Keinan et al., 2002). Drüge and Schonbeck, (1992) ont observé une forte corrélation entre l'augmentation des taux de CKs, l'amélioration

de la photosynthèse, l'augmentation de croissance des AM-plantes, et ils ont suggéré que la CK fait partie de l'effet positif de l'AM sur la performance des plantes. Cependant, cette hypothèse a été contestée car la corrélation n'a pas été toujours observée (Danneberg et al., 1993). Les champignons AM, cependant, n'augmentent pas toujours simultanément les niveaux de CKs dans les parties aériennes et les racines et peuvent même le réduire dans les racines dans des conditions spécifiques. Une augmentation plus forte de la teneur en CKs des parties aériennes accompagnée de niveaux élevés de CKs racinaires a été associée à une réponse positive de la croissance de la plante à la symbiose AM (Drüge and Schonbeck, 1992 ; Yao et al., 2005). Cosme et al. (2016) suggèrent que les altérations spécifiques des niveaux de CKs des tiges et des racines jouent un rôle important dans la relation entre l'homéostasie de CKs et la croissance des plantes AM. Le CKs des tiges semble affectant positivement le fonctionnement d'AM, améliorant potentiellement la voie d'AM pour l'absorption de P, tandis que les CKs de la racine évitent le parasitisme fongique, éventuellement en limitant la capacité relative du puits C du champignon. Par conséquent, les effets positifs généraux des champignons AM sur les niveaux de CKs dans les tiges et les racines pourrait être nécessaire pour équilibrer l'échange de C pour P entre symbiotes et par conséquent pour l'amélioration de la croissance des AM-plantes (Cosme et al., 2016). De même, des résultats contradictoires ont été trouvés dans les études génétiques. En revanche, ils ont observé une augmentation de la colonisation par AM chez le tabac transgénique 35S: CKX2 déficient en CK (*Nicotiana tabacum*) (Cosme and Wurst, 2013), ainsi que chez le pois mutant E151 (CK-overproducing) (Jones et al., 2015). Ainsi, la CK semble avoir un rôle évasif dans la symbiose AM, et il n'est pas encore clair pourquoi les AM-plantes ont généralement des niveaux de CKs améliorés dans les parties aériennes et les racines (Barker and Tagu, 2000 ; Cosme et al., 2016).

❖ **Auxine**: L'auxine semble améliorer la colonisation des hyphes, et la perception de l'auxine est nécessaire pour la formation des arbuscules (Etemadi et al., 2014 ; Hanlon and Coenen, 2011). Martínez-Medina et al. (2010) ont montré des changements significatives dans les concentrations de plusieurs hormones chez les plantes mycorhizées de melon en fonction du champignon AM impliqué, en particulier celle de l'AIA et du précurseur d'éthylène 1-aminocyclopropane-1-acide carboxylique (ACC) par rapport aux plantes non-inoculées, alors que la teneur en AJ a augmenté dans les racines des plantes mycorhizées d'orge, de concombre et de *Medicago truncatula* (Vierheilig and Piche, 2002; Meixner et al., 2005; Stumpe et al., 2005).

❖ **Gibbérellines** : Contrairement à l'ABA, l'acide gibbérellique (AG) régule négativement la formation d'arbuscule par dégradation des protéines DELLA, qui sont nécessaires pour la formation d'arbuscule (Foo et al., 2013 ; Yu et al., 2014). Dans le même contexte, Foo et al. (2013) ont démontré que la formation arbuscule dépend du contenu en l'AG dans les racines de la plante, tandis que d'autres rapports antérieurs ont suggéré que l'AMF produit des GAs. En effet, Shaul-Keinan et al. (2002) ont montré des taux élevés de GA₁ biologiquement actif et de son produit de désactivation GA₈ dans les racines des plantes de tabac colonisées par l'AM par rapport aux plantes témoins.

❖ **L'éthylène** : Klop Holz et al. (2011) ont montré que le champignon AM *Glomus intraradices* sécrète une protéine, la protéine sécrétée 7 (SP7), qui interagit avec un facteur de réponse à l'éthylène pour supprimer la signalisation d'éthylène, tandis que Foo et al. (2013) ont suggéré que l'éthylène peut réguler négativement le développement des mycorhizes lorsque les niveaux d'éthylène sont élevés au-dessus des niveaux bas.

❖ **Le Jasmonate** régule positivement la formation des arbuscules mais régule négativement la propagation fongique à l'intérieur des racines, éventuellement en limitant le C attribué aux racines colonisées ou en augmentant les défenses radiculaires (Gutjahr et al., 2015; Wasternack and Hause, 2014). L'acide jasmonique et ses dérivés jouent un rôle majeur dans la symbiose AM (Morcillo et al., 2012). L'AJ agit différemment aux différents stades de la colonisation mycorhizienne (Foo et al., 2013). Ils pensent qu'ils sont impliqués dans l'établissement de champignons AM chez une plante hôte (Hause et al., 2007). Les cellules contenant les cellules d'arbuscules actives activent des gènes, ce qui est évident par une augmentation du niveau d'AJ endogène chez les racines mycorhiziennes (Hause et al., 2002). Cette augmentation d'AJ peut être une raison pour la résistance importante des plantes mycorhizées. Chez les plantes de tomate, la voie de l'AJ est impliquée dans l'amorçage de la défense par l'AMF lors d'une attaque herbivore (Song et al., 2012). En outre, l'apport exogène de l'AJ augmente la colonisation mycorhizienne en modifiant la régulation du partage des glucides chez les plantes de tomate (Tejeda-Sartorius et al., 2008). Ainsi, pour un établissement réussi de l'AMF, une augmentation d'AJ est une exigence nécessaire (Hause and Fester, 2005). Les réponses de défense régulées par l'AJ chez les plantes mycorhiziennes peuvent être observées dans les tissus supérieurs, en particulier ceux qui ont été colonisés par *G. mosseae* (Poza et al., 2009).

L'acide salicylique : L'acide salicylique ralentit la croissance des champignons sans changer la colonisation finale (Herrera-Medina et al., 2003).

CHAPITRE II

MATERIEL ET METHODES

1. Les objets d'étude :

L'étude de nos objectifs de cette thèse a été réalisée sur les organismes suivants :

- La tomate (*Solanum lycopersicum*. L) : deux variétés TT-115 (hybride) et Rio Grande (fixée).
- La tomate (*Solanum esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), deux mutants : *Never ripe* (Nr) et *Epinastic* (Epi).
- *Rhizophagus irregularis* comme champignon mycorhize à arbuscules (AM).

I.1. L'inoculum mycorhizien

Rhizophagus irregularis est le champignon AM choisi pour notre étude. Ce champignon est capable de se développer et de coloniser le système racinaire de la tomate en présence de la salinité. Le champignon a été obtenu à partir de la collecte expérimentale de la station de terrain de Zaidín, Grenade (EEZ6). L'inoculum fongique AM a consisté en un mélange de sol rhizosphérique provenant de culture en pot (*Sorghum sp.*) contenant des spores, des hyphes et des fragments de racines mycorhizés, avec une ineffectivité potentielle de ~35 propagules infectieuses par gramme d'inoculum (Kohler et al., 2008).

I.2. Colonisation mycorhizienne du système racinaire

A la fin de la culture, les racines des plantes sont séparées du substrat de culture et les biomasses fraîches sont pesées. Une partie des racines fraîches est conservée pour la détermination de la colonisation mycorhizienne. La colonisation fongique AM a été déterminée 4 semaines après l'inoculation par *Rhizophagus irregularis*. Les segments des racines de trois plantes sélectionnées au hasard par traitement ont été récoltés à la fin de la récolte pour déterminer le pourcentage de colonisation. Les segments des racines ont été nettoyés avec 10% de KOH et colorés avec 0.05% de bleu de trypan dans du lactophénol comme décrit par (Phillips et Hayman, 1970). Le pourcentage de la longueur des racines colonisées par les champignons AM a été calculé par la méthode des intersections

(Giovannetti et Mosse, 1980). Les comptes positifs pour la colonisation AM comprenaient la présence de vésicules ou d'arbuscules ou de mycélium typique dans les racines.

II. La plante hôte

Le travail a porté sur des plantes de tomate cultivées (*Solanum lycopersicum*. L et *Solanum esculentum* Mill). C'est est une plante annuelle, elle appartient à la famille botanique de *Solanacées*.

Elle est choisie pour sa grande importance économique. Aussi, c'est une espèce dont le génome a été récemment séquencé, et elle est employée comme modèle pour l'étude des réponses physiologique, biochimique et moléculaires au stress salin. La tomate est la troisième espèce cultivée au monde, après la pomme de terre et la patate douce, et le deuxième légume le plus consommé (De Broglie et Guérout, 2005). Ce légume (fruit) représente donc un enjeu économique, et est soumis à une concurrence importante. Cent cinquante (150) millions de tonnes de tomates sont produites annuellement dans le monde ; Cette production se répartit sur tous les continents : 44% en Asie, 22,5% en Amérique, 21,5% en Europe, 12% en Afrique (Grasselly et al., 2000).

II.1. Variétés Rio Grande et TT-115

La tomate Rio Grande est une variété fixée de type Roma originaire d'Italie. C'est une variété de croissance indéterminée, à fruits rouge très ferme, de forme ovoïde/allongée et de gros calibre. Elle est productive, vigoureuse et de maturation moyennement précoce. Elle présente une excellente résistance aux maladies et aux parasites. Elle est très bien adaptée aux températures extrêmes. Cette variété est bien adaptée aux journées chaudes et aux nuits froides.

La tomate est un aliment diététique riche en eau et pauvre en calories. Le fruit renferme aussi beaucoup d'éléments minéraux (potassium, magnésium) et des vitamines, dont le plus important en quantité est la vitamine C (ou acide ascorbique). Lorsque le fruit est mûr, il contient aussi des pigments de la famille des caroténoïdes. Le β -carotène possède une activité de provitamine A. Le lycopène, aussi présent en grande quantité dans le fruit mûr (entre 3 et 8 mg/100 g de matière fraîche) mais surtout dans les concentrés de tomate (30 mg pour 100 g de concentré), joue un rôle d'antioxydant dans l'alimentation humaine et la prévention de certains cancers. Son importance économique ainsi que la disponibilité d'importantes

ressources génomiques et génétiques pour cette plante, font d'elle, un modèle pour l'étude des *solanacées* et pour les études sur le développement du fruit charnu.



Figure 1. Photo de *Solanum lycopersicum*. L cv. Rio Grande (stade fruits mûrs).



Figure 2. Photo de *Solanum lycopersicum*. L cv. TT-115 (stade végétatif).

II.2. Variétés Micro Tom, deux mutants : *Never ripe* et *Epinastic*

Les mutants sont l'outil génétique classique et probablement le plus fiable pour évaluer les phénomènes biologiques dans les organismes vivants. Chez la tomate (*Solanum lycopersicum* L. Syn. *Lycopersicum esculentum* Mill.) la structure de la plante permet la détection d'une large gamme de variations héréditaires. Travailler avec des mutants, cependant, tend à être limité par la différence des antécédents génétiques, ce qui exclut les études comparatives fiables. Les différents fonds génétiques de la tomate sont des hybrides, des héritages et des

espèces sauvages. En 1998, ils ont commencé à mettre en place une collection de mutants de tomate dans un fond génétique unique, le cv Micro-Tom (MT).

II.2.a. Micro Tom (MT)

La tomate 'Micro Tom' fut développée par l'Université de la Floride en 1989 surtout pour l'utilisation dans des expériences scientifiques : grâce à sa taille extrêmement réduite (la plante ne dépasse pas 20 cm de hauteur ou de diamètre à maturité, moins encore quand on la cultive en pot de 10 cm), on peut facilement la cultiver en serre sans utiliser beaucoup d'espace. Commercialement, la plante est offerte comme «la tomate idéale pour la culture comme plante d'intérieur ». La plante se caractérise par de petites feuilles souvent déformées et un entrenœud très réduit. Il suffit d'un pot de 4 à 6 pouces (10-15 cm) pour produire une trentaine de petites tomates rondes rouges qui mûrissent en 120 jours environ (environ 88 jours après le repiquage). La tomate est de couleur rouge, ronde et pèse environ 5 gr. Elle pousse en grappes de 6-8 fruits. Les fruits sont petits et leur goût est un peu fade, mais quand même acceptable. Comme c'est une plante déterminée, tous les fruits mûrissent environ en même temps et il n'y a pas de reprise. Cette plante n'est pas un organisme modifié génétiquement. Elle a tout simplement hérité de deux gènes de nanisme déjà connus chez la tomate.

MT est un cultivar déterminé de tomate naine et hâtive, publié en 1989 par J. Scott et B. Harbaugh, lancé comme un outil génétique par le groupe Avraham Levi en 1997. En plus du génome relativement petit de tomate (950 Mo), MT partage des caractéristiques avec *Arabidopsis* qui en font un système modèle approprié, tel que la taille et le cycle de vie court. Ces caractéristiques permettent l'utilisation de MT comme grande mutagenèse à grande échelle, car il est possible de cultiver une grande population de lignes MT en utilisant des espaces réduits et pour obtenir des générations de rétrocroisements avancés en moins de temps.

II.2.b. Never ripe (Nr)

Caractères génétiques

Gene ID: Solyc09g075440

Position sur la carte : chromosome 9 (bras long)

Fonction du gène : récepteur de l'éthylène (LeETR3)

Effet du gène : les plantes hébergeant l'allèle muté ont une faible sensibilité à l'éthylène

Phénotypes : Les semis MT-*Nr* ne parviennent pas à montrer la réponse triple classique (courbure apicale, inhibition de la croissance racinaire, arrêt de l'élongation, gonflement de l'hypocotyle) lorsqu'il est exposé à l'éthylène. Le fruit *Nr* ne mûrit pas complètement, même en présence d'éthylène exogène. La réponse épïnastique des pétioles à l'éthylène est absente chez le mutant. Les zones d'abscission du pédicelle ne répondent pas à l'éthylène exogène. Le flétrissement des pétales des fleurs (abscission et senescence) est inhibé chez ce le mutant.



Figure 3. Photo de *Lycopersicum esculentum* Mill. MT (stade floraison, stade fruits).



Figure 4. Photo de *Lycopersicum esculentum* Mill. *Never ripe* (*Nr*) (stade floraison, stade fruits).

II.2.c. *Epinastic (Epi)*

Caractères génétiques

Accessions : H10 (LA4484)

Position sur la carte : chromosome 4 (bras long)

Effet du gène : les plantes hébergeant l'allèle muté ont une surproduction d'éthylène.

Phénotypes : MT-*Epi* se caractérise par des feuilles epinastique, des tiges et des pétioles épaissis, une croissance compacte et une ramification prolifique de racines. Partiellement dominant. Les concentrations élevées d'éthylène chez *Epi* résultent de la grande teneur en acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique plutôt que d'une augmentation de l'activité enzymatique formant l'éthylène. Ce mutant peut fournir un système unique pour étudier la régulation de la biosynthèse de l'éthylène et le rôle des types de cellules cibles dans le développement des plantes.

Les graines de MT-*Epi* semblent perdre leur viabilité plus tôt.



Figure 5. Photo de *Lycopersicum esculentum* Mill. *Epinastic (Epi)* (stade floraison, stade fruits mûrs).

III. Méthodes utilisées

III.1. Conduite et condition des cultures

Avant chaque mise en culture les graines de tomate sont désinfectées par une solution d'eau de javel 5% puis rincées à l'eau distillée plusieurs fois. Par la suite, elles sont mises dans des planques alvéolés pleines de la vermiculite stérilisée. Les plantes de tomate issues de semis et âgées de 3 semaines (stade 3 feuilles étalées) sont transformées vers des pots de 1 L contenant

du la vermiculite stérilisée. La moitié des plantules sont inoculées par 5g de *Rhizophagus irregularis* par plante. Le champignon a été obtenu à partir de la collecte expérimentale de la station de terrain de Zaidín, Grenade (EEZ6). L'inoculum fongique AM a consisté en un mélange de sol rhizosphérique provenant de culture en pot (*Sorghum sp.*) contenant des spores, des hyphes et des fragments de racines mycorhizés, avec une ineffectivité potentielle de ~35 propagules infectieuses par gramme d'inoculum (Kohler et al., 2008). L'inoculum a été placé juste près des racines de chaque plante.

Les plantes sont irriguées régulièrement par une solution nutritive modifiée (Hoagland and Aron, 1950). Elles sont placées dans une salle de culture climatisée sous un plafond lumineux, où les conditions de culture sont contrôlées : la photopériode était de 16h le jour/ 8h la nuit, la température était entre 25 et 28°C le jour, l'humidité relative a été maintenue à $70 \pm 5\%$ durant la nuit et à $50 \pm 5\%$ durant le jour. L'intensité lumineuse était $\sim 245 \mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Après deux semaines d'inoculation par *Rhizophagus irregularis* les plantes sont exposées aux différents traitements comme suit :

La première expérience a été menée pour étudier les effets de l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par l'AM sur la croissance des plantes salinisées (*Solanum lycopersicum* L. cv.TT-115).

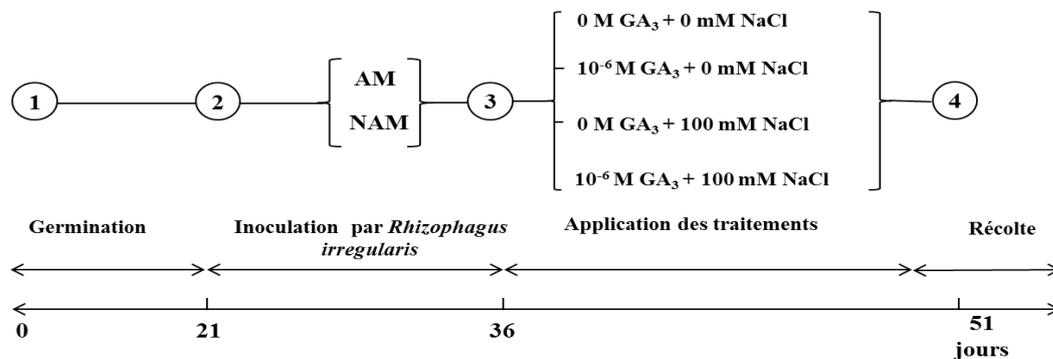


Figure 6. Protocole expérimental. 1: Semis des graines. 2: Inoculation par *Rhizophagus irregularis* durant deux semaines. 3: Application de différents traitements : 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl durant deux semaines. 4: Récolte finale après 15 jours de traitement.

La 2^{ème} expérience, l'objectif était d'étudier l'influence l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par AM sur les paramètres photosynthétiques, la croissance des plantes salinisées (*Solanum lycopersicum* L. cv. Rio Grande).

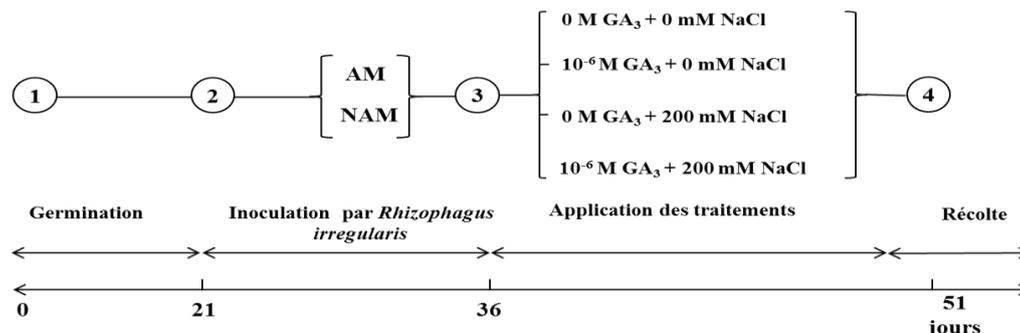


Figure 7. Protocole expérimental. 1: Semis des graines. 2: Inoculation par *Rhizophagus irregularis* durant deux semaines. 3: Application de différents traitements : 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 200 mM NaCl and 10⁻⁶ M AG₃+200 mM NaCl durant deux semaines. 4: Récolte finale après 15 jours de traitement.

La 3^{ème} expérience visait l'effet de l'éthylène sur l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par AM sur la croissance des mutants (*Nr* et *Epi*) salinisées.

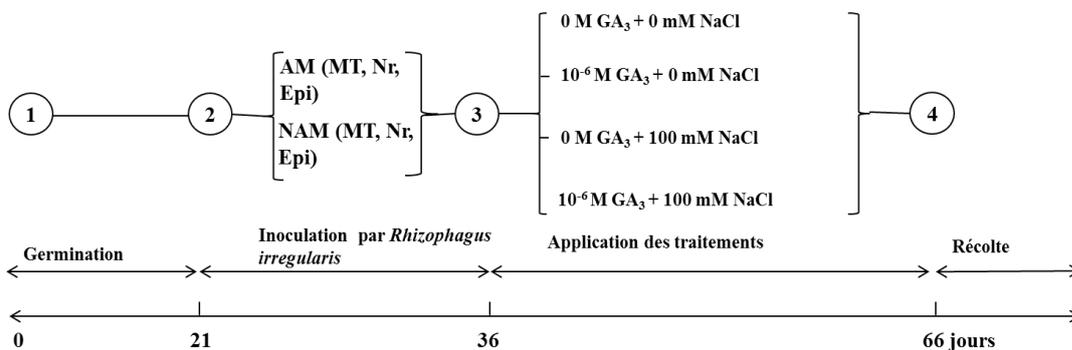


Figure 8. Protocole expérimental. 1: Semis des graines. 2: Inoculation par *Rhizophagus irregularis* durant deux semaines. 3: Application de différents traitements : 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl durant quatre semaines. 4: Récolte finale après 30 jours de traitement.

II.2. Composition du milieu de culture

Les plantes mycorrhizées sont irriguées régulièrement par une solution nutritive diluée au 1/2 préparée d'après la formule de Hoagland et Arnon. (1950). Alors que les plantes mycorrhizées sont irriguées par une solution nutritive modifiée dont sa composition chimique est donnée par le tableau suivant :

Tableau 1. Composition en macro-éléments et en oligo-éléments de la solution nutritive de Hoagland et Arnon, (1950) modifiée.

Macro-éléments	Concentration (mM)	Oligo-éléments	Concentration (mM)
NH ₄ NO ₃	1	MnSO ₄ 5H ₂ O	2.10 ⁻³
Ca (NO ₃) ₂ 4H ₂ O	3.5	H ₃ BO ₃	2.10 ⁻²
KNO ₃	4.5	CuSO ₄ 5H ₂ O	6.10 ⁻⁴
KH ₂ PO ₄	0.7	(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ 4H ₂ O	6.10 ⁻⁵
MgSO ₄ 7H ₂ O	1	ZnSO ₄ ·7H ₂ O	2.10 ⁻³
		Fe-EDDHA	4.10 ⁻²

III. Mesure des paramètres physiologiques

III.1. Récolte des plantes et mesure de la croissance

Après chaque fin de récolte, les plantes sont récoltées et séparées en partie aérienne et en racines. Plusieurs paramètres sont déterminés avant (longueur de la partie aérienne, des entrenœuds et nombre de feuilles) et après la récolte finale des plantes de différents traitements (masses de matière fraîche, surface foliaire, teneurs en cations des différents organes). La surface foliaire a été mesurée à l'aide d'une florimètre LI-3100C (Li-Cor, Lincoln, NB, États-Unis).



Figure 9. LI-3100C (Li-Cor, Lincoln, NB, USA).

III.2. Estimation des paramètres ioniques

Les feuilles matures ont été séchées à 65 °C pendant 48 heures, broyées en poudre et digérées avec une solution HNO₃: HClO₄. Les échantillons de feuilles digérées ont été analysés en utilisant un spectromètre d'émission optique par plasma à couplage inductif (ICP-OES, Thermo ICAP 6000 SERIES, ThermoFisher Scientific).

La iCAP série 6300 est une gamme de spectromètres d'émission ICP d'haute performance qui permet un débit élevé d'échantillons, la flexibilité de l'application et le faible coût de propriété.



Figure 10. ICP-OES, Thermo ICAP 6000 SERIES, ThermoFisher Scientific)

III.3. Mesure de l'activité photosynthétique

Les mesures simultanées du taux net d'assimilation du CO₂ (Pn), de la transpiration (E) et de la conductance stomatique (gs) ont été effectuées sur une feuille entièrement agrandie (3^{ème} feuille du haut) de chaque plante à l'aide d'un appareil du type LCA-4 (Analytical Development Company-Hoddesdon, Royaume-Uni) permettant de réaliser des mesures non destructives. L'efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE) a été calculée comme le rapport du taux d'assimilation photosynthétique (Pn) à la transpiration (E). Les mesures ont été effectuées au cours du dernier jour de la période de stress. Le LCA-4 est un analyseur double de gaz qui permet de mesurer la concentration de CO₂ et de H₂O. Cet appareil est désigné

pour la réalisation de mesures précises de l'activité photosynthétique quand il est utilisé en conjonction avec la chambre foliaire. Pour cela, il est muni d'une pince comportant un micro capteur d'humidité. Le principe de la mesure est basé sur la sensibilité du micro capteur à la vapeur d'eau. Le haut de LCA-4 contient les clés de contrôle et un afficheur. L'arrière de l'appareil comprend :

- La carte SRAM (SRAM card) : elle stocke les informations et si elle est saturée ça ne sera pas nécessaire de la remplacer.
- Les colonnes chimiques (Chemical columns) : elles sont utilisées pour conditionner le gaz.
- Les connections PLC.
- La fourniture de l'énergie et la carte connectrice
- L'approvisionnement de l'air
- Les conduites des déchets qui ne sont jamais bouchées



Figure 11. Appareil du type LCA-4 (Analytical Development Company-Hoddesdon, Royaume-Uni).

III.4. Mesures de la fluorescence chlorophyllienne

Les mesures de l'intensité de la fluorescence ont été mesurées sur des feuilles pré-adapté à la l'obscurité pendant 30 min, à l'aide d'un fluor-mètre de type OS-30 (OptiSciences-Herts, UK) et avec une source d'excitation d'intensité $3000 \mu\text{mole m}^{-2}\text{s}^{-1}$. L'intensité de la fluorescence minimale (F_0) dans un état pré-adapté à l'obscurité a été mesurée en présence d'un background-far-red pour favoriser l'oxydation rapide des transporteurs d'électrons inter-

systèmes. L'intensité de la fluorescence maximale (F_m) dans un état pré-adapté (F_m) et après adaptation à la lumière actinique blanche (F_m') a été mesurée avec des impulsions saturantes 0.8 s ($3000\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Après la mesure de F_m' , la lumière blanche actinique ($400\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) a été éteinte, et la lumière far-red a été appliquée pendant 3 s , dont le but est de mesurer l'intensité de la fluorescence minimale dans un état adapté à la lumière (F_0'). Le rendement quantique maximale du photosystème ouvert II (PSII) (F_v/F_m) a été calculé comme $(F_m - F_0) / F_m$ (Maxwell et al., 2000).



Figure 12. Fluor-mètre de type OS-30 (OptiSciences-Herts, UK).

III.5. Extraction et dosage des phytohormones

Les phytohormones sont extraites et purifiées selon la méthode d'Albacete et al. (2008). Un gramme de matière fraîche est homogénéisé dans l'azote liquide et placé dans le mélange froid (préalablement conservé à -20°C) constitué de méthanol/eau/acide formique (15/4/1 ; V/V/V). Après extraction pendant une nuitée à $-20\ ^{\circ}\text{C}$, l'extrait est centrifugé pendant 15 minutes à 20000 g et réextraite pendant 30 minutes dans 5 ml de la même solution déjà utilisée. Le mélange des deux surnageant est évaporé après passage à travers des cartouches Sep-Pak Plus C_{18} (SepPak Plus, Waters, USA) pour éliminer les lipides et les pigments de la plante qui peuvent interférer pendant le dosage. Le résidu est dissout dans 5 ml de l'acide formique 1M et passé à travers des colonnes Oasis MCX (150 mg, Waters, USA. Support en mode mixte en phase inverse échangeur de cations) pré-équilibrée avec 5 ml de méthanol suivis de 5 ml d'acide formique 1M.

Les cytokinines (trans-Zéatin (tZ), zéatine riboside (ZR) et l'isopentenyl adenine (iP)), les gibberellines (AG₁, AG₃, et AG₄), l'acide indole-3-acétique (AIA), l'acide abscissique (ABA), le précurseur de l'éthylène : l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC), l'acide jasmonique (AJ), l'acide salicylique (AS) sont déterminés au niveau des feuilles. 10 µl de l'extrait des échantillons ont été injectés dans un système U-HPLC-MS qui comprend un Accela Series U-HPLC (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, USA) couplé à une spectrométrie de masse exacte (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, USA) en utilisant une interface d'ionisation par électrospray chauffée (HESI). Les spectres de masse ont été obtenus en utilisant le logiciel Xcalibur version 2.2 (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, USA). Pour la quantification des hormones végétales, des courbes d'étalonnage ont été construites pour chaque composant analysé (1, 10, 50 et 100 µg l⁻¹) et corrigées pour 10 µg l⁻¹ normes internes deutérisées. Les pourcentages de récupération variaient entre 92 et 95%.



Figure 13. U-HPLC-MS.

IV. Analyses statistique

Les analyses sont menées par Analyse de Variance (ANOVA) à l'aide du logiciel SPSS for Windows (version 20.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA) où le test de Duncan ou

Tukey est utilisé au seuil de significativité de $P < 0.05$, et afin d'étudier les relations liant certains paramètres, nous avons eu recours aux corrélations de Tau-B de Kendall.



Chapitre III

Chapter III

The interaction between foliar GA₃ application and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation improves growth in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants by modifying the hormonal balance

Abstract

The agriculture industry is frequently affected by various abiotic stresses limiting plant productivity. To decrease the negative effect of salinity and improve growth performance, some strategies have been used, such as exogenous application of plant growth regulators (i.e. gibberellic acid, GA₃), or arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) inoculation. To gain insights about the cross-talk effect of exogenous GA₃ application and AMF inoculation on growth under salinity conditions, tomato plants (*Solanum lycopersicum*, cv. TT-115) were inoculated or not with the AMF *Rhizophagus irregularis* and exposed to different treatments during two weeks: 0 M GA₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M GA₃ + 0 mM NaCl, 0 M GA₃ + 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M GA₃ + 100 mM NaCl. Results have revealed that AMF inoculation or GA₃ application alone, but especially their interaction, resulted in growth improvement under salinity conditions. The growth improvement observed in AMF-inoculated tomato plants under salinity conditions was mainly associated to ionic factors (higher K concentration and K/Na ratio) while the alleviating effect of GA₃ application and its interaction with AMF appear to be due to changes in the hormonal balance. Foliar GA₃ application was found to increase the active gibberellins (GAs), resulting in a positive correlation between GA₃ and the growth-related parameters. Furthermore, cytokinins, indoleacetic acid and abscisic acid concentrations increased in AMF inoculated or GA₃ treated plants but, notably, in AMF plants treated with GA₃, which showed improved growth under salinity conditions. This suggests that there is an interactive positive effect between GAs and AMF which alleviates growth impairment under salinity conditions by modifying the hormonal balance of the plant.

Keywords: Arbuscular mycorrhizal fungi, salt stress, growth, gibberellic acid, plant hormone

Capítulo III

La interacción entre la aplicación foliar del AG₃ y la inoculación por unas micorrizas arbusculares mejora el crecimiento de las plantas de tomate tratadas por la sal (*Solanum lycopersicum* L.) modificando el balance hormonal.

Resumen: La industria agrícola está frecuentemente afectada por diferentes restricciones abióticas que limitan la productividad de las plantas. Para disminuir el efecto negativo de la salinidad y mejorar el rendimiento del crecimiento, varias estrategias han sido utilizadas, tales como la aplicación exógena de reguladores de crecimiento de las plantas (por ejemplo: El ácido giberélico, AG₃) o la inoculación por unas micorrizas arbusculares (AMF). Para tener una idea sobre el efecto combinado de la aplicación exógena del AG₃ y de la inoculación por la AMF sobre el crecimiento en condiciones de salinidad, las plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*, cv. TT-115) han sido inoculadas o no con *Rhizophagus irregularis* y expuestas a los diferentes tratamientos durante dos semanas: 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Los resultados han mostrado que la inoculación por l'AMF o la aplicación del AG₃ sola, pero sobre todo su interacción, han provocado una mejoría del crecimiento en condiciones de salinidad. La mejoría del crecimiento observada en las plantas de tomate inoculadas por l'AMF en condiciones de salinidad era principalmente asociada a los factores iónicos (concentración de K y una relación K/Na más elevada) mientras que el efecto que alivia la aplicación del AG₃ y su interacción con el AG₃ parece que se deben a unos cambios en el balance hormonal. Hemos constatado que la aplicación foliar del AG₃ aumentaba las gibelinas activas (GAs), dando como resultado una correlación positiva entre el AG₃ y los parámetros ligados al crecimiento. Además, las concentraciones de citoquininas, de ácido indolacético y de ácido abscísico aumentaron en las plantas inoculadas por la AMF o tratados con el AG₃, pero especialmente en las AMF-plantas tratadas con el AG₃, lo que muestra la mejoría del crecimiento en condiciones de salinidad. Eso sugiere que existe un efecto positivo interactivo entre el AG y la AMF que ha mitigado la alteración del crecimiento en las condiciones de Salinidad modificando el equilibrio hormonal de la planta.

Palabras clave: micorrizas arbusculares, salinidad, crecimiento, ácido giberélico, las hormonas vegetales.

Chapitre III

*L'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par des mycorhizes à arbuscules améliore la croissance des plantes de tomate traitées par le sel (*Solanum lycopersicum* L.) en modifiant la balance hormonale.*

Résumé. L'industrie agricole est fréquemment affectée par différentes contraintes abiotiques limitant la productivité des plantes. Pour diminuer l'effet négatif de la salinité et améliorer la performance de la croissance, certaines stratégies ont été utilisées, telles que l'application exogène de régulateurs de croissance des plantes (par exemple : L'acide gibbérellique, AG₃) ou l'inoculation par des mycorhizes à arbuscules (AMF). Pour avoir une idée sur l'effet combiné de l'application exogène de l'AG₃ et de l'inoculation par l'AMF sur la croissance en conditions de salinité, les plantes de tomate (*Solanum lycopersicum*, cv. TT-115) ont été inoculées ou non avec *Rhizophagus irregularis* et exposés aux différents traitements durant deux semaines : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M de AG₃ + 100 mM NaCl. Les résultats ont révélé que l'inoculation par l'AMF ou l'application de l'AG₃ seule, mais surtout leur interaction, ont entraîné une amélioration de la croissance en conditions de salinité. L'amélioration de la croissance observée chez les plantes de tomate inoculées par l'AMF en conditions de salinité était principalement associée aux facteurs ioniques (concentration de K et un rapport K/Na plus élevé) alors que l'effet allégeant de l'application de l'AG₃ et son interaction avec l'AMF semblent être dû à des changements dans la balance hormonale. On a constaté que l'application foliaire de l'AG₃ augmentait les gibbérellines actives (GAs), résultant en une corrélation positive entre l'AG₃ et les paramètres liés à la croissance. En outre, les concentrations de cytokinines, d'acide indoleacétique et d'acide abscisique ont augmenté chez les plantes inoculées par l'AMF ou traitées avec l'AG₃, mais notamment chez les AMF-plantes traitées avec l'AG₃, ce qui montre l'amélioration la croissance en conditions de salinité. Cela suggère qu'il existe un effet positif interactif entre l'AG et l'AMF qui a atténué l'altération de la croissance dans les conditions de salinité en modifiant l'équilibre hormonal de la plante.

Mots clés : mycorhizes à arbuscules, salinité, croissance, acide gibbérellique, les hormones végétales.

1. Introduction

La salinité est un facteur majeur qui réduit la productivité des cultures, en inhibant la division cellulaire et les taux d'expansion cellulaire pendant le développement des plantes, en diminuant la photosynthèse des feuilles et en accélérant la sénescence (Munns et al., 2008). Récemment, beaucoup d'attention a été accordée à l'utilisation des régulateurs de croissance végétale ou de champignons mycorhizien à arbuscules (AMF), qui sont connus pour être impliqués dans la régulation des réponses des plantes au stress abiotique (Ruiz-Lozano et al., 2012; Foo et al., 2013; Colebrook et al., 2014). De plus, les phytohormones se sont révélés impliqués dans la régulation de la symbiose mycorhizienne (Gutjahr, 2014; Bucher et al., 2014; Pozo et al., 2015).

Le présent travail porte sur l'étude de l'effet de l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par des mycorhizes à arbuscules fongiques (AMF), sur la croissance des plantes de tomate (*Solanum lycopersicum* L. cv TT-115) en conditions de salinité. Une étude comme celle-ci est cruciale, non seulement pour le développement d'une compréhension intégrée des relations complexes entre les régulateurs de croissance des plantes-mycorhizes-salinité, mais aussi pour le développement d'une stratégie rationnelle pour l'amélioration de la performance des plantes dans des environnements défavorables.

2. Rappel du protocole expérimental

Les graines de tomate (*Solanum lycopersicum* L. cv TT-115) sont désinfectées par une solution d'eau de javel 5% puis rincées à l'eau distillée plusieurs fois. Par la suite, elles sont mises dans des plaques alvéolés pleine de la vermiculite stérilisée. Les plantes de tomate issues des semis et âgées de 3 semaines (stade 3 feuilles étalées) sont transférées vers des pots de 1 L contenant du la vermiculite stérilisée. La moitié des plantules sont inoculées par 5g de *Rhizophagus irregularis* par plante. L'inoculum a été placé juste près des racines de chaque plante.

Les plantes sont irriguées régulièrement par une solution nutritive modifiée (Hoagland and Aron, 1950). Le NaCl a été ajouté à la solution nutritive et renouvelé périodiquement. L'AG₃ a été appliqué par pulvérisation de la partie aérienne chaque deux jours, alors que les plantes non-traitées ont été pulvérisées par la même quantité en eau distillée.

A la fin de la récolte (deux semaines de traitement salin), les plantes sont récoltées et séparées en parties aériennes et en racines. Plusieurs paramètres sont déterminés avant

(longueur de la partie aérienne, des entrenœuds et nombre de feuilles) et après la récolte finale des plantes de différents traitements (masses de matière fraîche, surface foliaire, teneurs en cations des différents organes). La surface foliaire a été mesurée à l'aide d'un florimètre (leaf area meter) LI-3100C (Li-Cor, Lincoln, NB, États-Unis). Les cations ont été analysés en utilisant un spectromètre d'émission optique par plasma à couplage inductif (ICP-OES, Thermo ICAP 6000 SERIES, ThermoFisher Scientific). Les pourcentages de la colonisation mycorhizienne ont été déterminés selon la méthode de (Giovannetti et Mosse, 1980). Les phytohormones sont extraites et purifiées selon la méthode d'Albacete et al. (2008).

3. Résultats

3.1. La colonisation mycorhizienne

Le tableau 1 montre que le champignon mycorhizien *Rhizophages irregularis* a colonisé avec succès les racines des plantes de tomate (cv. TT-115) cultivées sur milieu témoin. La colonisation avec l'AMF n'a pas été observée chez les plantes non-mycorhizées (NAM-plantes). L'addition de 100 mM NaCl à la solution nutritive a diminué le pourcentage de colonisation racinaires de 30% chez les plantes mycorhizées (AM-plantes) par rapport aux plantes témoins non-traitées par le sel. En outre, chez les plantes traitées par l'AG₃, le pourcentage de la colonisation racinaire a significativement diminué de l'ordre de 20% et 15% respectivement en conditions témoins et de salinité (Tableau 1).

Tableau 1. Pourcentage des mycorhizes dans le système racinaire des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres indiquent les différences statistiques selon le test de Tukey à P <0.05.

% AM colonization	0 M GA ₃ + 0 mM NaCl	10 ⁻⁶ M GA ₃ + 0 mM NaCl	0 M GA ₃ + 100 mM NaCl	10 ⁻⁶ M GA ₃ + 100 mM NaCl
NAM	0	0	0	0
AM	34.58 ± 0.30 a	27.58 ± 0.30 b	24.83 ± 0.08 c	21.00 ± 0.58 d

3.2. Croissance pondérale :

En absence de NaCl 100 mM, la biomasse fraîche des tiges a augmenté de manière significative par l'inoculation avec l'AM, ou l'application exogène de l'AG₃, mais notamment par leur interaction et ceux-ci par rapport aux plantes non-pulvérisées et non-inoculées par l'AMF (Figure 1A). Bien que la salinité ait provoqué une diminution générale de la biomasse

fraîche des tiges, les plantes de tomate inoculées avec l'AM ou pulvérisées avec l'AG₃ ont montré une meilleure production de la biomasse fraîche par comparaison à celle des plantes non-pulvérisées par l'AG₃ et non-inoculées par l'AMF. De plus, les plantes traitées à la fois avec l'AM et l'AG₃ ont montré la biomasse fraîche la plus élevée en conditions de salinité par rapport aux plantes non-pulvérisées par l'AG₃ et non-inoculées par l'AMF (Figure 1A). La biomasse fraîche des racines a augmenté significativement par l'inoculation avec l'AM, en conditions témoin et de salinité (Figure 1B). Cependant, l'application exogène de l'AG₃ n'a pas eu d'effet significatif sur la croissance des racines. La biomasse fraîche totale a montré une tendance similaire à celle des tiges. L'inoculation avec l'AMF, ou l'application foliaire de l'AG₃ ainsi que leur interaction ont augmenté la biomasse fraîche totale par rapport aux plantes non-pulvérisées par l'AG₃ et non-inoculées par l'AMF cultivées en présence comme en absence du sel (Figure 1C).

En plus, l'inoculation avec l'AM a augmenté la surface foliaire, le nombre de feuilles et la biomasse de matière fraîche par feuille en conditions témoins, tandis que l'application foliaire de l'AG₃ et en particulier son interaction avec l'inoculation par l'AM ont augmenté de manière significative tous les paramètres morphologiques des tiges enregistrés par rapport aux plantes non-pulvérisées par l'AG₃ et non-inoculées (Tableau 2). Bien que la salinité ait provoqué une diminution de ces paramètres, les plantes de tomate inoculées avec l'AM ou pulvérisées avec l'AG₃ ont montré des valeurs plus élevées de ces paramètres morphologiques des tiges par rapport à celles des plantes non-pulvérisées par l'AG₃ et non-inoculées. Les plantes traitées à la fois par l'AM et par l'AG₃ ont montré les valeurs les plus élevées en ce concerne les paramètres morphologiques des tiges en conditions de salinité (Tableau 2).

3.3. Les caractéristiques ioniques

En absence de sel, l'application foliaire de l'AG₃ a augmenté significativement les teneurs en K par rapport aux plantes de tomate non-pulvérisées par l'AG₃. En revanche, l'inoculation avec l'AM a considérablement diminué les teneurs en K (Tableau 3). En plus, l'inoculation avec l'AM a augmenté le rapport K/Na alors que l'application exogène de l'AG₃ n'a pas modifié de manière significative ce rapport. En outre, l'inoculation avec l'AM ou l'application foliaire d'AG₃ seule ainsi que leur interaction ont considérablement diminué les teneurs en P, Mg et en Fe dans les feuilles des plantes par rapport aux plantes non-pulvérisées par l'AG₃ et non-inoculées (Tableau 3). De même, l'inoculation avec l'AMF a diminué les teneurs en Ca

et en Na par rapport aux plantes non-inoculées. Cependant, l'application exogène de l'AG₃ n'a pas modifié de manière significative les teneurs en Ca et en Na.

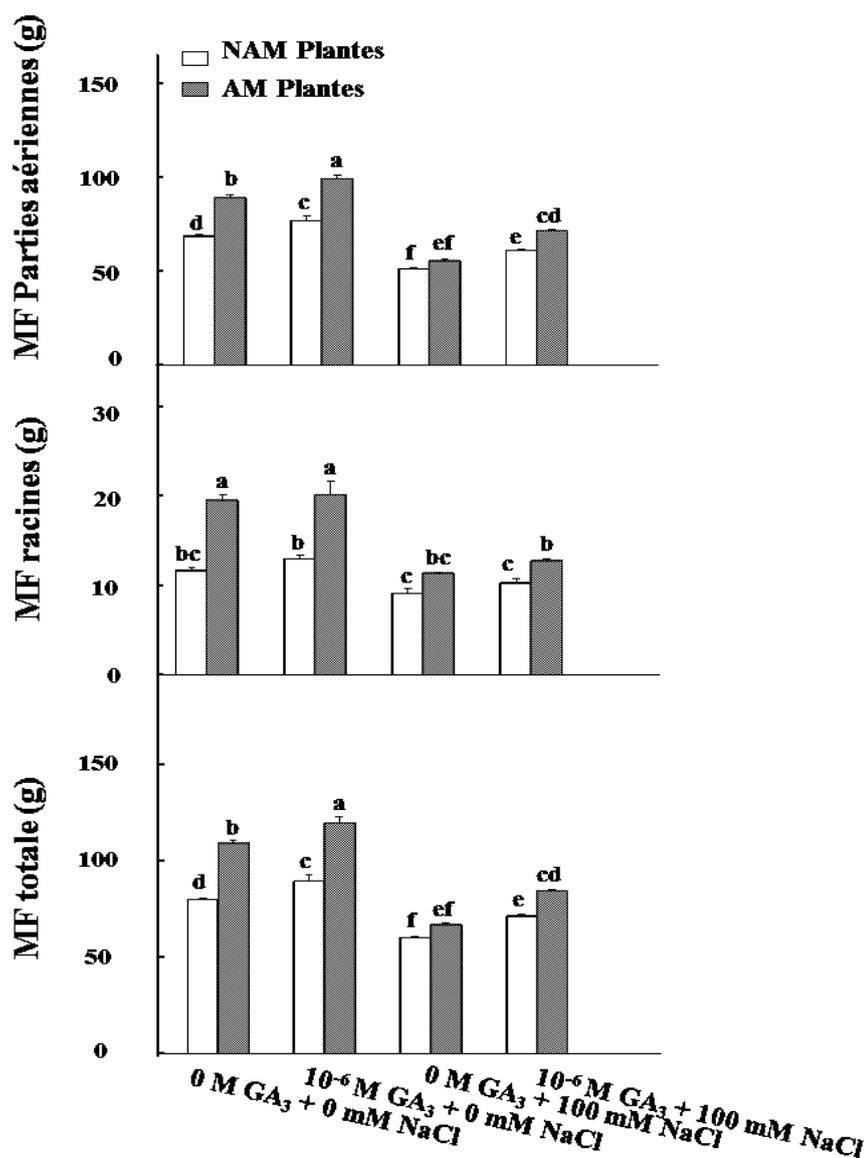


Figure 1. La masse de matière fraîche (MF) des parties aériennes (PA) (A), MF des racines (R) (B) et la MF totale (C) des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à P < 0.05.

Tableau 2. Surface foliaire (cm²), nombre de feuilles, MF des feuilles (g), longueur des tiges et longueur d'entrenœuds (cm) des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant deux semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM

NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes \pm erreur standard. Les mêmes lettres ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à $P < 0.05$

		Surface foliaire (cm ²)	Nombre des feuilles	MF/feuille (g)	Longueur de la tige (cm)	Longueur d'entre-nœuds (cm)
0 M GA ₃ + 0 mM NaCl	NAM	161.83 \pm 2.14 cd	10.00 \pm 0.00 cd	5.21 \pm 0.09 c	55.67 \pm 0.67 b	6.33 \pm 0.17 b
	AM	177.41 \pm 0.62 bc	11.33 \pm 0.33 bc	7.04 \pm 0.23 b	58.00 \pm 0.58 b	6.50 \pm 0.00 b
10 ⁻⁶ M GA ₃ + 0 mM NaCl	NAM	195.46 \pm 7.42 b	11.67 \pm 0.33 b	6.52 \pm 0.09 b	61.00 \pm 0.58 a	7.83 \pm 0.44 a
	AM	226.54 \pm 7.62 a	13.67 \pm 0.33 a	9.15 \pm 0.13 a	63.00 \pm 0.58 a	8.17 \pm 0.44 a
0 M GA ₃ + 100 mM NaCl	NAM	121.68 \pm 0.80 f	6.67 \pm 0.33 f	4.11 \pm 0.02 d	41.67 \pm 0.33 e	4.33 \pm 0.33 c
	AM	134.47 \pm 0.68 ef	7.67 \pm 0.33 ef	5.26 \pm 0.04 c	45.50 \pm 0.29 d	4.17 \pm 0.17 c
10 ⁻⁶ M GA ₃ + 100 mM NaCl	NAM	143.35 \pm 1.02 de	8.67 \pm 0.33 de	5.70 \pm 0.25 c	51.00 \pm 0.58 c	5.83 \pm 0.17 b
	AM	159.43 \pm 0.88 cd	10.33 \pm 0.33 bc	6.49 \pm 0.08 b	53.00 \pm 0.58 c	6.00 \pm 0.00 b

Tableau 3. Teneurs en potassium (K), en phosphore (P), en calcium (Ca), en magnésium (Mg), en fer (Fe) et en sodium (Na) (mg/g MS) ainsi que le rapport K/Na dans les feuilles des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant deux semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes \pm erreur standard. Les mêmes lettres ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à $P < 0.05$

		K (mg.g ⁻¹)	P (mg.g ⁻¹)	Ca (mg.g ⁻¹)	Mg (mg.g ⁻¹)	Fe (mg.g ⁻¹)	Na (mg.g ⁻¹)	K/Na
0 M GA ₃ + 0 mM NaCl	NAM	37.49 \pm 0.18b	14.21 \pm 0.10a	8.91 \pm 0.25b	7.79 \pm 0.03ab	0.15 \pm 0.00a	3.57 \pm 0.03d	10.5 \pm 0.5b
	AM	27.07 \pm 0.15d	1.54 \pm 0.09g	5.84 \pm 0.00cd	3.29 \pm 0.41d	0.07 \pm 0.00c	1.85 \pm 0.20e	14.6 \pm 0.26a
10 ⁻⁶ M GA ₃ + 0 mM NaCl	NAM	44.11 \pm 0.15a	9.46 \pm 0.00b	9.45 \pm 0.02b	6.13 \pm 0.10c	0.10 \pm 0.00b	4.47 \pm 0.10d	9.9 \pm 0.13b
	AM	31.98 \pm 0.38c	1.65 \pm 0.02g	8.71 \pm 0.10b	3.59 \pm 0.01d	0.09 \pm 0.00b	2.32 \pm 0.02e	13.8 \pm 0.63a
0 M GA ₃ + 100 mM NaCl	NAM	14.75 \pm 0.00f	3.15 \pm 0.09e	6.98 \pm 0.13c	9.19 \pm 0.55a	0.08 \pm 0.00c	9.52 \pm 0.05c	1.6 \pm 0.03d
	AM	19.34 \pm 0.78e	2.40 \pm 0.06f	9.90 \pm 0.52b	6.67 \pm 0.32bc	0.10 \pm 0.00b	8.95 \pm 0.21c	2.2 \pm 0.01cd
10 ⁻⁶ M GA ₃ + 100 mM NaCl	NAM	25.71 \pm 1.34d	4.71 \pm 0.19c	4.72 \pm 0.52d	7.97 \pm 0.30ab	0.07 \pm 0.00c	17.97 \pm 0.30a	1.4 \pm 0.06d
	AM	42.40 \pm 0.51a	3.72 \pm 0.09d	14.34 \pm 0.12a	9.18 \pm 0.17a	0.16 \pm 0.00a	13.72 \pm 0.55b	3.1 \pm 0.09c

La salinité a provoqué une diminution générale des teneurs foliaire en K par rapport aux plantes témoins non-traitées par le sel. Cependant, l'inoculation avec l'AM, ou l'application foliaire de l'AG₃ ainsi que leur interaction ont maintenu des teneurs élevées en K par rapport aux plantes non-traitées en conditions de salinité (Tableau 3). De plus, le rapport K/Na a augmenté significativement chez les plantes inoculées par l'AMF, alors que l'application d'AG₃ n'a pas eu d'effet significatif sur ce rapport. La salinité a également diminué les teneurs en P, en Ca et en Fe chez les plantes non-mycorhizées, mais a augmenté les teneurs de ces nutriments chez les plantes inoculées par l'AM. Le traitement par l'AG₃ a

augmenté les teneurs en P chez les plantes de tomate traitées par le sel, tandis que l'inoculation avec l'AMF et son interaction avec l'application foliaire de l'AG₃ ont augmenté les teneurs en Ca et en Fe par rapport aux plantes non-pulvérisées par l'AG₃ et non-inoculées (Tableau 3). La salinité a provoqué une augmentation générale des teneurs en Mg. Enfin, les teneurs en Na étaient significativement plus faibles chez les plantes inoculées avec l'AMF par rapport aux plantes non-mycorhizées en conditions de salinité.

3.4. Profil hormonal

Les gibbérellines

Comme prévu, l'application exogène de l'AG₃ a augmenté les teneurs endogènes en AG₃, en particulier chez les plantes non-mycorhizées cultivées en absence de sel. De même, en conditions de salinité, l'application foliaire de l'AG₃ a provoqué une augmentation significative des teneurs endogènes en AG₃ mais, dans ce cas, il était particulièrement observée chez les plantes inoculées par l'AMF (Figure 2A). Les teneurs endogènes de l'AG₁ a également augmenté après l'application exogène de l'AG₃. En absence de sel, l'augmentation était plus apparente chez les plantes non-mycorhizées alors qu'en présence de NaCl les teneurs en AG₁ ont augmenté particulièrement chez les plantes mycorhizées (Figure 2B). Les teneurs en AG₄ ont diminué avec la salinité chez les plantes non-mycorhizées, mais ont augmenté chez les plantes mycorhizées (Figure 2C). En plus, les teneurs endogènes totales en GAs (calculé comme AG₁ + AG₃ + AG₄) ont suivi une tendance similaire à celles d'AG₃, puisque cette famille des GAs était celle ayant les valeurs absolues les plus élevées et a contribué le plus aux teneurs totales en GAs (Figure 2D).

Les Cytokinines

En absence de sel, les teneurs en tZ ainsi que en CKs totales (calculé comme tZ + iP) ont augmenté par l'inoculation avec l'AMF, mais ont diminué de l'ordre de 18% avec l'application foliaire de l'AG₃. En plus, l'interaction entre l'AMF et l'AG₃ a augmenté significativement (12-fois) les teneurs en tZ ainsi que en CKs totales (Figure 3A, C). La salinité a réduit les teneurs en tZ ainsi que en CKs totales chez les plantes non-traitées par le sel. L'inoculation avec l'AMF ou l'application exogène de l'AG₃ a augmenté les teneurs en tZ et donc les teneurs en CKs totales (Figure 3A, C). Pour l'iP, les teneurs les plus élevées ont été trouvées chez les plantes traitées à la fois par l'AMF et par l'AG₃ en conditions de salinité (Figure 3B).

L'acide indolacétique

En absence de NaCl 100 mM, les teneurs en AIA ont diminué par l'inoculation avec l'AMF, tandis que l'application exogène de l'AG₃ a augmenté les teneurs de cette hormone (Figure 4A). Bien que la salinité a provoqué une diminution des teneurs en AIA, l'AMF a augmenté considérablement ces teneurs par rapport aux plantes non-inoculées et cultivées sur le milieu témoin. L'application foliaire de l'AG₃ a également provoqué une augmentation générale des teneurs en AIA.

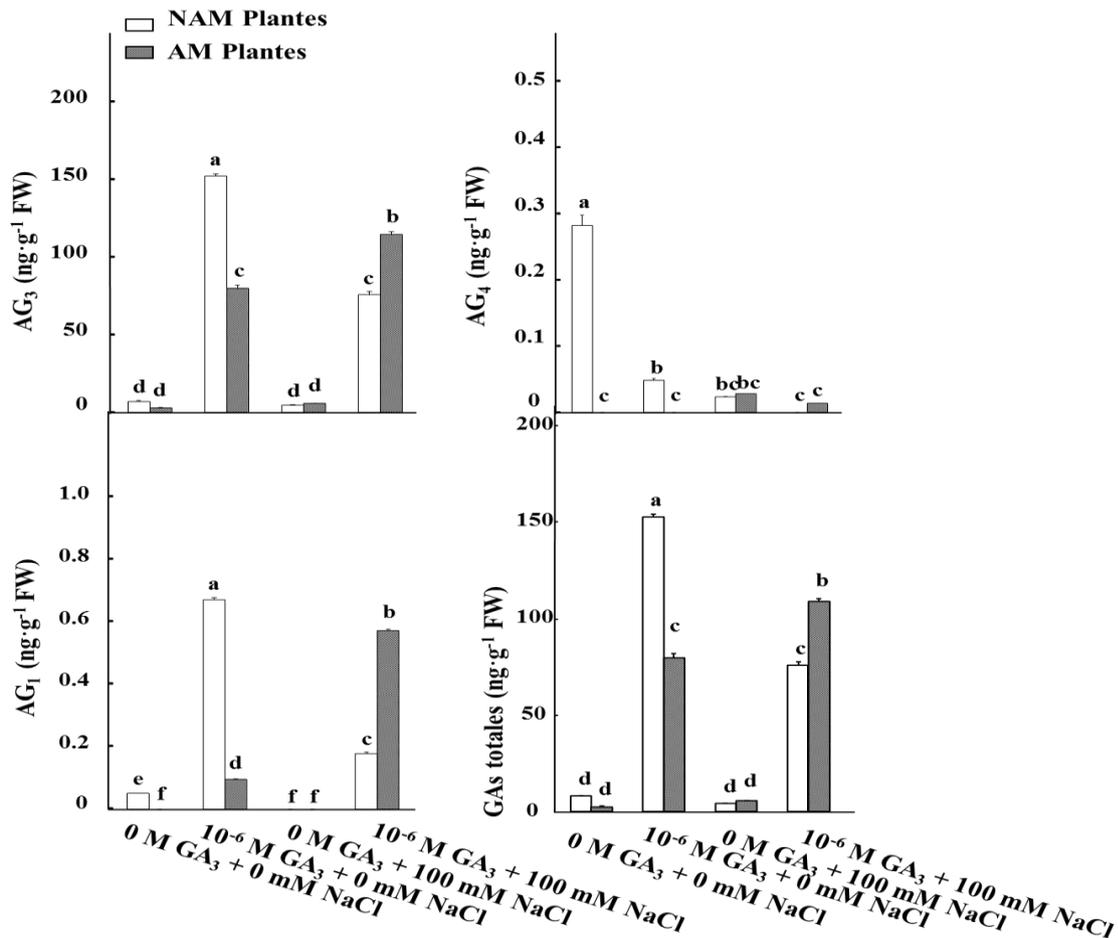


Figure 2. Teneurs en gibbérelline A3 (AG₃) (A), en gibbérelline A1 (AG₁) (B), en gibbérelline A4 (AG₄) (C) et en GAs totales (AG₁+ AG₃+ AG₄) (D) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à P <0.05

L'acide abscisique

En absence de sel, la colonisation avec l'AMF ou le traitement par l'AG₃ a augmenté les teneurs en ABA, alors que leur interaction n'a pas montré d'effet cumulatif sur les teneurs en ABA (Figure 4B). La salinité a entraîné une augmentation générale de l'ABA de l'ordre 50%. L'inoculation avec l'AMF ainsi que l'application foliaire de l'AG₃ ont augmenté les teneurs en ABA par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 4B). En outre, les plantes à la fois inoculées avec l'AMF et traitées avec l'AG₃ ont montré les teneurs en ABA les plus élevées (50% plus élevées que les plantes non-traitées).

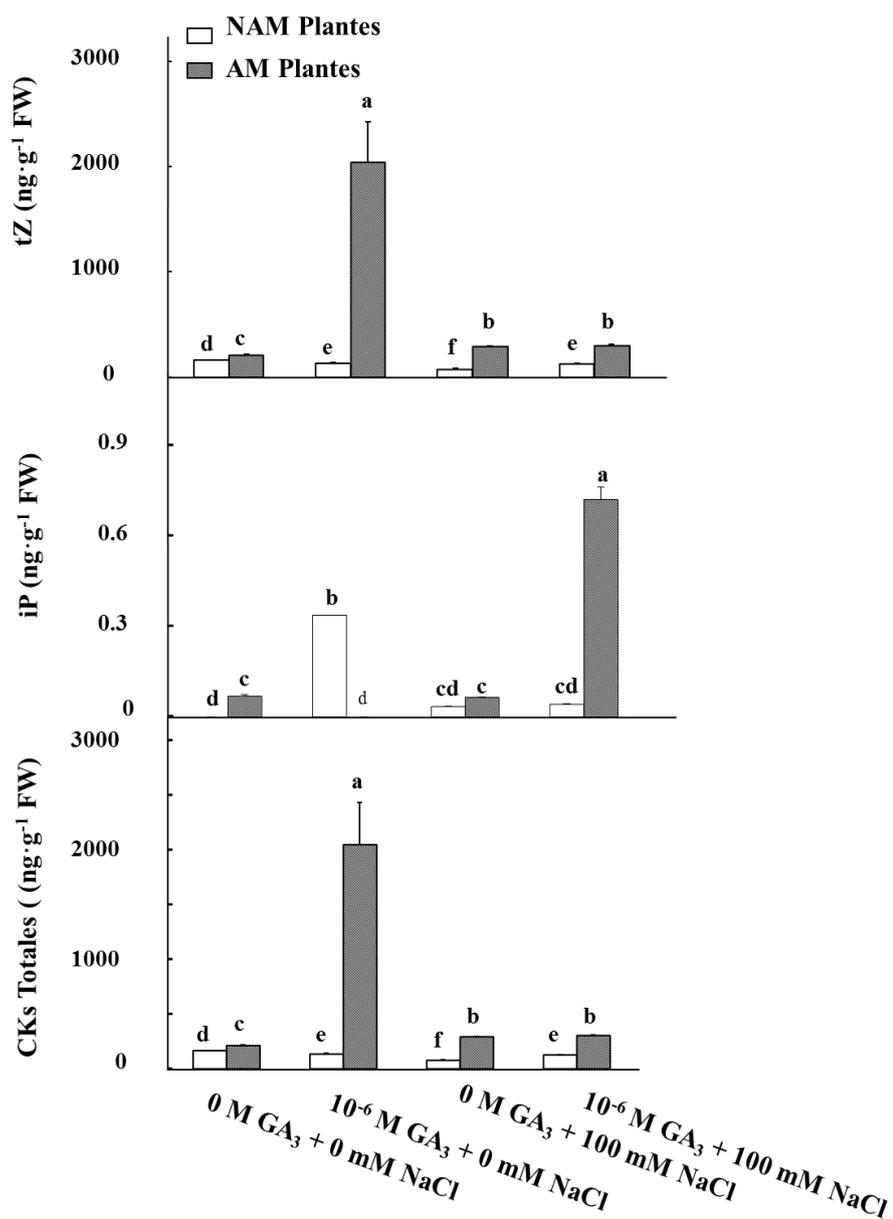


Figure 3. Teneurs en *trans*-Zeatin (tZ) (A), en isopentenyladenine (iP) (B) et en CKs totales (tZ+iP) (C) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM

NaCl, 10^{-6} M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl, 10^{-6} M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes \pm erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à P <0.05

L'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique

En absence de sel, l'inoculation avec l'AM a provoqué une augmentation des teneurs en ACC, en particulier chez les plantes traitées avec l'AG₃ (Figure 4C). La salinité a entraîné une

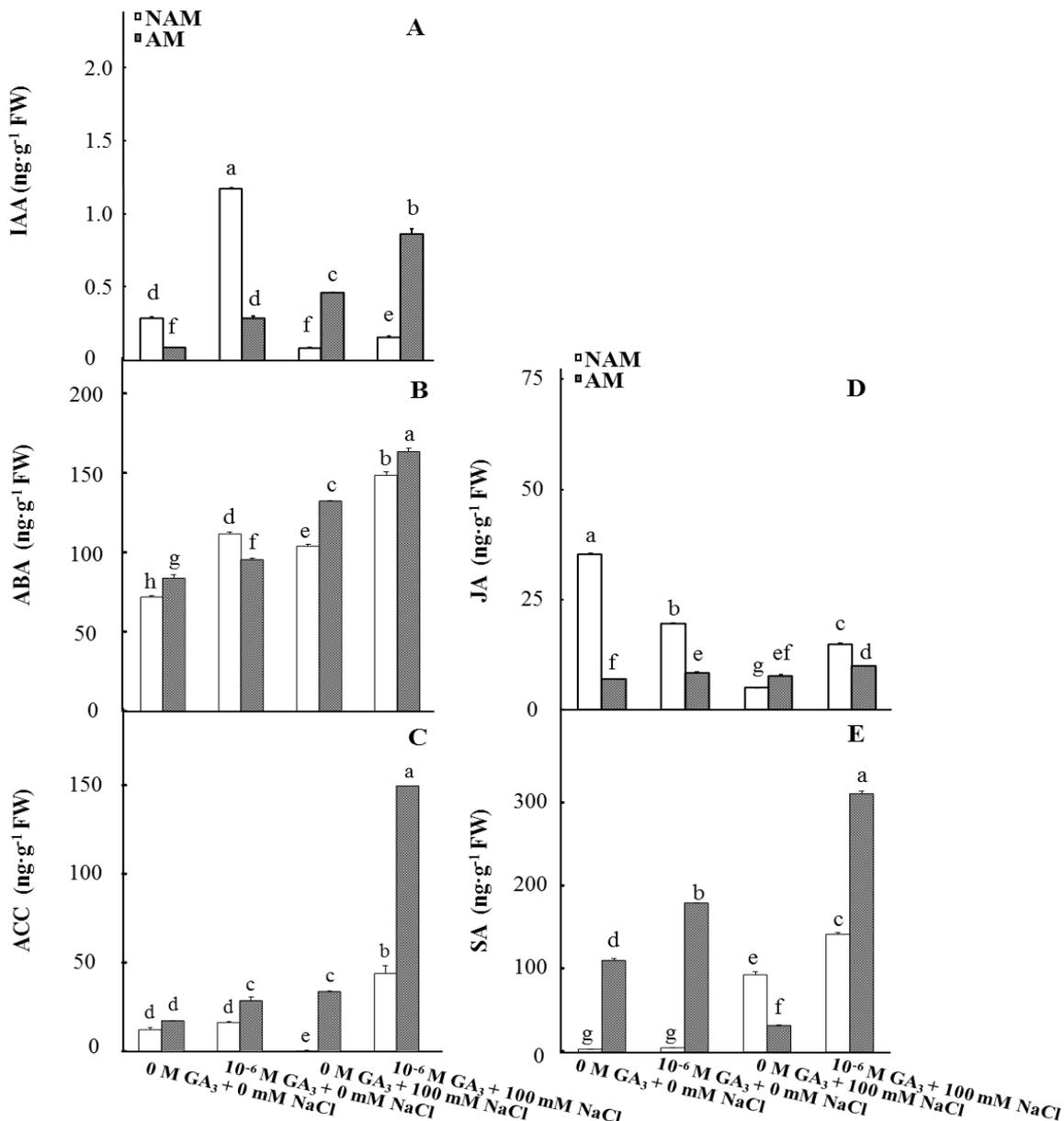


Figure 4. Teneurs en acide indole-3-acétique (AIA) (A), en acide abscissique (ABA) (B), en acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) (C), en acide jasmonique (AJ) (D) et en acide salicylique (AS) (E) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. TT-115) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M

AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 100 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Tukey à P < 0.05

augmentation générale de l'ACC, à l'exception des plantes non-traitées. Cette augmentation était particulièrement évidente chez les plantes inoculées avec l'AM et traitées avec l'AG₃ (150-fois plus élevé que chez les plantes non-traitées en conditions de salinité).

L'acide Jasmonique

L'inoculation avec l'AM a provoqué une diminution générale des teneurs en AJ. Chez les plantes non-mycorhizées, l'application exogène de l'AG₃ a entraîné une diminution des teneurs en AJ en absence de sel, mais les a augmenté en présence de NaCl 100 mM (Figure 4D).

L'acide Salicylique

L'inoculation des plantes de tomate avec l'AMF a augmenté considérablement les teneurs en AS, en particulier en absence de NaCl. L'application foliaire de l'AG₃ a provoqué une augmentation supplémentaire des teneurs en AS (Figure 4E). Les plantes traitées par le sel ont montré des teneurs en AS élevées par rapport aux plantes non-traitées par le sel, à l'exception des plantes mycorhizées non-pulvérisées par l'AG₃. En plus, les plantes qui ont été à la fois inoculées avec l'AMF et traitées avec l'AG₃ ont montré les teneurs en AS les plus élevées (3-fois de plus que chez les plantes non-traitées) en conditions de salinité.

3.5. Analyse de corrélation

Les paramètres liés à la production de la biomasse fraîche (MF) (MF des tiges, MF des racines et MF totale) ont été corrélés aux paramètres ioniques et hormonaux analysés à la fois chez les plantes non-traitées et traitées par le sel. Chez les plantes non-traitées (désigné par -GA-AM), K a été corrélé positivement avec la MF des tiges ($r = 0.73$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) et la MF totale ($r = 0.73$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) (Tableau 4). En ce qui concerne les paramètres hormonaux, l'ACC ($r = 0.75$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) s'est corrélé positivement avec la MF des tiges, tandis que l'AIA était positivement corrélé avec la MF totale ($r = 0.83$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) (Tableau 4).

Afin d'étudier l'effet spécifique de l'inoculation par le champignon mycorhizien, les paramètres liés à la croissance ont été corrélés avec les variables ioniques et hormonales analysées à la fois chez les plantes mon-mycorhizées (NAM-plantes) et mycorhizées (AM-plantes), mais uniquement chez celles qui ne sont pas traitées par l'AG₃ (Tableau 4). Les

Tableau 4. Les coefficients de corrélation linéaire entre les paramètres liés à la croissance de la plante (MF des parties aériennes, MF des racines, MF totale, surface foliaire, poids frais de feuille, nombre des feuilles) les paramètres ioniques et hormonaux des plantes de tomate (cv. TT-115) cultivées durant deux semaines en conditions contrôlées et stressantes (100 mM NaCl). * P≤0.05, ** P≤0.01, *** P≤0.001 ; +/- AG : le traitement par les gibbérellines (+) ou non (-) ; +/- AM : inoculation par les mycorhizes à arbuscules (+) ou non (-) ; N = 6 (-AG-AM), n = 12 (-AG-AM & -AG + AM), n = 12 (-AG-AM & + AG-AM), n = 24 (-AG-AM & - AG + AM / + AG-AM & + AG + AM) ; MFPA : masse de matière fraîche, MFR : masse de la matière fraîche de la racine, TFW : masse de la matière fraîche totale, LA : surface foliaire, LFW: poids frais de feuille, LN: nombre des feuilles.

	-GA-AM						-GA-AM & -GA+AM					
	SFW	RFW	TFW	LA	LFW	LN	SFW	RFW	TFW	LA	LFW	LN
K	0.73*	-	0.73*	-	0.73*	0.86*	0.61**	-	0.61**	0.51*	-	0.63**
P	-	-	-	0.73*	-	0.86*	-	-	-	-	-	-
Ca	0.89*	-	0.75*	-	0.75*	0.78*	-	-	-	-	-	-
Mg	-	-0.87*	-0.87*	-0.73*	-0.87*	-0.86*	-0.55*	-0.67**	-0.61**	-0.58**	-0.76**	-0.65**
Fe	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Na	-	-	-	-	-	-	-0.76**	-0.70**	-0.76**	-0.85**	-0.61**	-0.74**
K/Na	-	-	-	-	-	-	0.81**	0.69**	0.81**	0.78**	0.53*	0.83**
tZ	-	0.73*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
iP	-0.78*	-0.78*	-0.78*	-0.78*	-0.78*	-0.91*	-	-	-	-	0.50*	-
CKs	-	0.73*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GA1	0.78*	0.78*	0.78*	0.78*	0.78*	0.91*	-	-	-	-	-	-
GA3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GA4	-	0.75*	-	0.89*	-	0.78*	-	-	-	-	-	-
GAs	-	-	-	0.73*	-	-	-	-	-	-	-	-
IAA	-	0.83*	0.83*	-	0.83*	0.81*	-	-	-	-	-	-
ABA	-	-0.867*	-	-0.73*	-	-	-	-	-	-	-	-
ACC	0.75*	-	-	-	-	0.78*	-	-	-	-	0.47*	-
SA	-	-0.87*	-0.87*	-0.73*	-0.87*	-0.86*	-	-	-	-	-	-
JA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

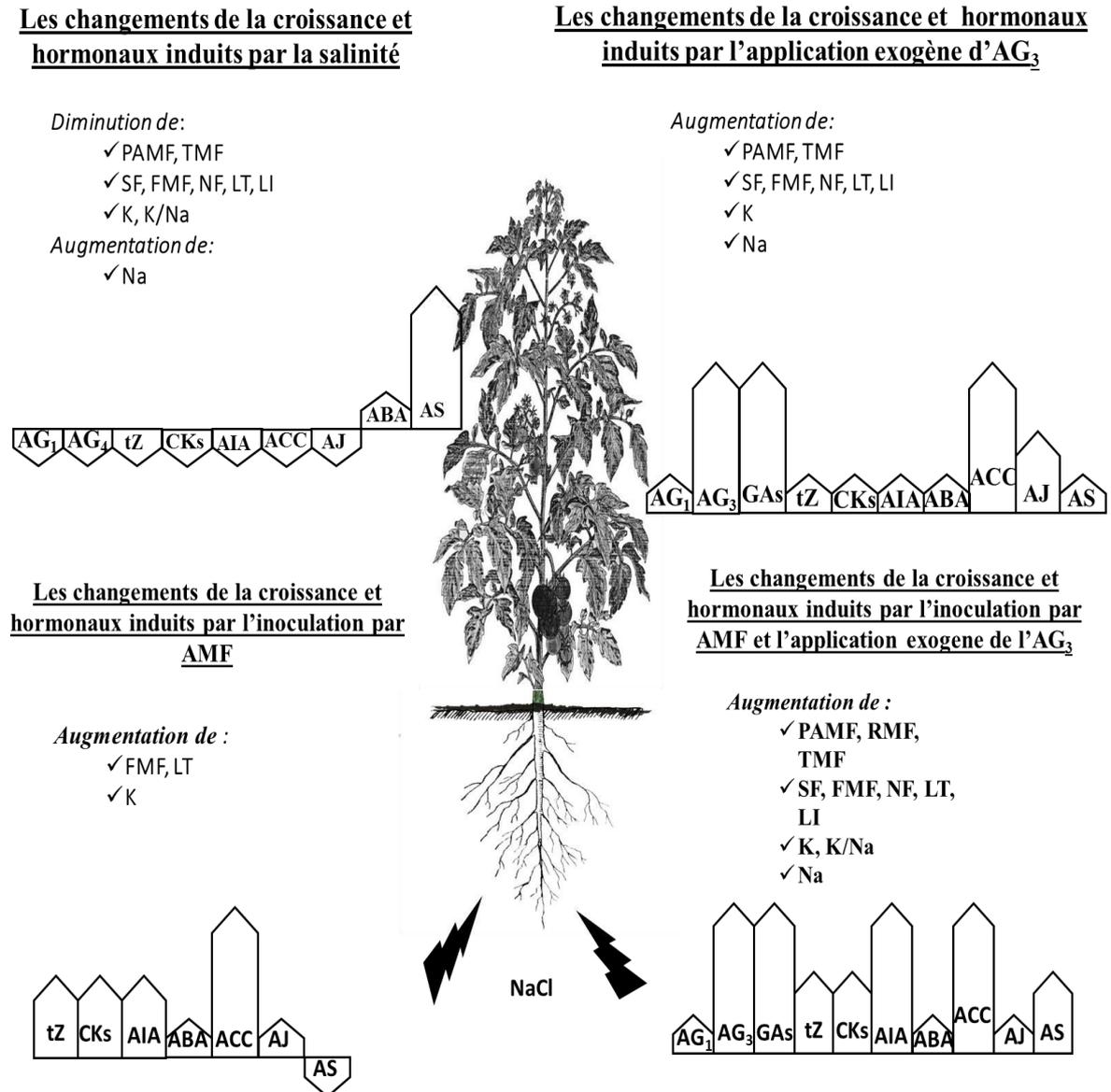
	-GA-AM & +GA-AM						-GA-AM & -GA+AM & +GA-AM & +GA+AM					
	SFW	RFW	TFW	LA	LFW	LN	SFW	RFW	TFW	LA	LFW	LN
K	0.82**	0.79**	0.85**	0.79**	0.55*	0.92**	0.49**	0.36*	0.50**	0.50**	0.37*	0.58**
P	0.52*	-	0.49*	0.55*	-	0.60**	-	-0.32*	-	-	-	-
Ca	0.64**	0.54*	0.57*	0.45*	-	0.65**	-	-	-	-	-	-
Mg	-0.67**	-0.70**	-0.76**	-0.76**	-0.82**	-0.76**	-0.42**	-0.54**	-0.45**	-0.45**	-0.48**	-0.47**
Fe	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Na	-	-	-	-	-	-	-0.42**	-0.51**	-0.44**	-0.46**	-0.30*	-0.44**
K/Na	-	0.47*	-	-	-	0.46*	0.61**	0.71**	0.63**	0.62**	0.47**	0.66**
tZ	0.49*	0.46*	0.46*	-	-	0.54*	0.43**	0.49**	0.43**	0.32*	0.46**	0.42**
iP	-	-	-	-	0.57*	-	-	-	-	-	-	-
CKs	0.49*	0.46*	0.46*	-	-	0.54*	0.43**	0.49**	0.43**	0.32*	0.46**	0.42**
GA1	0.53*	0.56*	0.56*	0.63**	0.79**	0.56*	-	-	0.31*	0.35*	-	0.34*
GA3	0.52*	0.49*	0.49*	0.55*	0.73**	0.54*	0.31*	-	0.30*	0.31*	0.30*	0.33*
GA4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.39*	-
GAs	0.49*	0.52*	0.46*	0.58**	0.70**	0.54*	0.30*	-	0.29*	0.32*	0.29*	0.33*
IAA	0.85**	0.79**	0.85**	0.82**	0.70**	0.91**	-	-	-	-	-	-
ABA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ACC	-	-	-	-	0.51*	-	-	-	-	-	0.32*	-
SA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.31*	-
JA	0.46*	0.49*	-	0.55*	-	0.54*	-	-	-	-	-	-

teneurs en K ont été corrélées positivement avec la MF des tige et totale ($r = 0.61$, $r = 0.61$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$), tandis que le Na a été négativement corrélé avec la MF des tiges ($r = -0.76$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) et totale ($r = -0.76$, $P \leq 0.01$, $n = 12$). Par contre, aucun des paramètres hormonaux analysés n'a été significativement corrélé avec les paramètres de croissance, ce qui suggère que l'effet positif des mycorhizes sur la performance des plantes traitées par le sel était lié à des facteurs ioniques.

L'effet spécifique du traitement de l'AG₃ a été étudié en corrélant les paramètres liés à la croissance avec les traits ioniques et hormonaux analysés chez les plantes non-mycorhizées (NAM-plantes) traitées et non-traitées avec l'AG₃ (Tableau 4). Les teneurs en K ont été corrélées positivement avec les paramètres de croissance analysés au niveau des tiges ($r = 0.82$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et aussi la MF totale ($r = 0.85$, $P \leq 0.01$, $n = 12$). Parmi toutes les hormones analysées, les CKs, les GAs, l'AJ et, en particulier, l'AIA étaient positivement corrélés avec les paramètres liés à la croissance. Les CKs ont montré des corrélations positives avec la MF des tiges ($r = 0.49$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) et totale ($r = 0.46$, $P \leq 0.05$, $n = 12$). De même, les GAs se sont corrélées avec la MF des tiges ($r = 0.49$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) et totale ($r = 0.46$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) (Tableau 4). L'AIA a montré la corrélation la plus forte avec les paramètres de croissance : la MF des tiges ($r = 0.85$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et totale ($r = 0.85$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) (Tableau 4).

Enfin, pour tester l'effet interactif du mycorhize et du traitement par l'AG₃, une étude de corrélation a été réalisée entre les paramètres liés à la croissance et les traits ioniques et hormonaux analysés dans l'ensemble des plantes entières (-GA-AM/-GA+AM/+GA-AM/+GA+AM) (Tableau 4). K a montré une corrélation positive avec la MF des tiges ($r = 0.61$, $P \leq 0.01$, $n = 24$) et totale ($r = 0.61$, $P \leq 0.01$, $n = 24$). Le rapport K/Na a montré une corrélation positive plus forte avec les paramètres de croissance des tiges ($r = 0.61$, $P \leq 0.01$, $n = 24$) ainsi que la MF totale ($r = 0.61$, $P \leq 0.01$, $n = 24$), tandis que la teneur en Na dans la feuille a montré une corrélation négative avec les attributs de croissance déterminés ($r = -0.42$, $r = -0.44$, respectivement, $P \leq 0.01$, $n = 24$) (Tableau 4). En ce qui concerne les traits hormonaux, l'interaction entre l'inoculation avec l'AMF et le traitement par l'AG₃ a entraîné des corrélations positives entre les GAs, et notamment les CKs et les paramètres de croissance. Les GAs sont en corrélation avec la MF des tiges et totale ($r = 0.30$, $r = 0.29$, respectivement, $P \leq 0.05$, $n = 24$). Néanmoins, la corrélation la plus forte a été trouvée entre les CKs et les paramètres de croissance : la MF des tiges ($r = 0.43$, $P \leq 0.01$, $n = 24$) et totale ($r = 0.43$, $P \leq 0.01$, $n = 24$), suggérant que les CKs sont facteurs positifs importants contrôlant la croissance

chez les plantes inoculées avec des mycorhizes et traitées par l'AG₃ en présence de sel



(Tableau 4).

Figure 5. Les importants changements hormonaux dans les feuilles des plantes de tomate (cv. TT-115) qu'ont été cultivés en conditions de salinité (100 mM NaCl) durant deux semaines. L'augmentation relative (flèche vers le haut) ou la diminution (flèche vers le bas) dans la teneur d'hormone induite par l'inoculation avec l'AMF, par l'application exogène l'AG₃ et par leur interaction, à la fin de l'expérience, est indiquée par trois tailles de flèches représentant la variation de la teneur d'hormone : plus de 5-fois, entre 2 et 5-fois, ou moins de 2-fois. MFPA : masse de matière fraîche, MFR : masse de la matière fraîche de la racine,

TFW : masse de la matière fraîche totale. LA: surface foliaire, LFW: poids frais des feuilles, LN: nombre des feuilles, IL: longueur d'entrenœuds, SL: longueur des tiges

3. Discussion

L'industrie agricole est fréquemment affectée par la salinité ce qui limite fortement la productivité des plantes. Certaines stratégies tel que l'application exogène de régulateurs de croissance végétale (par exemple l'acide gibbérellique AG₃) ou les champignons mycorrhiziens (AMF) ont été utilisés pour diminuer les effets négatifs de la salinité et améliorer la performance de croissance (Ruiz-Lozano et al., 2012; Porcel et al., 2012; Foo et al., 2013; Miransari et al., 2014; Colebrook et al., 2014). Il a été démontré que le taux de colonisation AMF a diminué avec l'augmentation du niveau de NaCl (Hajiboland et al., 2010), tandis que Takeda et al. (2015) ont rapporté qu'un niveau élevé des GAs a inhibé l'expression de certains gènes induits par les mycorhizes arbusculaires et les infections fongiques. L'inhibition de la formation des arbuscules par les GAs a été démontrée par les protéines DELLA, qui répriment la signalisation des GAs (Floss et al., 2013; Yu et al., 2014). Dans cette étude, malgré la diminution observée dans la colonisation de l'AMF par la salinité ou par l'application exogène l'AG₃ (Tableau 1), nous avons constaté que l'inoculation par l'AM a amélioré la croissance des plantes de tomate cultivées en conditions de salinité, tandis que l'application exogène d'AG₃ a montré un effet positif supplémentaire, en particulier sur la biomasse fraîche des tiges (Figure. 1A). Cela indique que l'effet de l'application d'AG₃ sur l'amélioration de la croissance était direct ou par son interaction avec d'autres hormones, mais pas par son influence sur la colonisation de l'AMF.

Un grand nombre des preuves appuient les effets positifs de l'application exogène d'AG₃ sur la croissance et le rendement des plantes en conditions de stress en modifiant les relations source/puits (Iqbal et al., 2011). En fait, dans notre étude, l'application foliaire d'AG₃ semble modifier les relations sources/puits en augmentant la force de la source et donc la biomasse des tiges (Figure. 1A), tandis que la croissance de la racine (puits) n'a pas été affectée (Figure. 1B), ce qui, à son tour, expliquerait la réduction de la colonisation de l'AMF observée chez les plantes traitées par l'AG₃ (Tableau 1). La réduction de la croissance due à la salinité a été associée à l'inhibition de la croissance apicale et au déséquilibre ionique (Ashraf et al., 2002). Bien que la teneur foliaire en Na a augmenté en conditions de salinité (Tableau 2), il ne semble pas être lié à la réduction de la croissance des plantes (Tableau 4), comme indiqué précédemment par Albacete et al. (2009). Cependant, l'inoculation par l'AMF seule

ou en combinaison avec l'AG₃ a abouti à une corrélation négative entre la teneur de Na et les paramètres liés à la croissance de la plante (Tableau 4). De même, Hajiboland et al. (2010) ont constaté que les plantes de tomate mycorhisées et cultivées dans un sol salé avaient une absorption plus élevée de Na que ses homologues non-AM. Toutefois, les changements de croissance provoqués par l'inoculation par l'AMF sont spécifiquement corrélés avec les paramètres ioniques, mais pas avec les facteurs hormonaux. En effet, bien que les teneurs en K et le rapport K/Na dans les feuilles soient corrélés positivement avec les paramètres de croissance, ces corrélations étaient particulièrement apparentes chez les plantes inoculées par l'AMF (Tableau 4). Ashraf et al. (2002) ont rapporté que l'AG₃ a stimulé l'accumulation de K dans les tiges d'un cultivar tolérant au sel de blé cultivé avec 100 mM de NaCl, tandis que Hajiboland et al. (2010) et Augé et al. (2014) ont montré que l'accumulation élevée de K chez les AM-plantes en conditions de stress salin a permis de maintenir un taux élevé de K/Na, empêchant la perturbation des processus métaboliques et l'inhibition de la synthèse des protéines.

En outre, l'inhibition de la croissance foliaire et la sénescence prématurée chez les plantes de tomate cultivées en présence du sel ont été déjà associées à une diminution des teneurs en CKs bioactives dans la racine, la sève du xylème, les feuilles et l'augmentation des taux d'ABA et d'ACC (Albacete et al., 2008; Ghanem et al., 2008). Comme indiqué précédemment, les GAs sont également impliqués dans la réponse de la plante à la salinité. Misratia et al. (2013) ont démontré que l'AG₃ pourrait être pulvérisée efficacement sur différentes variétés de riz pour améliorer la croissance en conditions de salinité, alors que Hamayun et al. (2010) ont rapporté que l'AG₃ pourrait interagir avec d'autres phytohormones pour atténuer les effets néfastes du stress salin chez les plantes de soja. Dans la présente étude, l'application exogène d'AG₃ a augmenté les teneurs des trois GAs actives analysés, en particulier l'AG₃ (Figure. 2). En outre, une corrélation positive a été trouvée entre l'AG₃ et les paramètres de croissance chez les plantes de tomate traitées par l'AG seul ou en combinaison avec l'AMF (Tableau 4). De même, les études sur l'application d'AG₃ ont montré que le niveau des GAs bioactifs (AG₁ et AG₄) ont augmenté chez les plantes de soja traitées par l'AG en conditions de salinité (Hamayun et al., 2010), tandis que les premiers rapports ont révélé que l'AMF produit certains types d'AG tel que l'AG₁ et son produit de désactivation AG₈ dans les racines des plantes de tabac colonisées par l'AM (Shaul-Keinan et al., 2002). Récemment, Martín-Rodríguez et al. (2014) ont montré l'augmentation des niveaux des GAs spécifiques dans les racines mycorhisées des plantes de tomate, en particulier à partir de la 13

voie d'hydroxylation, ce qui est en corrélation avec l'expression accrue des gènes associés à la biosynthèse des GAs. Par conséquent, l'interaction entre l'AG et l'AMF semble être importante particulièrement pour la restauration de la croissance des plantes en conditions de salinité.

Les CKs ont été particulièrement affectées par l'inoculation par l'AMF. En effet, la CKs la plus active chez la tomate est la tZ, qui représente plus de 97% du contenu total des CKs, a considérablement augmenté chez les AMF-plantes ([Figure. 3A](#)). Cette augmentation était particulièrement apparente chez les AMF-plantes traitées par l'AG₃ (de l'ordre 16-fois) en conditions contrôlées, et qui ont présenté les biomasses des tiges et totales les plus élevées ([Figure. 1A, C](#)). En fait, les CKs ont été positivement corrélés avec les paramètres liés à la croissance chez les plantes traitées par l'AG seul ou en association avec l'inoculation par l'AMF ([Tableau 4](#)). Cela suggère que les GAs interagissent avec les CKs pour améliorer la croissance en conditions de salinité, et l'inoculation par l'AMF a un effet positif supplémentaire sur la croissance. Des études antérieures ont montré que les AM-plantes ont accumulé plus de CKs que les plantes non-mycorhiziennes à la fois dans les tiges et les racines ([Drüge and Schönbeck, 1992](#); [van Rhijn et al., 1998](#); [Hause et al., 2007](#)). Cela pourrait être dû aux concentrations élevées de phosphate foliaire des AMF-plantes ([Tableau 3](#)), puisqu'il a été rapporté que l'augmentation de l'absorption de phosphate par les plantes mycorhizées augmente la production des CKs dans les racines et le flux des CKs aux parties aériennes, stimulant ainsi les tiges et donc la croissance totale des plantes ([Miransari et al., 2014](#)). En revanche, plusieurs études ont montré une interaction réciproque dépendante du développement entre les CKs et les GAs, où les CKs inhibent la production des GAs et favorisent leur désactivation, et les GAs inhibent les réponses des CKs ([Weiss et al., 2007](#)).

La diminution de l'AIA a également été associée à la réduction de la croissance des plantes de tomate cultivées en présence du sel ([Albacete et al., 2008](#)). L'effet positif du traitement d'AG₃ sur la croissance en conditions de contrôle et de salinité est corrélé avec les concentrations foliaires élevées d'AIA ([Tableau 4](#)). [Weiss et al. \(2007\)](#) ont rapporté que les auxines interagissent positivement avec les GAs au niveau de la biosynthèse chez *Arabidopsis* et chez le tabac, induisant l'expression du gène GA-biosynthétique *GA20ox*, qui code pour une enzyme clé catalysant la biosynthèse des GAs. En fait, la récupération de la croissance provoquée par l'inoculation par l'AMF a entraîné une augmentation des teneurs en AIA dans les feuilles en conditions de salinité par rapport aux NAM-plantes traitées par le sel ([Figure. 4A](#)). Certaines études ont abordé le rôle possible d'AIA dans la symbiose mycorhizienne

(Ludwig-Müller, 2011; Foo et al., 2013), mais il y a eu peu de preuves directes du mécanisme dans lequel l'AMF affecte l'équilibre des auxines chez les plantes en conditions de salinité.

Le rôle de l'ABA en tant que régulateur positif ou négatif de la croissance des plantes en conditions du stress n'est pas encore clair (Tardieu et al., 2010). Des études sur les changements dans les niveaux endogènes d'ABA chez les plantes mycorhisées soumises au stress sont également controversées (Hause et al., 2007), et pourrait s'expliquer par des différences dans l'état de l'eau des sols ou des plantes. Tandis que Sannazzaro et al. (2007) ont rapporté une concentration plus élevée d'ABA chez les plantes de *Lotus glaber* colonisées par *Glomus intraradices*, Jahromi et al. (2008) ont signalé une diminution de la concentration d'ABA chez les plantes de laitue colonisées par *Glomus intraradices*. Récemment, Martín-Rodríguez et al. (2016) ont montré chez les plantes de tomate mycorhisées que l'ABA a atténué l'AG-biosynthétique et a augmenté l'expression du gène GA-catabolique conduisant à la réduction des GAs bioactives. Vice versa, GA a activé le catabolisme d'ABA principalement dans les racines mycorhisées. Cependant, dans la présente étude, la teneurs en ABA ont augmenté en conditions de salinité, en particulier chez les plantes inoculées par l'AMF et traitées par l'AG₃, ce qui a significativement amélioré la croissance par rapport aux plantes non-traitées (Figure. 4B). Néanmoins, ces résultats suggèrent que l'application d'AG pourrait agir en modifiant les niveaux d'ABA des feuilles chez les AMF-plantes, ce qui a entraîné une amélioration de la croissance en conditions du stress.

Le cultivar hybride de tomate TT-115 utilisé dans cette étude a une longue durée de conservation des fruits en raison d'un allèle muté par la suppression de l'inhibiteur MADS de maturation (*RIN*) (*MADS-ripening inhibitor (RIN)*), qui ne parvient pas à déclencher la respiration climatique et la biosynthèse d'éthylène liés à la maturation. Il a été démontré que cette mutation dans *RIN* conduit à la régulation négative des gènes impliqués dans la biosynthèse et la signalisation de l'éthylène (Martel et al., 2011; Kumar et al., 2016), ce qui pourrait expliquer les teneurs faibles d'ACC des plantes non-traitées sous stress salin par rapport aux contrôles (figure 4C). En revanche, la colonisation par l'AMF ainsi que l'application d'AG₃, mais notamment l'interaction entre l'AMF et l'AG a augmenté de manière significative les teneurs en ACC chez les plantes de tomate traitées par NaCl. Dans ce contexte, certains rapports antérieurs ont montré que le métabolisme et la biosynthèse de GAs peuvent être modulés par *RIN*/éthylène et vice versa (Fujisawa et al., 2012; Kumar et al., 2016), bien que cet aspect l'interaction avec AMF nécessitera d'autres recherches. Klopffholz et al. (2011) a montré que le champignon mycorhizien *Glomus intraradices* sécrète une

protéine, la protéine sécrétée 7 (SP7), qui interagit avec le facteur de réponse à l'éthylène pour supprimer la signalisation d'éthylène, tandis que [Foo et al. \(2013\)](#) a suggéré que l'éthylène peut réguler négativement le développement des mycorhizes lorsque les niveaux d'éthylène sont élevés au-dessus des niveaux basaux. Néanmoins, aucune corrélation significative n'a été trouvée entre l'ACC et les paramètres liés à la croissance des plantes ([tableau 4](#)), ce qui suggère que cette hormone ne semble pas être le principal facteur de contrôle de la croissance en présence de sel, comme l'ont suggéré précédemment [Albacete et al. \(2008\)](#).

JA a été impliqué dans l'effet positif de l'inoculation par l'AMF sur la croissance ([Miransari et al., 2014](#); [Wasternack et Hause, 2013](#)), ainsi que dans la réponse à la salinité ([Hause et al., 2007](#)). En outre, une interconnexion complète se produit entre l'AJ et l'AS, une autre hormone végétale ayant une fonction importante dans la réponse de la plante aux contraintes environnementales ([Beckers et Spoel, 2006](#)). Nous avons constaté que les teneurs en AJ et en AS variaient de manière antagoniste avec les traitements de la salinité et d'inoculation par l'AMF, mais l'augmentation de la croissance observée chez les AMF-plantes ne semble pas être associée aux changements de ces deux hormones ([figure 4D, E](#)). Néanmoins, l'AJ est en corrélation avec les paramètres de croissance chez les plantes traitées avec l'AG₃ ([tableau 4](#)), ce qui suggère que l'AG interagit avec l'AJ dans le contrôle de la croissance des plantes en conditions de salinité. Selon [Heinrich et al. \(2013\)](#), les niveaux accrus d'AJ répriment la biosynthèse de l'AG en inhibant la transcription de plusieurs gènes biosynthétiques des GAs. En effet, les rapports récents ont indiqué la synergie et les discussions contradictoires entre l'AG et l'AJ dépendent du processus et de l'organe dans lequel ces hormones sont impliquées ([Wasternack et Hause, 2013](#); [Song et al., 2014](#)).

Il est intéressant de noter que les plantes inoculées par l'AMF et traitées par l'AG₃ ont montré des teneurs élevées d'AS en conditions de salinité ([figure 4E](#)), mais aucune corrélation n'a été trouvée entre l'AS et les paramètres liés à la croissance ([tableau 4](#)). Récemment, il a été démontré que l'application exogène de l'AS a amélioré l'ajustement osmotique chez les plants de tomate salinisés mais n'a pas augmenté la croissance des plantes ([Gharbi et al., 2016](#)).

4. Conclusions

Nos résultats ont montré que l'effet positif de l'application foliaire de l'AG₃ sur la croissance n'était pas lié à une influence favorable sur la colonisation de l'AMF, mais à son influence sur

l'équilibre hormonal de la plante. En fait, l'amélioration de la croissance observée chez les plantes inoculées par l'AMF en conditions de salinité était principalement associée aux facteurs ioniques (concentrations de K et de rapport K/Na plus élevés), tandis que l'effet allégeant de l'application de l'AG₃ et son interaction avec l'AMF semblent être dus à des changements dans l'équilibre hormonal. La pulvérisation des plantes de tomate avec l'AG₃ a augmenté les gibbérellines actives, AG₁, AG₄, mais surtout AG₃, et donc les teneurs totales des GAs, qui s'est corrélée positivement avec les paramètres liés à la croissance. De même, tZ ainsi que les teneurs totales en CKs (tZ + iP), en AIA et en ABA ont augmenté avec l'inoculation par l'AMF ou par l'application exogène de l'AG₃, mais en particulier par leur interaction, associée à une croissance améliorée en conditions de salinité. Par conséquent, ce travail constitue une étape importante vers l'utilisation des stratégies intégrées pour atténuer les effets négatifs de la salinité dans la culture de la tomate.

En conclusion générale cette étude a montré que l'inoculation par l'AMF ou l'application de l'AG₃ seule, mais surtout leur interaction, améliorait la croissance en conditions de salinité.



Variété Rio Grande

Chapitre IV

Chapiter IV

The interaction between the foliar GA₃ application and the inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) could improve the growth, the photosynthesis and the hormonal homeostasis of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L. cv Rio Grande) under high level of salinity?

Abstract :

Salinity is a major constraint severely limiting crop production. Recently, several strategies such as the exogenous application of gibberellic acid (GA₃), or the inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) have been adopted to improve and achieve plant performance under salt stress. However, their effects vary depending on the salt concentration or the species studied. For this, and to emphasize the effects of the interaction between foliar GA₃ application and the inoculation with AMF under high salinity, the tomato plants (*Solanum lycopersicum*, cv. Rio Grande) were inoculated or not with *Rhizophagus irregularis* and exposed to the different treatments during two weeks : 0 M GA₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M GA₃ + 0 mM NaCl, 0 M GA₃ + 200 mM NaCl and 10⁻⁶ M GA₃ + 200 mM NaCl. The results showed that at high salinity, the inoculation with AMF improved the total FW, while the exogenous application of GA₃ did not ameliorate the growth of tomato plants as compared to non-treated plants. Also, despite the reduction in photosynthetic parameters due to high salinity, the inoculation with the AMF or the exogenous GA₃ application, but especially their interaction increased the quantum efficiency of Photosystem II (Fm / Fv), Pn (net CO₂ assimilation rate), WUE (water-use efficiency) in leaves of tomato plants compared to non-treated plants. The results also revealed an increase in the endogenous levels of GA₃, tZ (trans-Zeatin), total cytokinins (CKs) and jasmonic acid (JA) compared to un-treated plants under salinity conditions. On the other hand, the inoculation with AM, or the exogenous GA₃ application, but notably their interaction decreased auxin (IAA) and salicylic acid (AS). The abscissic acid (ABA) and the 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) were increased by the inoculation with AM or by its interaction with the exogenous GA₃ application. These results suggest that the effect of the exogenous GA₃ application under high salinity could not play its role in attenuating the adverse effects of salt stress.

Key words: Rio Grande, arbuscular mycorrhizae, high salinity, growth, gibberellic acid, fluorescence, photosynthetic parameters and phytohormones.

Capítulo IV

¿La interacción entre la aplicación foliar y la inoculación por unas micorrizas arbusculares de tomate (*Solanum lycopersicum* L. cv Río Grande) podría mejorar el crecimiento, la fotosíntesis y la homeostasia hormonal a la fuerte salinidad?

Resumen:

La salinidad constituye una restricción mayor que limita considerablemente la producción vegetal. Recientemente, varias estrategias, tales como la aplicación exógena del ácido giberélico (AG₃), o la inoculación por unas micorrizas arbusculares fúngicas (AMF) han sido adoptadas con el fin de mejorar y conseguir el rendimiento de las plantas bajo estrés salino. Sin embargo, sus efectos varían en función de la concentración de la sal o las especies estudiadas. Para ello, para poner el acento sobre los efectos de la interacción foliar y la inoculación con la AMF a la fuerte salinidad, las plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*, cv. Río Grande) han sido inoculadas o no con *Rhizophagus irregularis* y expuestas a los diferentes tratamientos durante dos semanas: 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M de AG₃ + 200 mM NaCl. Los resultados han mostrado que la fuerte salinidad, la inoculación por la AMF mejoró la biomasa fresca de las plantas de tomate, mientras que la aplicación exógena de AG₃ no restauró el crecimiento de las plantas de tomate en comparación con unas plantas no tratadas. También, a pesar de la reducción de los parámetros fotosintéticos debido a la fuerte salinidad, la inoculación por la AMF, o la aplicación exógena de AG₃ pero sobre todo su interacción ha aumentado el rendimiento cuántico del PSII (Fm/Fv), Pn (asimilación neta de CO₂) y WUE (eficacia de la utilización del agua) en las hojas de las plantas de tomate. Los resultados han mostrado también el aumento de los contenidos endógenos en AG₃, en tZ (trans-Zeatina), en citoquininas totales (CKs) y en ácido jasmónico (AJ) en comparación con unas plantas no tratadas en condiciones de salinidad. Al contrario, la inoculación por el AMF, o la aplicación exógena del AG₃ así que su interacción ha disminuido las auxinas (AIA) y el ácido salicílico (AS). El ácido abscísico (ABA) y el ácido 1-aminociclopropano 1 carboxílico (ACC) aumentaron por la inoculación con la AMF o su interacción con la aplicación de AG₃. Estos resultados sugieren que el efecto de la aplicación exógena de AG₃ a la fuerte salinidad no podría jugar su papel de mitigación de los efectos nefastos del estrés salino.

Palabras clave: Río Grande, micorrizas arbusculares, fuerte salinidad, ácido giberélico, fitohormonas.

Chapitre IV

L'interaction entre l'application foliaire et l'inoculation par des mycorhizes à arbuscules de tomate (*Solanum lycopersicum* L. cv Rio Grande) pourrait-elle améliorer la croissance, la photosynthèse et l'homéostasie hormonale à la forte salinité ?

Résumé :

La salinité constitue une contrainte majeure limitant considérablement la production végétale. Récemment, plusieurs stratégies telles que l'application exogène de l'acide gibbérellique (AG₃), ou l'inoculation par des mycorhizes à arbuscules fongique (AMF)) ont été adoptées afin d'améliorer et atteindre la performance des plantes sous stress salin. Cependant, leurs effets varient en fonction de la concentration du sel ou les espèces étudiées. Pour cela, pour mettre l'accent sur les effets de l'interaction entre l'application foliaire et l'inoculation avec l'AMF à la forte salinité, les plantes de tomate (*Solanum lycopersicum*, cv. Rio Grande) ont été inoculées ou non avec *Rhizophagus irregularis* et exposées aux différents traitements durant deux semaines : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M de AG₃ + 200 mM NaCl. Les résultats ont révélé qu'à la forte salinité, l'inoculation par l'AMF a amélioré la biomasse fraîche des plantes de tomate, alors que l'application exogène d'AG₃ n'a pas restauré la croissance des plantes de tomate par comparaison aux plantes non-traitées. Aussi, malgré la réduction des paramètres photosynthétiques due à la forte salinité, l'inoculation par l'AMF, ou l'application exogène d'AG₃ mais surtout leur interaction a augmenté le rendement quantique du PSII (Fm/Fv), Pn (assimilation nette de CO₂) et WUE (efficacité de l'utilisation de l'eau) dans les feuilles des plantes de tomate. Les résultats ont révélé aussi l'augmentation des teneurs endogènes en AG₃, en tZ (trans-Zéatine), en cytokinines totales (CKs) et en acide jasmonique (AJ) par rapport aux plantes non-traitées en conditions de salinité. Par contre, l'inoculation par l'AM, ou l'application exogène de l'AG₃ ainsi que leur interaction a diminué l'auxine (AIA) et l'acide salicylique (AS). L'acide abscissique (ABA) et l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) ont augmenté par l'inoculation avec l'AM ou son interaction avec l'application d'AG₃. Ces résultats suggèrent que l'effet de l'application exogène d'AG₃ à la forte salinité ne pourrait pas jouer son rôle d'atténuation des effets néfastes du stress salin.

Mots clés : Rio Grande, mycorhizes à arbuscules, forte salinité, acide gibbérellique, phytohormones.

1. Introduction

La salinité diminue la productivité des cultures en réduisant la croissance des feuilles et en induisant leur sénescence. Cela réduit la capacité photosynthétique totale des plantes, limitant ainsi sa capacité à générer davantage la croissance ou la biomasse récoltable et aussi à maintenir des mécanismes de défense contre le stress (Yeo et al., 2007). Le traitement par l'acide gibbérellique des plantes de blé traitées par le sel a entraîné une augmentation de la capacité photosynthétique (Khan et al., 1996), ce qui indique son potentiel dans la régulation du métabolisme source-puits. Il a également été suggéré que le traitement par l'AG₃ pourrait entraîner des changements dans le développement des plastes ainsi que la structure des chloroplastes (Wellburn et al., 1973). En fait, l'AG₃ s'oppose au stress salin en améliorant la perméabilité membranaire et les niveaux de nutriments dans les feuilles, ce qui aboutit finalement à une meilleure croissance des parties aériennes, des racines ainsi que la biomasse totale (Iqbal et al., 2012). Abdel-Hamid et Mohamed. (2014) ont démontré que l'application de l'AG₃ (0 et 100 µM) s'oppose à la salinité (0, 100 et 300 mM) en améliorant la perméabilité membranaire, les teneurs des nutriments dans les feuilles, aussi des changements physicochimiques également ont été induits et qui sont responsables de l'induction de la tolérance au sel chez deux cultivars d'orge.

Dans d'autres études, l'effet de la salinité sur le riz et le rôle de l'application de l'AG₃ (150 ppm) ont été observés chez deux cultivars de riz tolérants au sel (Pokkali et MR219) cultivés à diverses concentrations du sel (0, 50, 100, 150 et 200 mM) dans une expérience en serre (Misratia et al., 2013). Ces chercheurs ont montré que la meilleure salinité allégée par l'AG₃ était dans le cas d'une salinité modérée de 50 et de 100 mM de NaCl. Aussi, Maggio et al. (2010) ont testé les effets de l'application de l'acide gibbérellique (0 et 100 mg L⁻¹) sur la tomate exposée à trois niveaux de salinité (28, 55, 88 mM Na et 55, 111, 177 mM Cl), ils ont constaté que le traitement par l'AG₃ réduit la résistance stomatique et a amélioré l'utilisation de l'eau par la plante à une faible salinité. Aussi, ils ont également démontré que l'application exogène de l'AG₃ pourrait favoriser la croissance et le rendement des plantes à une salinité faible-à-moderée, alors qu'elle pourrait augmenter la sensibilité au stress à des niveaux de salinité modérés-à-élevés. Récemment, Khalloufi et al. (2017) ont montré que l'application foliaire de l'AG₃ a permis d'augmenter les gibbérellines actives (GAs), résultant d'une corrélation positive entre l'AG₃ et les paramètres liés à la croissance. En outre, les concentrations de cytokinines, d'acide indoleacétique et d'acide abscisique ont augmenté chez les plantes de tomate traitées par des mycorhizes à arbuscules (AMF) ou par l'AG₃ mais,

notamment, chez les plantes traitées à la fois par l'AMF et l'AG₃, ce qui a entraîné une amélioration de la croissance en conditions de salinité.

D'autre part, un grand nombre des preuves appuient l'influence positive des mycorhizes à arbuscules (AMF) sur la croissance des plantes en augmentant l'absorption des éléments nutritifs (Garg and Pandey, 2015), l'équilibre de l'homéostasie ionique (Estrada et al., 2013), l'augmentation de la capacité photosynthétique (Sheng et al., 2008) et l'amélioration de l'ajustement osmotique chez les plantes (Aroca et al., 2007). Sheeng et al. (2008) ont signalé que les plantes de maïs inoculées avec *Glomus mosseae* avaient une plus grande conductance stomatique, un taux de transpiration plus élevé, un taux photosynthétique net plus élevé et une concentration intercellulaire de CO₂ plus faible par rapport à celle des plantes non-mycorhizées sous stress salin. L'augmentation des glucides totaux se traduit par une corrélation positive avec la mycorhisation de la plante hôte telle que rapportée par Thomson et al. (1990).

L'AMF est également connue pour influencer la croissance des plantes en affectant la production d'hormones végétales (Nadeem et al., 2014), en particulier en réponse au stress salin. Aroca et al. (2013) ont rapporté que la laitue inoculée par l'AMF a diminué l'acide abscisique (ABA) mais a augmenté la production de strigolactone pour acclimater le stress salin. De même, l'inoculation par l'AMF de *sesbania sesban* a maintenu des niveaux plus élevés d'acide indole-3-acétique (AIA) et d'acide gibbérellique (AG) et a allégé les effets négatifs de la salinité (Allah et al., 2015). Aussi, la symbiose par l'AMF peut également réguler l'ABA pour modifier les propriétés hydrauliques des racines, améliorer l'absorption d'eau dans les conditions défavorables (Ruiz-Lozano et al., 2012). Martínez-Medina et al. (2010) ont observé des changements significatifs dans les concentrations des plusieurs hormones chez les plantes de melon mycorhisées en fonction du champignon AMF impliqué, en particulier celle d'AIA et du précurseur d'éthylène (acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) par rapport aux plantes non-inoculées, tandis que la teneur en acide jasmonique a augmenté dans les racines mycorhisées d'orge, de concombre et chez les plantes de *Medicago truncatula* (Vierheilig and Piche, 2002; Meixner et al., 2005; Stumpe et al., 2005).

Notre objectif vise à évaluer l'impact de l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par l'AM sur la photosynthèse ainsi que l'équilibre hormonal à la forte salinité.

2. Rappel du protocole expérimental :

Les graines de la variété fixée de tomate (*Solanum lycopersicum* L. cv. Rio Grande) sont désinfectées par une solution d'eau de javel 5% puis rincées à l'eau distillée plusieurs fois. Par la suite, elles sont mises dans des plaques alvéolées pleines de la vermiculite stérilisée. Les plantes de tomate issues de semis et âgées de 3 semaines (stade 3 feuilles étalées) sont transférées vers des pots de 1 L contenant du la vermiculite stérilisée. La moitié des plantules sont inoculées par 5g de *Rhizophagus irregularis* par plante. Les plantes sont irriguées régulièrement par une solution nutritive modifiée (Hoagland and Aron, 1950).

A la fin de la récolte, les plantes sont récoltées et séparées en parties aériennes et en racines. Plusieurs paramètres sont déterminés avant (longueur de la partie aérienne, des entrenœuds et nombre des feuilles) et après la récolte finale des plantes de différents traitements (masses des matières fraîches, les teneurs en cations et dosage des phytohormones au niveau des feuilles).

Les mesures de l'intensité de la fluorescence ont été réalisées sur des feuilles pré-adaptées à la l'obscurité pendant 30 min, à l'aide d'un fluor-mètre de type OS-30. En outre, les mesures simultanées du taux net d'assimilation du CO₂ (Pn), de la transpiration (E) et de la conductance stomatique (gs) ont été effectuées sur une feuille entièrement agrandie (3^{ème} feuille à partir du haut) de chaque plante à l'aide d'un appareil du type LCA-4. L'efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE) a été calculée comme le rapport du taux d'assimilation photosynthétique (Pn) à la transpiration (E). Les mesures ont été effectuées au cours du dernier jour de la période de traitement salin.

La colonisation fongique AM a été déterminée 4 semaines après l'inoculation par *Rhizophagus irregularis*. Les segments des racines de trois plantes sélectionnées au hasard par traitement ont été récoltés à la fin de la récolte pour déterminer le pourcentage de colonisation.

Les analyses sont menées par Analyse de Variance (ANOVA) à l'aide du logiciel SPSS for Windows (version 20.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA) où le test de Duncan est utilisé au seuil de significativité de P<0.05, et afin d'étudier les relations liant certains paramètres, nous avons eu recours aux corrélations de Tau-B de kendall.

3. Résultats

3.1. La colonisation mycorhizienne

Le tableau montre que *Rhizophagus irregularis* a colonisé avec succès les racines de tomate (cv. Rio Grande) cultivées sur milieu témoin. La colonisation fongique AM n'a pas été observée chez les NAM-plantes. En effet, le pourcentage de colonisation racinaire a diminué de 25% avec l'addition de 200 mM NaCl après deux semaines de traitement (Tableau 1). Cependant, l'application foliaire de 10^{-6} M d'AG₃ a diminué de 35% le pourcentage de colonisation dans les racines en conditions contrôlées et stressantes chez les AM-plantes par rapport aux témoins (Tableau 1).

Tableau 1. Pourcentage des mycorhizes dans le système racinaire des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10^{-6} M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10^{-6} M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes \pm erreur standard. Les différentes lettres indiquent les différences statistiques selon le test de Tukey à P < 0.05.

% AM colonization	0 M GA ₃ +0 mM NaCl	10^{-6} M GA ₃ +0 mM NaCl	0 M GA ₃ + 200 mM NaCl	10^{-6} M GA ₃ + 200 mM NaCl
NAM Plants	0	0	0	0
AM Plants	27 \pm 0.22 a	17 \pm 0.26 c	20 \pm 0.07 b	17 \pm 0.32 c

3.2. Croissance pondérale

En absence de NaCl 200 mM, les plantes de tomate traitées par l'AG₃ et/ou inoculées avec l'AMF ont augmenté les biomasses fraîches des parties aériennes (MFPA), des racines (MFR) et totales (MFT) par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 1A B, C).

Bien que le niveau élevé de la salinité ait provoqué une diminution de l'ordre de 30% des paramètres de la croissance, les plantes de tomate inoculées avec l'AMF ont montré une augmentation significative de la MFT par rapport à celles des plantes non-inoculées (Figure 1C). Cependant, l'application foliaire par l'AG₃ a diminué la MFT, mais elle n'a eu aucun effet sur la MFPA. De plus, les plantes traitées à la fois avec l'AM et par l'AG₃ n'ont montré aucun changement de la MFR, de la MFPA et donc de la MFT, par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃, en conditions de forte salinité (Figure 1A B, C).

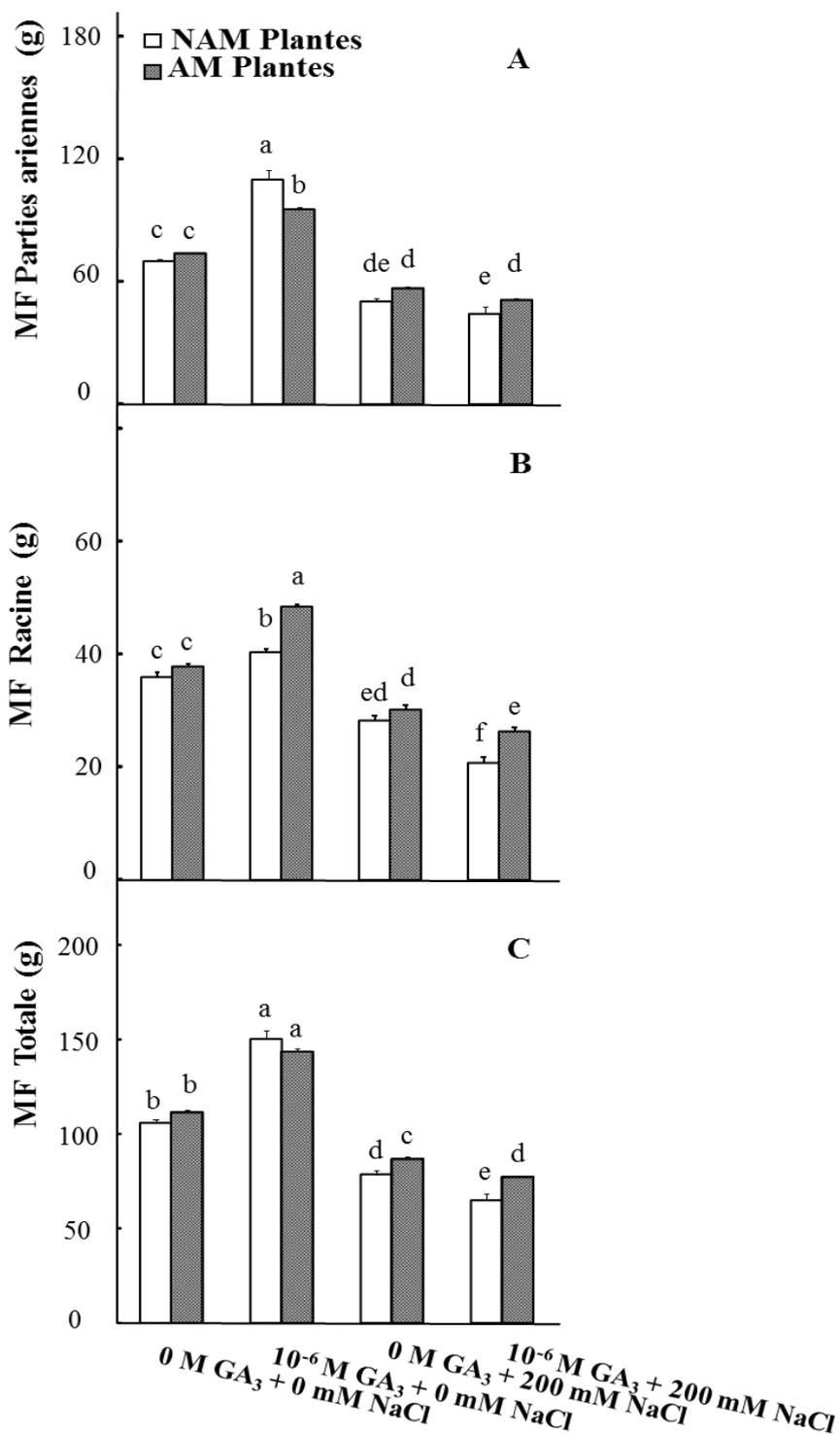


Figure 1. La masse de matière fraîche (MF) des parties aériennes (PA) (A), MF des racines (R) (B) et la MF totale (C) des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.

3.3. Paramètres morphologiques

Le tableau 2 montre que, sur milieu témoin, la longueur de la tige et la longueur des entrenœuds ont augmenté, chez les plantes inoculées par l'AM, ainsi que chez les plantes traitées à la fois par l'application de l'AG₃ et par l'inoculation par l'AM tandis que l'inoculation n'a pas changé la distribution de la tige mais la pulvérisation par l'AG₃ a augmenté d'une façon significative cette distribution (Tableau 2).

Il est important de noter que bien que le niveau de salinité élevé a diminué tous les paramètres morphologiques des parties aériennes par rapport aux témoins sans sel, l'inoculation par l'AMF, l'application exogène par l'AG₃ ou leur interaction ont augmenté la longueur de la tige et la longueur des entrenœuds par rapport aux plantes non-traitées par l'AG₃ et/ou inoculées avec l'AMF (Tableau 2). Cependant, l'application foliaire de l'AG₃ seule ou son interaction avec l'inoculation par l'AM a diminué la distribution des tiges par rapport aux plantes non-traitées par l'AG₃ et/ou inoculées avec l'AMF (Tableau 2).

Tableau 2. Longueur des tiges (cm) et longueur des entrenœuds (cm) ainsi que la distribution des tiges (g/cm) des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant deux semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les mêmes lettres ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P < 0.05.

		Longueur de la tige (cm)	Longueur d'entrenœuds (cm)	Distribution de la tige (g/cm)
0 M GA ₃ + 0 mM NaCl	NAM	38.00 ± 0.29 d	5.17 ± 0.17 bc	1.84 ± 0.02 bc
	AM	43.33 ± 0.33 b	6.17 ± 0.17 a	1.70 ± 0.01 cd
10 ⁻⁶ M GA ₃ + 0 mM NaCl	NAM	41.00 ± 0.58 c	5.50 ± 0.29 b	2.68 ± 0.09 a
	AM	47.67 ± 1.20 a	6.17 ± 0.17 a	2.00 ± 0.07 b
0 M GA ₃ + 200 mM NaCl	NAM	30.38 ± 0.17 f	4.00 ± 0.00 d	1.64 ± 0.04 d
	AM	34.00 ± 0.58 e	4.83 ± 0.17 c	1.67 ± 0.01 cd
10 ⁻⁶ M GA ₃ + 200 mM NaCl	NAM	35.00 ± 0.29 e	4.83 ± 0.17 c	1.27 ± 0.10 e
	AM	38.00 ± 0.58 d	5.50 ± 0.29 b	1.35 ± 0.03 e

3.4. La fluorescence chlorophyllienne

En absence de NaCl 200 mM, l'inoculation et/ou la pulvérisation par l'AG₃ n'a aucun effet sur le rendement quantique maximal (Fv/Fm) par rapport à celles des plantes témoins non-traitées par le sel (Figure 2A).

La salinité a entraîné une diminution significative du rendement quantique maximal (Fv/Fm) des plantes de tomate par rapport à celles des plantes témoins non-traitées par le sel, cependant l'inoculation par l'AM ou l'application foliaire de l'AG₃, mais surtout leur interaction a augmenté ce paramètre respectivement par rapport aux plantes non-traitées par l'AG₃ et/ou par l'inoculation après deux semaines de traitement (Figure 2A).

3.5. Les paramètres photosynthétiques

En absence de NaCl 200 mM, les plantes de tomate inoculées par l'AM ont montré des valeurs plus élevées de g_s, Pn et WUE que les plantes non-inoculées. En outre, l'application foliaire de l'AG₃ seule a augmenté la Pn et WUE dans les feuilles par rapport aux plantes non-pulvérisées. Il est important de noter que les plantes inoculées par l'AM et pulvérisées par l'AG₃ ont montré les valeurs les plus élevées Pn, g_s, WUE et de la transpiration E dans les feuilles des plantes respectivement par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 2A, B, C et D).

La salinisation a entraîné une diminution des paramètres photosynthétiques dans les feuilles sauf la transpiration, par rapport aux témoins sans sel. Cependant, les plantes de tomate inoculées avec l'AM ou à la fois inoculées et pulvérisées par l'AG₃ ont montré des valeurs plus élevées de Pn et de WUE (de 5-fois à 8-fois) par rapport aux plantes non-traitées, en conditions de forte salinité. En présence de NaCl, l'application foliaire de l'AG₃ a diminué la g_s et la transpiration (E) par rapport aux plantes non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 2B, D, C et E).

3.6. Caractéristiques ioniques

Sur milieu témoin, l'inoculation par l'AM ou l'application foliaire par l'AG₃ ainsi que leur interaction ont significativement augmenté respectivement les teneurs en K et Ca par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. Par ailleurs, l'inoculation par l'AM a diminué les teneurs en Mg par comparaison aux plantes non-inoculées (Tableau 3). Pour le Na et/ou l'inoculation avec l'AMF n'ont pas changé d'une façon significative les teneurs en cet

élément. L'application foliaire de l'AG₃ a significativement augmenté le rapport K/Na par rapport aux plantes non-pulvérisées. Par contre, l'inoculation par l'AM ainsi que son interaction avec l'application exogène de l'AG₃ ont diminué le rapport K/Na par rapport aux plantes non-traitées.

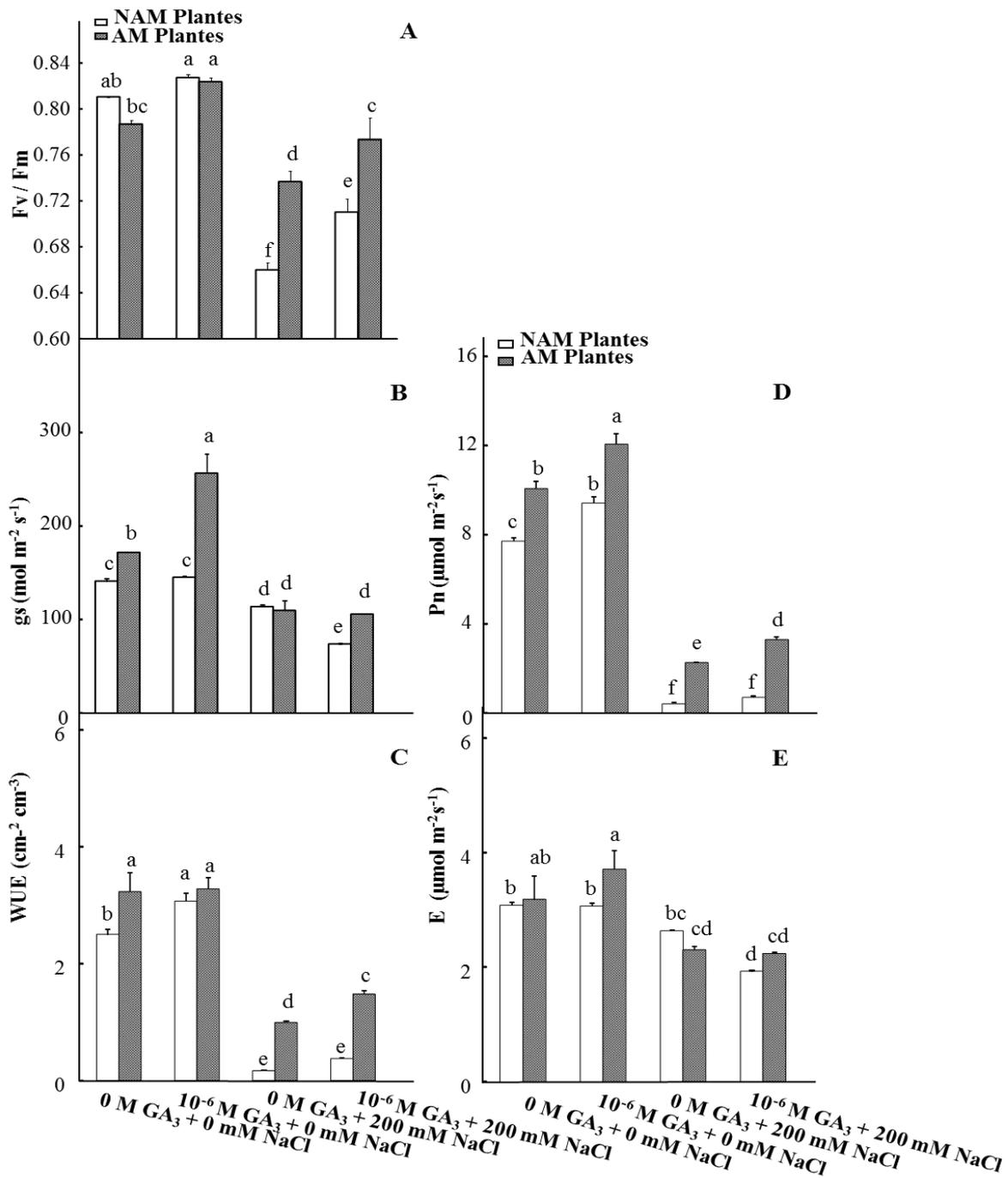


Figure 2. Le rendement quantique maximum (Fv/Fm) (A), la conductance stomatique (B), l'efficacité d'utilisation d'eau (WUE) (C), l'assimilation nette de CO₂ (D) et la transpiration (E) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶

M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.

La salinité a provoqué une diminution des teneurs foliaires en K et en P par rapport à celles des plantes témoins sans sel. Cependant, l'inoculation par l'AM ou l'application exogène de l'AG₃ ont augmenté les teneurs foliaires en k en présence de NaCl 200 mM. Cependant, l'inoculation par l'AM et/ou l'application foliaire de l'AG₃, et leur interaction ont diminué les teneurs en Mg et en Ca par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. L'application l'AG₃ seule qui a augmenté les teneurs en Na dans les feuilles de plantes par rapport aux plantes non-pulvérisées. Par contre, les teneurs en Na ont significativement diminué dans les feuilles des plantes inoculées par l'AM ou traitées à la fois avec l'AG₃ et l'AM (Tableau 3).

Tableau 3. Teneurs en potassium (K), en phosphore (P), en calcium (Ca), en magnésium (Mg), en sodium (Na) (mg/g MS) ainsi que le rapport K/Na dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant deux semaines avec : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les mêmes lettres ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P <0.05.

		K (mg. g ⁻¹)	P (mg. g ⁻¹)	Ca (mg. g ⁻¹)	Mg (mg. g ⁻¹)	Na (mg. g ⁻¹)	K/Na
0 M GA ₃ + 0 mM NaCl	NAM	27.84 ± 0.6 d	12.73 ± 0.13 a	12.09 ± 0.43 d	10.41 ± 0.13 d	1.83 ± 0.03 d	15.18 ± 0.1 b
	AM	29.67 ± 0.1 c	3.81 ± 0.1 e	16.71 ± 0.1 ab	8.90 ± 0.0 e	2.87 ± 0.03 d	10.35 ± 0.1 c
10 ⁻⁶ M GA ₃ + 0 mM NaCl	NAM	37.25 ± 0.5 a	11.39 ± 0.06 b	16.87 ± 0.62 a	10.79 ± 0.02 cd	2.26 ± 0.06 d	16.52 ± 0.4 a
	AM	34.38 ± 0.2 b	3.98 ± 0.1 e	15.81 ± 0.1 b	10.42 ± 0.05 d	3.36 ± 0.02 d	10.22 ± 0.0 c
0 M GA ₃ + 200 mM NaCl	NAM	22.91 ± 0.9 f	6.28 ± 0.2 c	13.45 ± 0.14 c	21.47 ± 0.7 a	55.39 ± 0.61 b	0.41 ± 0.0 d
	AM	24.93 ± 0.0 e	2.17 ± 0.0 f	8.76 ± 0.1 f	12.06 ± 0.06 b	35.93 ± 0.15 c	0.69 ± 0.0 d
10 ⁻⁶ M GA ₃ + 200 mM NaCl	NAM	24.89 ± 0.5 e	5.45 ± 0.2 d	12.59 ± 0.27 cd	11.36 ± 0.4 bc	71.15 ± 3.3 a	0.35 ± 0.0 d
	AM	24.07 ± 0.3 ef	1.92 ± 0.0 f	10.95 ± 0.2 e	10.71 ± 0.12 cd	38.66 ± 0.42 c	0.62 ± 0.0 d

3.7. Profil hormonal

Les gibbérellines

Comme prévu, l'application foliaire de l'AG₃ a augmenté la concentration endogène de l'AG₃, notamment chez les NAM-plantes, en absence de NaCl 200 mM. De même, en conditions de salinité, l'application exogène de l'AG₃ a provoqué une augmentation significative de la teneurs endogènes en AG₃ mais, dans ce cas, elle était particulièrement apparente chez les AM-plantes (Figure 3).

Les cytokinines

En absence de sel, les teneurs en tZ ainsi que celles en CKs totales (calculées comme tZ + iP) ont augmenté par l'inoculation par l'AMF ou par l'application foliaire de l'AG₃. L'interaction entre l'inoculation par l'AMF et l'application de l'AG₃ a fortement augmenté les teneurs en tZ et en CKs totale de l'ordre de 4 fois par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 4A, C).

La forte salinité a entraîné une réduction des teneurs en tZ et en CKs totales dans les feuilles des plantes par rapport à celles des plantes témoins sans sel. Cependant, l'inoculation par l'AMF, ou l'application exogène de l'AG₃ a augmenté les teneurs en tZ et donc en CKs totales par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 4A, C). Les plantes de tomate traitées à la fois par l'inoculation par l'AM et par l'application de l'AG₃ n'ont eu aucun effet sur les teneurs en tZ et par conséquent en Cks totales par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. En outre, l'inoculation par l'AM ou l'application foliaire de l'AG₃ ainsi que leur interaction ont diminué les teneurs en iP par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃, à la forte salinité (Figure 4B).

L'acide indolacétique

En absence de NaCl 200 mM, l'inoculation seule ou combinée avec l'application foliaire l'AG₃ ont diminué les teneurs en AIA. En présence de sel, l'inoculation par l'AM ou l'application exogène de l'AG₃ ainsi que leur interaction ont diminué les teneurs en AIA par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 5A).

L'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique

En absence de NaCl 200Mm, l'inoculation a augmenté de 2.5 fois les teneurs foliaires en ACC par rapport à celles des plantes non-inoculées. Cependant, la pulvérisation par l'AG₃ des plantes non- ou mycorhizées par l'AMF a entraîné une diminution très importante des teneurs foliaires en ACC.

En présence de NaCl 200 mM, les teneurs foliaires en ACC diminuent de l'ordre de 80% par rapport aux plantes témoins sans sel. Néanmoins, l'inoculation restaure cette diminution (Figure 6A).

L'acide abscisique

L'application exogène de l'AG₃ ainsi que leur interaction ont augmenté de 2 fois les teneurs en ABA dans les feuilles des plantes par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. La salinité a entraîné une augmentation des teneurs en ABA quel que soit le traitement. Les plantes inoculées par l'AMF ou à la fois inoculées par l'AM et pulvérisées avec l'AG₃ ont augmenté respectivement les teneurs en ABA dans les feuilles des plantes, tandis que l'application foliaire d'AG₃ seule a diminué cette hormone par rapport aux plantes non-pulvérisées en particulier en conditions de salinité (Figure 6B).

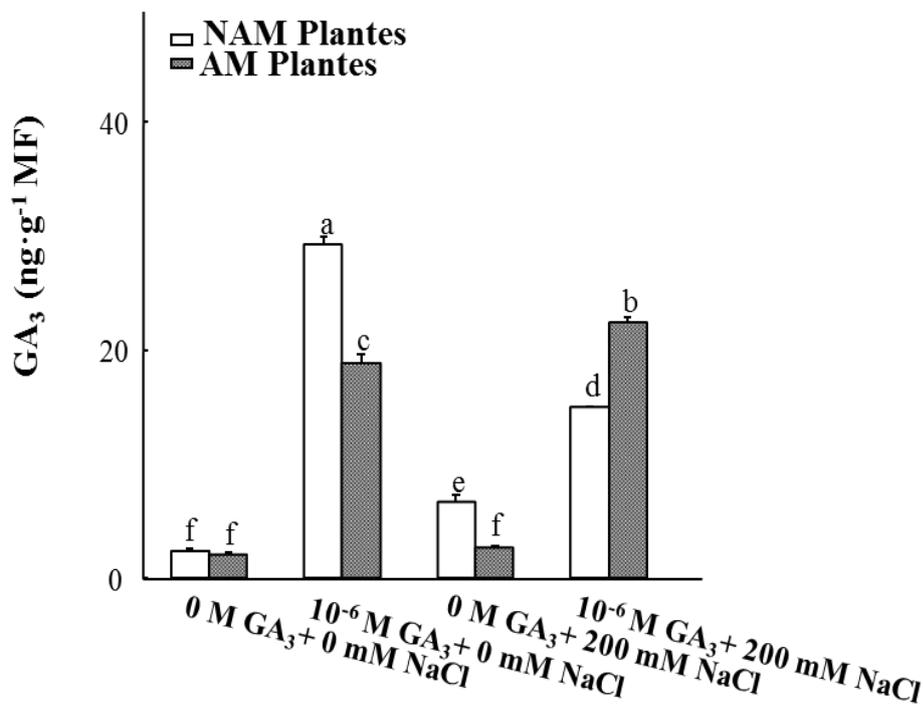


Figure 3. Teneurs en gibbérellines A3 (AG₃) (A), dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P < 0.05.

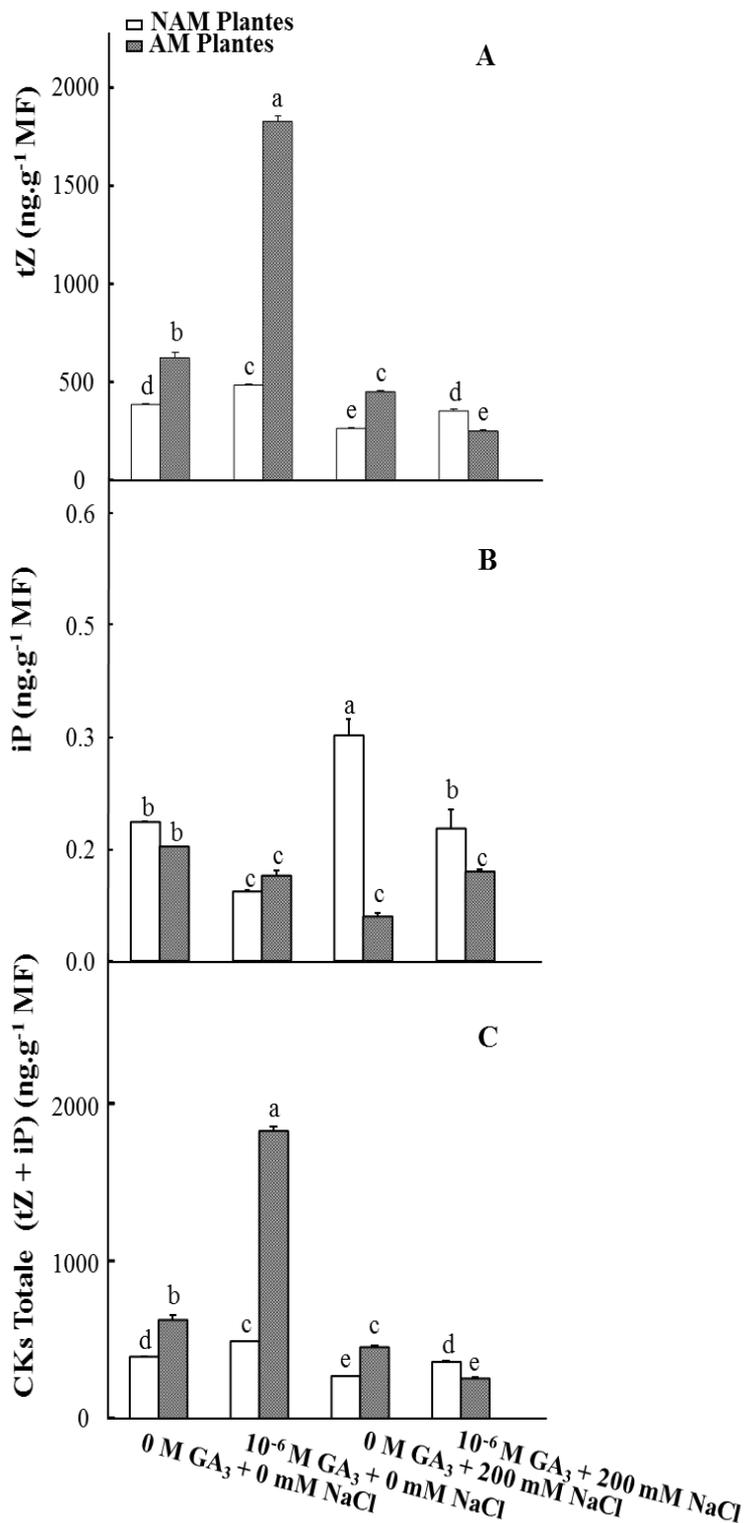


Figure 4. Teneurs en *trans*-Zeatin (tZ) (A), en isopentenyladenine (iP) (B) et en CKs totales (tZ+iP) (C) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P < 0.05.

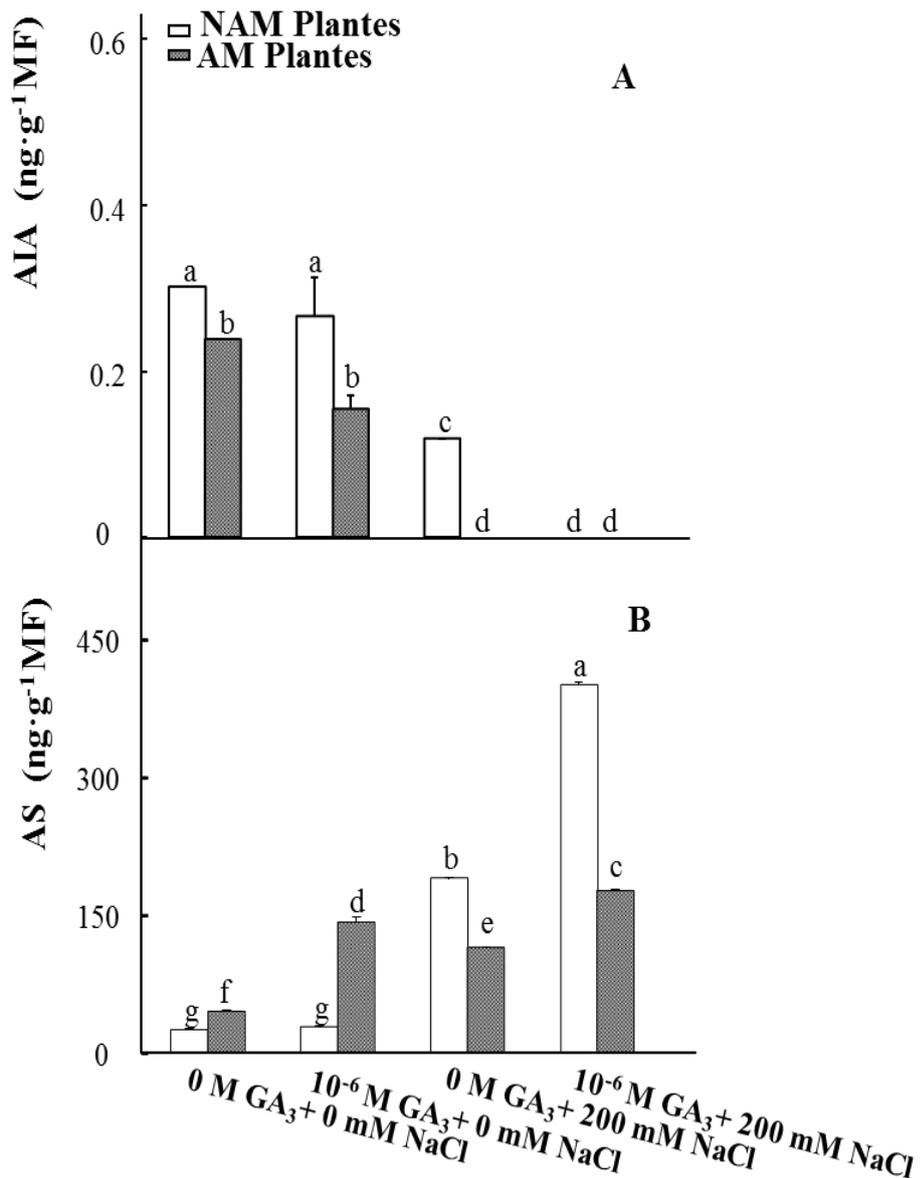


Figure 5. Teneurs en acide indole-3-acétique (AIA) (A), en acide salicylique (AS) (B) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P < 0.05.

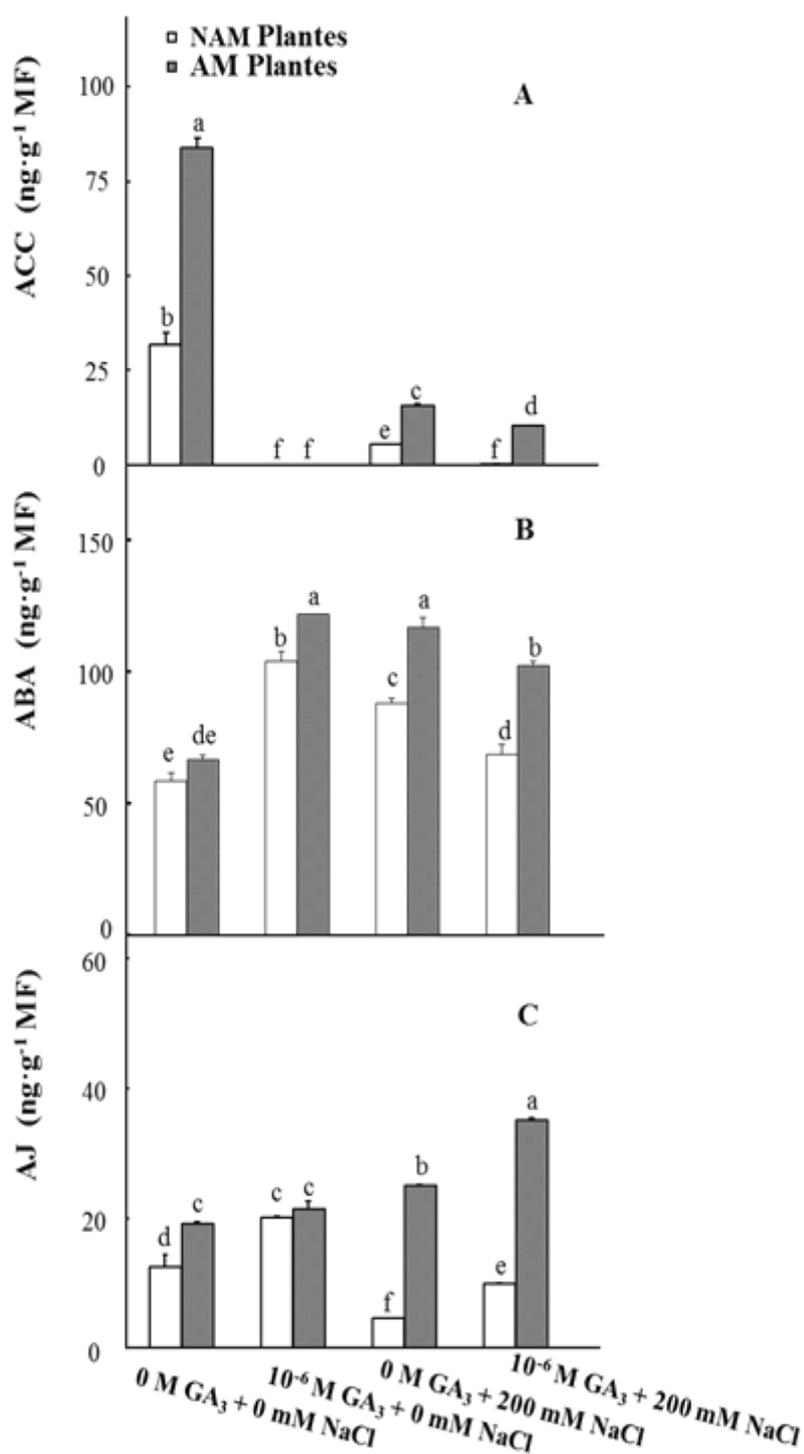


Figure 6. Teneurs en acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) (A), en acide abscissique (ABA) (B) et en acide jasmonique (AJ) (C) dans les feuilles des plantes de tomate (cv. Rio Grande) inoculées (AM) ou non (NAM) avec *Rhizophagus irregularis* et traitées durant 2 semaines par : 0 M AG₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃ + 0 mM NaCl, 0 M AG₃ + 200 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃ + 200 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les barres surmontées de la même lettre ne diffèrent pas de manière significative selon le test de Duncan à P < 0.05.

L'acide jasmonique

En absence de sel, l'inoculation par l'AM a provoqué une augmentation des teneurs en AJ par comparaison aux plantes non-inoculées. L'inoculation par l'AMF ou l'application foliaire de l'AG₃ ainsi que leur interaction a augmenté les teneurs en AJ sur milieu témoins (Figure 6C). En présence de NaCl 200 Mm, l'inoculation par l'AMF ou l'application foliaire d'AG₃, ou leur interaction ont augmenté les teneurs en AJ de l'ordre de 5, 2 et 7 fois par rapport à celles des plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 6C).

L'acide salicylique

L'inoculation des plantes de tomate par l'AMF a augmenté les teneurs en AS par rapport à celles des plantes non-inoculées, en absence de sel. En présence de NaCl 200 mM, la pulvérisation par l'AG₃ a augmenté de 2 fois les teneurs en AS comparées à celles des plantes non pulvérisées (Figure 5C). Cependant, l'inoculation seule ou associée à la pulvérisation par l'AG₃ a diminué les teneurs en AS (Figure 5C).

3.8. Analyse des corrélations

Les paramètres liés à la croissance (MF des racines, MF des parties aériennes et la masse des matières fraîches totale MFT) et les caractéristiques photosynthétiques (transpiration (E), conductance stomatique (gs), taux photosynthétique net (Pn), efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE) et le rendement quantique maximal (Fv/Fm)) ont été corrélés avec les paramètres ioniques et hormonaux analysés à la fois chez les témoins et chez les plantes traitées par le sel (Tableau 4). Chez les plantes (-GA-AM), les teneurs en K ont été positivement liées à la MF des PA ($r = 0.73$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) et totale ($r = 0.87$, $P \leq 0.05$, $n = 6$). On a constaté que le rapport K/Na était lié à la MF des PA ($r = 0.86$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) et totale ($r = 0.86$, $P \leq 0.05$, $n = 6$). La transpiration s'est révélée corrélée positivement avec les teneurs en K ($r = 0.83$, $P \leq 0.05$, $n = 6$), mais inversement corrélée avec Mg ($r = -0.83$, $P \leq 0.05$, $n = 6$). De plus, gs ($r = -0.79$, $P \leq 0.05$, $n = 6$), Pn ($r = -0.89$, $P \leq 0.05$, $n = 6$), WUE ($r = -0.81$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) et Fv/Fm ($r = -0.77$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) ont été corrélés négativement avec Na (Tableau 4).

Parmi tous les paramètres analysés, ACC et AJ ont été corrélés positivement avec les paramètres de croissance, le MFT ($r = 0.73$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) a été corrélé avec les teneurs en ACC. De même, l'AIA et l'AJ ont été liés à la MF de PA ($r = 0.89$, respectivement $P \leq 0.05$, $n = 6$) et totale ($r = 0.75$, respectivement $P \leq 0.05$, $n = 6$) FW (Tableau 4). En revanche, ABA et AS ont été corrélés négativement avec les paramètres liés à la croissance. Comme prévu,

l'ABA était fortement corrélé avec la MF totale ($r = -1.00$, $P \leq 0.01$, $n = 6$). L'AS a également été corrélé négativement avec la MFT ($r = -0.73$, $P \leq 0.05$, $n = 6$). En revanche, g_s , P_n et F_v/F_m ont été corrélés avec les teneurs foliaires en ACC, en AIA et en AJ. Les g_s et les P_n ont été corrélés positivement avec l'ACC ($r = 0.83$, $r = 0.79$, respectivement $P \leq 0.05$, $n = 6$), l'AIA ($r = 0.80$, $r = 0.83$, respectivement $P \leq 0.05$, $n = 6$) et l'AJ ($r = 0.85$, $r = 0.88$, respectivement $P \leq 0.05$, $n = 6$), tandis que WUE était corrélé avec tZ ($r = 0.78$, $P \leq 0.05$, $n = 6$), l'AIA ($r = 0.91$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) et l'AJ ($r = 0.96$, $P \leq 0.05$, $n = 6$) (Tableau 4).

Pour mettre en ordre, l'effet spécifique de l'inoculation par l'AM, les paramètres liés à la croissance, les caractéristiques photosynthétiques ont été corrélés avec les variables ioniques et hormonales analysées à la fois chez les plantes NAM et AM, mais uniquement chez celles qui n'ont pas été traitées avec l'AG₃ (Tableau 4). Na a été trouvé corrélée négativement avec la MF de PA ($r = -0.55$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) et totale ($r = -0.49$, $P \leq 0.05$, $n = 12$). Par ailleurs, K, le rapport K/Na et Mg ont montré des fortes corrélations avec les paramètres liés à la croissance. K et le rapport K/Na ont été corrélés positivement avec la MF de PA ($r = 0.78$, $r = 0.63$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$) et totale ($r = 0.84$, $r = 0.59$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$). Cependant, Mg a été corrélé négativement avec la MF de PA ($r = -0.79$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et totale ($r = -0.79$, $P \leq 0.01$, $n = 12$).

En ce qui concerne les paramètres photosynthétiques, les teneurs foliaires en K étaient fortement corrélée avec g_s ($r = 0.73$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), P_n ($r = 0.78$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), WUE ($r = 0.91$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) également avec F_v/F_m ($r = 0.49$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) (Tableau 4). De même, le rapport K/Na a été corrélé avec g_s ($r = 0.47$, $P \leq 0.05$, $n = 12$), fortement avec P_n ($r = 0.63$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), WUE ($r = 0.63$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et F_v/F_m ($r = 0.93$, $P \leq 0.01$, $n = 12$). Par contre, une forte corrélation inverse a été trouvée entre Mg et g_s ($r = -0.65$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), P_n ($r = -0.80$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), WUE ($r = -0.81$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et avec F_v/F_m ($r = -0.56$, $P \leq 0.05$, $n = 12$). Comme dans les plantes -G-M, Na a été corrélé avec g_s ($r = -0.48$, $P \leq 0.05$, $n = 12$), et en particulier, P_n ($r = -0.62$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), WUE ($r = -0.62$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et F_v/F_m ($r = -0.84$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) (Tableau 4).

Parmi toutes les hormones analysées, l'ACC et l'AG₃ étaient fortement corrélés avec les paramètres de croissance. La MF de PA ($r = 0.79$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et totale ($r = 0.85$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) ont été positivement corrélés avec l'ACC, en revanche, l'AG₃ était fortement corrélé avec la MF de PA ($r = -0.76$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et totale ($r = -0.82$, $P \leq 0.01$, $n = 12$).

(Tableau 4). L'AS a également été corrélé avec les paramètres de croissance : la MF de PA ($r = -0.55$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) et totale ($r = -0.55$, $P \leq 0.05$, $n = 12$).

En plus, une forte corrélation a été trouvée entre l'ACC et la gs ($r = 0.86$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), Pn ($r = 0.90$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), WUE ($r = 0.84$, $P \leq 0.01$, $N = 12$) et Fv/Fm ($r = 0.59$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) (Tableau 4). Par ailleurs, l'AG₃ a été corrélé négativement avec la gs ($r = -0.77$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), Pn ($r = -0.86$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), WUE ($r = -0.79$, $P \leq 0.01$, $N = 12$) et Fv/Fm ($r = -0.59$, $P \leq 0.01$, $n = 12$). Le taux photosynthétique net Pn ($r = 0.50$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) et l'efficacité de l'utilisation de l'eau WUE ($r = 0.63$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) ont été corrélés avec tZ, tandis que l'AIA a été corrélée avec E ($r = 0.63$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et Fv/Fm ($r = 0.62$, $P \leq 0.01$, $n = 12$). En revanche, l'ABA a été corrélée avec E ($r = -0.64$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et Fv/Fm ($r = -0.53$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) et l'AS avec Pn ($r = -0.52$, $P \leq 0.05$, $n = 12$), WUE ($r = -0.61$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et Fv/Fm ($r = -0.88$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) (Tableau 4).

En effet, pour évaluer l'effet spécifique du traitement par l'AG₃, les paramètres de croissance, photosynthétiques ont été corrélés avec les variables ioniques et hormonales analysées chez les NAM-plantes traitées ou non par l'AG₃ (Tableau 4). Comme dans le cas des plantes (-G-M /-G +M), K et le rapport K/Na ont été corrélés avec les paramètres de croissance : la MF de PA ($r = 0.55$, $P \leq 0.05$ et $r = 0.68$, $P \leq 0.01$, respectivement $n = 12$) et totale ($r = 0.61$, $r = 0.75$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$) (Tableau 4). En revanche, on a constaté que le Na était corrélé négativement avec les paramètres de croissance la MF de PA ($r = -0.47$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) et totale ($r = -0.47$, $P \leq 0.05$, $n = 12$). D'autre part, la transpiration E était corrélée avec le rapport K, Mg, K/Na, en particulier les teneurs en Na et en P dans les feuilles. E était corrélée positivement avec K ($r = 0.48$, $P \leq 0.05$, $n = 12$), tandis que la plus forte corrélation a été trouvée avec Na ($r = -0.62$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et P ($r = -0.70$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) (Tableau 4). Alors que la forte corrélation positive a été trouvée entre gs et P ($r = 0.67$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et le rapport K/Na ($r = 0.70$, $P \leq 0.01$, $n = 12$), alors qu'une corrélation négative a été observée avec Na ($r = 0.73$, $r = 0.73$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$). K, le rapport K/Na ont été corrélés avec Pn ($r = 0.73$, $r = 0.73$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$) WUE ($r = 0.81$, $r = 0.76$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$) et Fv/Fm ($r = 0.78$, $r = 0.72$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$).

Tableau 4. Les coefficients de corrélation linéaire entre les paramètres liés à la croissance de la plante (MF des parties aériennes, MF des racines, MF totale), les paramètres photosynthétiques (Fv/Fm, E, gs, WUE, Pn) et les paramètres ioniques et hormonaux des plantes de tomate (cv. Rio Grande) cultivées durant deux semaines en conditions contrôlées et stressantes (200 mM NaCl). * P≤0.05, ** P≤0.01, *** P≤0.001 ; +/- AG : le traitement par les gibbérellines (+) ou non (-) ; +/- AM : inoculation par les mycorhizes à arbuscules (+) ou non (-) ; N = 6 (-AG-AM), n = 12 (-AG-AM & -AG + AM), n = 12 (-AG-AM & + AG-AM), n = 24 (-AG-AM & - AG + AM / + AG-AM & + AG + AM) ; MFPA : masse de matière fraîche, MFR : masse de la matière fraîche de la racine, TFW : masse de la matière fraîche totale.

	-GA-AM								-GA-AM & -GA+AM							
	MFPA	MFR	MFT	E	gs	Pn	WUE	Fv/Fm	MFPA	MFR	MFT	E	gs	Pn	WUE	Fv/Fm
k	0.73*	0.87*	0.87*	0.83*	-	-	-	-	0.78**	0.75**	0.84**	-	0.73**	0.78**	0.91**	0.49*
P	0.73*	-	-	-	-	-	0.86*	-	-	-	-	0.46*	-	-	-	-
Ca	-0.73*	-	-	-	-	-	-0.86*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mg	-	-	-	-0.83*	-	-	-	-	-0.79**	-0.73**	-0.79**	-	-0.65**	-0.80**	-0.81**	-0.56*
Na	-	-	-	-	-0.79*	-0.89*	-0.81*	-0.77*	-0.55*	-0.55*	-0.49*	-	-0.48*	-0.62**	-0.62**	-0.84**
k/Na	0.86*	0.86*	0.86*	-	0.81*	0.84*	0.91*	0.78*	0.63**	0.63**	0.59**	-	0.47*	0.63**	0.63**	0.93**
tZ	-	-	-	0.85*	-	-	0.78*	-	0.51*	-	0.54*	-	-	0.50*	0.63**	-
iP	-0.78*	-0.78*	-0.78*	-0.80*	-0.80*	-0.83*	-0.91*	-0.87*	-	-	-	-	-	-	-	-
CKS	-	-	-	0.85*	-	-	0.78*	-	0.51*	-	0.54*	-	-	0.50*	0.63**	-
GA3	-	-	-	-	-	-	-	-0.75*	-0.76**	-0.73**	-0.82**	-	-0.77**	-0.86**	-0.79**	-0.59**
IAA	0.78*	0.78*	0.78*	0.80*	0.80*	0.83*	0.91*	0.87*	-	-	-	0.63**	-	-	-	0.62**
ABA	-0.87*	-1.00**	-1.00**	-	-	-	-	-	-	-0.49*	-	-0.64**	-	-	-	-0.53*
ACC	-	0.73*	0.73*	-	0.83*	0.79*	-	0.89*	0.79**	0.79**	0.85**	-	0.86**	0.90**	0.84**	0.59**
SA	-	-0.73*	-0.73*	-0.83*	-	-	-	-	-0.55*	-0.55*	-0.55*	-	-	-0.52*	-0.61**	-0.88**
JA	0.89*	0.75*	0.75*	-	0.85*	0.88*	0.96*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-GA-AM & +GA-AM								-GA-AM & -GA+AM & +GA-AM & +GA+AM							
	MFPA	MFR	MFT	E	gs	Pn	WUE	Fv/Fm	MFPA	MFR	MFT	E	gs	Pn	WUE	Fv/Fm
k	0.55*	0.64**	0.61**	0.48*	-	0.73**	0.81**	0.78**	0.71**	0.64**	0.73**	0.44**	0.50**	0.60**	0.65**	0.62**
P	0.52*	0.55*	0.52*	0.70**	0.67**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ca	-	-	-	-	-	-	-	-	0.39**	0.37*	0.42**	0.40**	0.38**	0.34*	0.35*	0.31*
Mg	-	-	-	-0.46*	-	-	-0.46*	-	-0.36*	-0.32*	-0.33*	-0.40**	-0.43**	-0.59**	-0.59**	-0.42**
Na	-0.47*	-0.57*	-0.47*	-0.62**	-0.69**	-	-	-	-0.60**	-0.55**	-0.57**	-0.47**	-0.46**	-0.44**	-0.50**	-0.55**
k/Na	0.68**	0.85**	0.75**	0.61*	0.70**	0.73**	0.76**	0.72**	0.68**	0.62**	0.66**	0.48**	0.46**	0.54**	0.59**	0.68**
tZ	0.61**	0.54*	0.57*	0.47*	-	0.78**	0.86**	0.86**	0.56**	0.60**	0.58**	0.50**	0.65**	0.61**	0.60**	0.45**
iP	-0.49*	-	-	-	-	-0.70**	-0.75**	-0.69**	-	-	-	-	-	-	-	-0.35*
CKS	0.61**	0.54*	0.57*	0.47*	-	0.78**	0.86**	0.86**	0.56**	0.60**	0.58**	0.50**	0.65**	0.61**	0.60**	0.45**
GA3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
IAA	0.70**	0.70**	0.77**	0.88**	0.78**	-	-	-	0.52**	0.53**	0.55**	0.62**	0.50**	0.33*	0.39*	0.46**
ABA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ACC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SA	-0.49*	-0.64**	-0.61**	-0.76**	-0.67**	-	-	-	-0.53**	-0.46**	-0.53**	-0.41**	-0.35*	-0.33*	-0.44**	-0.47**
JA	0.57*	0.48*	0.51*	-	-	0.75**	0.79**	0.78**	-	-	-	-	-	-	-	0.30*

Parmi toutes les hormones analysées, tZ, AJ et surtout l'AIA ont été corrélés avec les paramètres de croissance. tZ a montré une corrélation positive avec la MF de PA ($r = 0.61$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et totale ($r = 0.57$, $P \leq 0.05$, $n = 12$), alors que l'AJ était corrélé avec la MF de PA ($r = 0.57$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) et totale ($r = 0.51$, $P \leq 0.05$, $n = 12$) (Tableau 4). En revanche, l'AS a été corrélé négativement avec la MF totale ($r = 0.61$, $P \leq 0.01$, $n = 12$). Il est important de noter que les paramètres photosynthétiques se sont fortement corrélés avec tZ et l'AJ. tZ et l'AJ ont montré une corrélation positive avec Pn ($r = 0.78$, $r = 0.75$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$), WUE ($r = 0.86$, $r = 0.79$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$) et Fv/Fm ($r = 0.86$, $r = 0.78$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 12$). En revanche, une forte corrélation a été trouvée entre l'AIA et l'AS et les paramètres photosynthétiques. L'AIA a montré une forte corrélation positive avec E ($r = 0.88$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et gs ($r = 0.77$, $P \leq 0.01$, $n = 12$). Inversement l'AS a été corrélée avec E ($r = -0.76$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) et gs ($r = -0.67$, $P \leq 0.01$, $n = 12$) (Tableau 4).

Enfin, pour prouver l'effet interactif du traitement par le mycorhize et l'AG₃, une étude de corrélation a été réalisée entre les paramètres liés à la croissance, les paramètres photosynthétiques et les paramètres ioniques et hormonaux analysés dans l'ensemble des plantes entières (-G-M/ -G+M / +G-M / +G+M) (Tableau 4). Na a montré une forte corrélation négative avec la MF de PA ($r = -0.60$, $P \leq 0.01$, $n = 24$) et totale ($r = -0.57$, $P \leq 0.01$, $n = 24$). De manière similaire, K et le rapport K/Na étaient fortement corrélés avec les paramètres de croissance : la MF de PA ($r = 0.71$, $r = 0.677$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$) et totale ($r = 0.73$, $r = 0.66$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$) (Tableau 4). En ce qui concerne les paramètres photosynthétiques, une forte corrélation a été trouvée entre tous les paramètres mesurés dans les feuilles : K, Mg, Na et le rapport K/Na. Le rapport K et K/Na ont été corrélés avec E ($r = 0.44$, $r = 0.48$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$), gs ($r = 0.50$, $r = 0.46$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$), Pn ($r = 0.60$, $r = 0.54$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$), WUE ($r = 0.65$, $r = 0.59$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$) et Fv/Fm ($r = 0.62$, $r = 0.68$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$) (Tableau 4). Na et Mg ont été corrélés négativement avec E ($r = -0.47$, $r = -0.40$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$), gs ($r = -0.46$, $r = -0.43$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$), Pn ($r = -0.44$, $r = -0.59$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$), WUE ($r = -0.50$, $r = -0.59$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$) et Fv/Fm ($r = -0.55$, $r = -0.42$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$).

En ce qui concerne les paramètres hormonaux, l'interaction entre l'inoculation par l'AM et le traitement par l'AG₃ a entraîné une forte corrélation entre tZ, l'AIA et l'AS et les

paramètres de croissance (Tableau 4). tZ aussi l'AIA a montré une corrélation positive avec la MF de PA ($r = 0.56$, $r = 0.52$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$) et totale ($r = 0.58$, $r = 0.55$, respectivement $P \leq 0.01$, $n = 24$). En revanche, l'AS a été corrélé négativement avec la MF de PA ($r = -0.53$, $P \leq 0.01$, $n = 24$) et totale ($r = -0.53$, $P \leq 0.01$, $n = 24$). En ce qui concerne les paramètres de croissance, l'AIA, l'AS et notamment tZ ont été corrélés avec les paramètres photosynthétiques (Tableau 4). La corrélation la plus forte a été trouvée entre tZ et E ($r = 0.50$, $P \leq 0.01$, $n = 24$), gs ($r = 0.65$, $P \leq 0.01$, $n = 24$), Pn ($r = 0.61$, $P \leq 0.01$, $n = 24$), WUE ($r = 0.60$, $P \leq 0.01$, $n = 24$) et Fv/Fm ($r = 0.45$, $P \leq 0.01$, $n = 24$). De même, l'AIA a été corrélé spécialement avec E ($r = 0.62$, $P \leq 0.01$, $n = 24$) et gs ($r = 0.50$, $P \leq 0.01$, $n = 24$) et Fv/Fm ($r = 0.46$, $P \leq 0.01$, $n = 24$), aussi avec Pn ($r = 0.33$, $P \leq 0.05$, $n = 24$) et WUE ($r = 0.39$, $P \leq 0.05$, $n = 24$). Néanmoins, l'AS a été trouvé négativement corrélé avec E ($r = -0.41$, $P \leq 0.01$, $n = 24$), WUE ($r = -0.44$, $P \leq 0.01$, $n = 24$) et Fv/Fm ($r = -0.47$, $P \leq 0.01$, $n = 24$) (Tableau 4).

4. Discussion

Différentes stratégies, telles que l'application exogène des régulateurs de croissance des plantes (par exemple ; l'acide gibbérellique AG₃), ou les champignons mycorhiziens à arbuscules (AMF) ont été utilisés pour diminuer les effets négatifs de la salinité et améliorer la performance des plantes (Foo et al., 2013; Miransari et al., 2014; Colebrook et al., 2014). Récemment, Khalloufi et al. (2017) ont rapporté que l'application exogène de l'AG₃ et/ou l'inoculation par l'AMF sont liées à l'amélioration de la tolérance des plantes au sel soit en régulant le niveau d'autres hormones ou par leur capacité à maintenir l'homéostasie ionique. Néanmoins, le niveau fonctionnel des hormones végétales et leurs concentrations tissulaires relatives (Maggio et al., 2010), ou le fonctionnement de la symbiose mycorhizienne, peuvent avoir un impact différent sur la croissance de la plante et la tolérance à la contrainte saline. En se basant sur ces faits, nous avons émis l'hypothèse que l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par l'AMF pourrait améliorer la croissance et la photosynthèse ainsi que l'équilibre hormonal à la forte salinité. Dans cette étude, bien que le pourcentage de colonisation des racines par l'AMF a montré une diminution en présence de NaCl (Tableau 1), ce qui, à son tour, pourrait résulter de la forte inhibition de la croissance des hyphes par le sel comme suggéré par (Juniper and Abbott, 2006; Hajjiboland et al., 2010), ou indirectement, par son effet sur la plante hôte. Nous avons constaté aussi que les plantes de tomate inoculées avec l'AMF ont une biomasse totale plus élevée que celle des plantes non-inoculées en conditions de la salinité sévère 200 mM NaCl (Figure 1C). Ceci indique que les mycorhizes

ont amélioré la croissance des plantes de tomate cultivées en présence d'une forte salinité, ceci est en accord avec l'étude précédente de (Khalloufi et al., 2017).

En présence de 200 mM NaCl, nous avons trouvé que l'application foliaire de l'AG₃ a diminué la masse de matière fraîche des racines ainsi que la biomasse totale, mais elle n'a eu aucun effet sur la biomasse des parties aériennes par comparaison aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 1A, B et C). Maggio et al. (2010) ont analysé le rôle fonctionnel de l'AG dans l'adaptation au stress, et ont démontré que l'application exogène d'AG₃ pourrait favoriser la croissance et le rendement des plantes de tomate à une salinité faible à modérée, alors qu'elle pourrait améliorer la sensibilité au stress à des niveaux élevés de salinité. Les résultats de cette étude ont montré que l'effet de l'application exogène de l'AG₃ dans le cas d'une forte salinité ne pouvait pas augmenter la tolérance à la salinité à 200 mM NaCl et ne modifie pas donc les relations source/puit à un niveau élevé du sel, comme le suggère l'absence de la corrélation entre l'AG₃ et les paramètres liés à la croissance en conditions de salinité (Tableau 4). Ce résultat observé est en accord avec ceux de Misratia et al. (2013) qui ont étudié l'effet de la salinité sur le riz et le rôle de l'application de l'AG₃ (150 ppm) chez deux cultivars de riz tolérants au sel (Pokkali et MR219) cultivés à diverses concentrations du sel (0, 50, 100, 150 et 200 mM) dans une expérience en serre. Ces auteurs ont montré que la meilleure croissance par l'ajout d'AG₃ était dans le cas d'un stress salin modéré de 50 à 100 mM de NaCl. Dans la présente étude, nous avons constaté que l'application exogène de l'AG₃ a diminué la colonisation de l'AMF en présence comme en absence de NaCl (Tableau 1), ce qui est en accord avec les résultats trouvés par Khalloufi et al. (2017). L'inhibition de la formation des arbuscules par les GAs a été expliquée par les protéines DELLA, qui répriment la signalisation des GAs (Floss et al., 2013; Yu et al., 2014). Les plantes traitées à la fois par l'AM et l'AG₃ n'ont pas montré aucun changement dans les paramètres de la croissance, par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ à forte salinité (200 mM NaCl) (Figure 1A, B et C). De leur côté, Khalloufi et al. (2017) ont étudié l'interaction entre l'application foliaire d'AG₃ et l'inoculation avec l'AMF et ils ont montré une amélioration de la croissance de la tomate TT-115 mais à une concentration modérée (100 Mm NaCl).

En présence de 200 mM NaCl et en ce qui concerne la nutrition minérale en K, Ca, Mg et P, on remarque que la pulvérisation par l'AG₃ ou l'inoculation avec l'AMF ont augmenté les teneurs en K chez les parties aériennes. En outre, bien que l'augmentation des teneurs foliaires en K provoquées par l'application foliaire d'AG₃ à la forte salinité, il n'existe pas une

corrélation significative entre l'application d'AG₃ et les paramètres liés à la croissance en conditions d'une salinité sévère 200 mM NaCl (Tableau 4). Dans ce contexte, Ashraf et al. (2002) ont rapporté que l'AG₃ a stimulé l'accumulation de K⁺ dans les parties aériennes d'un cultivar de blé tolérant au sel cultivé avec 100 mM de NaCl. En effet, chez les plantes inoculées par l'AMF on a trouvé une corrélation positive entre les teneurs en K et les paramètres de croissance (Tableau 4). Pour les teneurs en Na, on a trouvé une augmentation des teneurs en Na en pulvérisant les plantes par l'AG₃. En effet, Maggio et al. (2010) ont constaté que l'accumulation de Cl⁻ et de Na⁺ en réponse à la salinité était remarquablement plus élevée chez les plantes de tomate traitées par l'AG₃ que chez les plantes non-traitées à la plus forte salinité (EC = 16,7 dS m⁻¹). Ils ont suggéré que l'accumulation était probablement associée à une réduction de la résistance stomatique au flux d'eau de la transpiration des plantes traitées par l'AG₃ et, par conséquent, à une accumulation plus rapide d'ions Cl⁻, qui suivent généralement le courant de la transpiration (Hasegawa and others, 2000). Dans la présente étude, une forte corrélation négative a été observée entre les teneurs en Na et (la conductance stomatique g_s et la transpiration E), notamment chez les plantes de tomate traitées par l'AG₃ seul ou en association avec l'AMF (Tableau 4). Cependant, chez les plantes inoculées ou à la fois pulvérisées et inoculées ces teneurs foliaires en Na ont subi une diminution, résultant en une corrélation négative entre les teneurs en Na et les paramètres liés à la croissance (Tableau 4). Par ailleurs, en présence de NaCl et dans le cas de la pulvérisation par l'AG₃ et/ou l'inoculation par l'AMF le rapport K/Na n'a pas subi des changements significatifs (Tableau 3). On a trouvé une forte corrélation entre le rapport K/Na et les paramètres liés à la croissance surtout chez les plantes inoculées et chez les plantes inoculées et pulvérisées par l'AG₃ (Tableau 4). Hajiboland et al. (2010) et Augé et al. (2014) ont montré que l'accumulation élevée de K⁺ chez les AM-plantes de tomate en conditions du stress salin a permis de maintenir un taux élevé de K⁺/Na⁺. Donc, on peut en déduire que seule l'inoculation par l'AMF a un impact positif sur l'accumulation de K⁺, ce qui a permis d'augmenter le rapport de K⁺/Na⁺ et maintenir la croissance à la forte salinité. En plus, l'inoculation par l'AM et/ou l'application foliaire de l'AG₃, et leur interaction ont diminué les teneurs en Mg et en Ca par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. Cette observation était bien décrite aussi par Khalloufi et al. (2017).

La photosynthèse est considérée comme le facteur environnemental le plus important, reflétant la sensibilité physiologique (Chaves et al., 2009). Dans cette étude, on a constaté que la salinisation a diminué tous les paramètres photosynthétiques sauf la transpiration dans les

feuilles des plantes de tomate par rapport aux plantes témoins sans sel. Cependant, l'inoculation par l'AM ou son interaction avec l'application exogène de l'AG₃ ont augmenté l'assimilation nette de CO₂ (Pn) et l'efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE) des plantes de tomate par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ à la forte salinité (Figure 2D, C), résultant d'une forte corrélation trouvée entre K et les paramètres photosynthétiques, en particulier chez les plantes de tomate traitées par l'inoculation avec l'AM ou son interaction avec l'application d'AG₃. Dans ce contexte, Kanai et al. (2011) ont constaté que la déficience de K est associée à la baisse de la photosynthèse, de la transpiration et de la conductance stomatique, tandis que la photorespiration et la respiration sont stimulées chez les plantes de tomate (Singh et Blanke, 2000). De plus, Sheng et al. (2008) ont signalé que l'inoculation par le champignon *Glomus mosseae* a atténué l'effet délétère du stress salin sur la croissance des plantes, en améliorant l'état de l'eau de la plante, la concentration de chlorophylle et la capacité photosynthétique. Ils ont suggéré que l'influence de la symbiose d'AM sur la capacité photosynthétique des plantes de maïs pourrait être indirectement affectée par la salinité du sol et l'amélioration de l'état hydrique médiée par les mycorhizes, mais pas par l'amélioration de la concentration de chlorophylle et de la biomasse végétale médiée par les mycorhizes. Des résultats similaires ont été obtenus par (Ruiz-Lozano et al., 1996 ; Wu et al., 2010 ; Hajiboland et al., 2010) sous contrainte saline. En outre, l'application foliaire d'AG₃ seule a diminué la conductance stomatique (gs) ainsi que la transpiration, tandis que l'inoculation par l'AM ou son interaction avec l'application d'AG₃ ont diminué seulement la transpiration par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 3B, E). Certains rapports contradictoires figurent dans la littérature concernant les changements induits par l'application foliaire d'AG₃ pour certaines caractéristiques photosynthétiques des plantes. Par exemple, Maggio et al. (2010) ont testé les effets de l'application de l'acide gibbérellique (0 et 100 mg L⁻¹) sur la tomate exposée à trois niveaux de salinité (28, 55, 88 mM Na et 55, 111, 177 mM Cl). Ces auteurs ont constaté que le traitement par l'AG₃ a réduit la résistance stomatique et a amélioré l'utilisation de l'eau par les plantes à la faible salinité, alors que chez le blé (*Triticum aestivum*), l'application foliaire d'AG₃ n'a eu aucun effet cohérent sur la conductance stomatique et le taux de transpiration chez les plantes non-stressées ou traitées par le NaCl (Ashraf et al., 2002).

L'analyse de la fluorescence chlorophyllienne a montré que le traitement par 200 mM NaCl a entraîné une diminution du rendement quantique du PSII par rapport aux plantes témoins non-traitées par le sel, ce qui explique l'apparition de la sénescence induite par le sel.

Ceci pourrait être lié à l'accumulation de Na^+ dans les feuilles, comme le suggère la corrélation négative trouvée entre le contenu en Na^+ et le rapport Fv/Fm (Tableau 4). En outre, en présence de NaCl, l'inoculation par l'AMF ou l'application foliaire de l'AG₃, ou leurs interactions ont augmenté ce paramètre par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 2A). Dans ce contexte, une amélioration des paramètres photochimiques par la colonisation par l'AMF a été observée chez les plantes de tomate affectées par le sel (Hajiboland et al., 2010). Ils ont suggéré que la colonisation par l'AMF n'agit que par le maintien de la capacité photochimique dans les feuilles stressées (Hajiboland et al., 2010).

En présence d'une forte salinité 200 mM NaCl, l'application exogène de l'AG₃ a provoqué une augmentation significative des teneurs endogènes en AG₃, mais elle était plus importante chez les plantes de tomate inoculées (Figure 3A). En effet, les études sur l'application d'AG₃, en conditions de salinité, ont montré que les niveaux des GAs bioactifs (AG₁ et AG₄) ont augmenté chez les plantes de soja traitées par l'AG₃ (Hamayun et al., 2010), tandis que les premiers rapports révèlent que l'AMF produit certains types des GAs comme l'AG₁ et son produit de désactivation AG₈ dans les racines des plantes du tabac colonisées par l'AMF (Shaul-Keinan et al., 2002). Dans notre étude, bien que l'augmentation des teneurs endogènes en AG₃ observées à 200 mM NaCl, l'application foliaire d'AG₃ n'a pas pu restaurer la réduction de la croissance due à la forte salinité (Figure 3A, B et C), résultant de l'absence d'une corrélation entre l'AG₃ et les paramètres liés à la croissance chez les plantes de tomate traitées avec l'AG₃ seul ou en combinaison avec l'AMF (Tableau 4). Récemment, Martín-Rodríguez et al. (2014) ont constaté une augmentation des niveaux de certains GAs spécifiques dans les racines mycorhizées des plantes de tomate, en particulier à partir de la 13^e voie d'hydroxylation, qui est corrélée à l'augmentation de l'expression des gènes associés à la biosynthèse des GAs.

De plus, nos résultats ont souligné que la forte salinité (200 mM NaCl) a entraîné une réduction des teneurs en tZ et en CKs totales dans les feuilles des plantes par comparaison à celles des plantes témoins non-traitées par le sel ; cependant, l'inoculation par l'AMF ou l'application exogène d'AG₃ ont augmenté des teneurs en tZ et en CKs totales par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 4A, C). Cette augmentation pourrait expliquer à l'amélioration des valeurs de WUE et de Pn chez les plantes inoculées avec l'AMF et les plantes traitées par l'AG₃ cultivées en présence de NaCl, résultant d'une forte corrélation positive trouvée entre ces paramètres et les teneurs en CKs (Tableau 4).

Rivero et al. (2007) ont signalé que les teneurs en CKs étaient positivement corrélées avec l'assimilation nette de CO₂ des feuilles, les teneurs en eau et en chlorophylles chez le tabac, retardant ainsi la sénescence foliaire sous contrainte saline (Munné-Bosch et Alegre, 2004; Ghanem et al., 2008). Par contre, les plantes de tomate traitées à la fois par l'inoculation avec l'AM et par l'application d'AG₃ ont diminué les teneurs en tZ et en CKs totales par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃, cette diminution pourrait contribuer à l'accélération de la sénescence sous contrainte saline. L'inoculation par l'AM ou l'application foliaire d'AG₃ ou leur interaction ont diminué les teneurs en iP, qui sont produites principalement dans le chloroplaste, à forte salinité (Figure 4B), cette réduction observée pourrait être liée à l'augmentation observée dans la fluorescence chlorophyllienne (Fv/Fm) notamment chez les plantes traitées ou non-traitées par l'AG₃, comme le suggère la forte corrélation négative trouvée entre les teneurs en iP et le rapport Fv/Fm (Tableau 4).

En ce qui concerne les teneurs en AIA, l'inoculation par l'AM, ou l'application exogène de l'AG₃ ou leur interaction ont diminué ces teneurs foliaires à la forte salinité par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 5A). Ceci peut être expliqué par le potentiel de conjugaison de l'AIA des plantes, ainsi que leur capacité à l'hydrolyser varie selon sous différentes contraintes (Ludwig-Muller et al., 1996). Des résultats similaires ont été montrés par (Iqbal & Ashraf, 2013), ces auteurs ont constaté que le prétraitement par l'AG₃ n'a pas montré d'effet sur le pool (groupement) d'auxine libre des feuilles chez deux cultivars de blé en conditions de salinité. D'autres études ont abordé le rôle possible de l'AIA dans la symbiose mycorhizienne (Ludwig-Müller, 2011;), mais il y a eu peu de preuves directes sur le mécanisme dans lequel l'AMF affecte l'équilibre des auxines chez les plantes en conditions de salinité (Foo et al., 2013).

Dans la présente étude, nous avons constaté que l'inoculation par l'AM seule ou son interaction avec l'application d'AG₃ ont augmenté les teneurs en 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) qui est le précurseur de l'éthylène, surtout en conditions de salinité (Figure 6A), ceci est en accord avec l'étude antérieure de Khalloufi et al. (2017), qui ont noté que la colonisation par l'AMF aussi l'application d'AG₃, ou l'interaction entre l'AMF et l'AG ont augmenté considérablement les teneurs en ACC chez les plantes de tomate cultivées sous stress salin. De même, Albacete et al., (2008) ont rapporté que l'application de 100 mM de NaCl durant deux semaines a entraîné une augmentation des teneurs en ACC des racines, de la sève du xylème et des feuilles. L'application foliaire seule en conditions de salinité a diminué les teneurs foliaires en ACC et a montré une accumulation foliaire excessive de Na⁺

(Tableau 3). Des résultats similaires ont trouvées par [Ghanem et al. \(2008\)](#) ont montré que l'augmentation des teneurs en ACC coïncident avec l'accumulation de Na⁺ foliaire à 80 mM NaCl. Ces chercheurs ont suggéré que ces changements ont été corrélés temporellement avec l'apparition du stress oxydatif (accumulation de malonaldéhyde) et à la diminution de l'efficacité photosynthétique ([Ghanem et al., 2008](#)). En outre, [Kloppholz et al. \(2011\)](#) ont montré que les champignons mycorhiziennes *Glomus intraradices* sécrètent une protéine, la protéine sécrétée 7 (SP7), qui interagit avec un facteur de réponse à l'éthylène pour supprimer la signalisation de l'éthylène, tandis que [Foo et al. \(2013\)](#) a suggéré que l'éthylène peut réguler négativement le développement des mycorhizes lorsque les niveaux d'éthylène sont élevés au-dessus des niveaux minimums, ce qui pourrait expliquer la forte corrélation positive entre l'ACC et les paramètres liés à la croissance (Tableau 5). L'application foliaire d'AG₃ seule a diminué les teneurs foliaires en ACC et a augmenté les teneurs en acide salicylique (AS) sous contrainte saline (Figure 6A). [Khan et al. \(2014\)](#), ont constaté une inhibition de la formation d'éthylène par l'application exogène d'AS résulté de l'inhibition de la synthèse de l'ACC et aussi de la conversion de l'ACC à l'éthylène ([Leslie et Romani, 1986](#)). En fait, d'autres recherches nécessaires pour élucider les interactions entre AG-ACC et l'AS sous contrainte saline.

En ce qui concerne les teneurs en ABA, nous avons également trouvé dans cette étude que l'application foliaire d'AG₃ seule a diminué les teneurs foliaires en ABA par rapport aux plantes non-inoculées ou non-pulvérisées par l'AG₃ sous stress salin (Figure 5B). [Khan et al. \(2014\)](#) ont suggéré qu'il existe une interaction entre l'AS-éthylène et l'ABA dans la régulation du mouvement stomatique ainsi que la photosynthèse chez le mungbean (*Vigna radiata L.*) en conditions de salinité. En plus, dans la présente étude, les plantes inoculées par l'AMF, ou traitées par l'inoculation par l'AM et pulvérisées avec l'AG₃ ont augmenté les teneurs en ABA chez les feuilles des plantes de tomate en présence de 200 mM NaCl (Figure 6B). Des études sur les changements des niveaux endogènes d'ABA chez les plantes mycorhisées soumises à des stress sont également controversées ([Hause et al., 2007](#)) et pourraient s'expliquer par les différences dans le statut hydrique des sols ou des plantes. Récemment, [khaloufi et al, \(2017\)](#) ont suggéré que l'application d'AG₃ par pulvérisation pourrait agir en modifiant les niveaux d'ABA foliaires chez les AMF-plantes de tomate sous stress salin. [Martín-Rodríguez et al. \(2016\)](#) ont montré chez les plantes de tomate mycorhisées que l'ABA a atténué la biosynthèse des GAs et a augmenté l'expression du gène catabolique d'AG conduisant à une réduction des GAs bioactives, et que les GAs ont activé le catabolisme

d'ABA principalement dans les racines mycorhisées. Dans la présente étude, les teneurs en ABA ont augmenté à la forte salinité, en particulier chez les plantes inoculées avec AMF et traitées par l'AG₃, et bien que cette augmentation observée, les plantes de tomate traitées à la fois par l'inoculation et l'application d'AG₃ n'ont pas pu restaurer la croissance par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ (Figure 1A, B et C).

Dans la présente étude, nous avons constaté que l'inoculation par l'AMF ou l'application foliaire d'AG₃, ou leur interaction ont augmenté les teneurs en AJ, en particulier chez les AMF-plantes à la forte salinité (Figure 6C). Dans une étude antérieure, Khalloufi et al. (2017) ont constaté que les teneurs en AJ et en AS variaient de façon antagoniste avec les traitements d'inoculation par l'AMF et la salinité, mais l'augmentation de croissance observée chez les AMF-plantes de tomate ne semble pas être associée à des changements dans ces deux hormones en conditions de salinité. En effet, les rapports récents ont indiqué que les synergies et les discussions contradictoires antagonistes entre l'AG et l'AJ dépendent du processus et du l'organe dans lequel ces hormones sont impliquées (Wasternack et Hause, 2013; Song et al., 2014).

On sait que l'acide salicylique joue un rôle important dans les réponses des plantes aux conditions environnementales défavorables, y compris le stress salin (Borsani et al., 2001; Shakirova et al., 2003; Iqbal et Ashraf., 2010). Dans notre étude, la variété fixée de tomate Rio Grande utilisée dans notre étude résistante aux *Verticilium* sp. et *Fusarium* sp. race 1 et 2. Dans la présente étude, les plantes pulvérisées avec l'AG₃ seul ont montré en conditions de la salinité les valeurs les plus élevées des teneurs en AS (2-fois par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃) (Figure 5B). Néanmoins, une forte corrélation négative a été trouvée entre l'AS et les paramètres de croissance chez les plantes traitées avec l'AG₃ (Tableau 4). En effet, l'AG₃ interagit avec l'AS dans le contrôle de la croissance des plantes à la forte salinité, en influençant la transpiration et la conductance stomatique comme suggérée par la forte corrélation négative trouvée entre l'AS et la (conductance stomatique g_s et la transpiration E) chez les plantes traitées par l'AG₃ en conditions de la salinité sévère 200 mM NaCl (Tableau 5). Cependant, l'inoculation par l'AM, ou son interaction avec l'application d'AG₃ ont diminué les teneurs en AS par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ en présence de NaCl (Figure 5B). Khalloufi et al. (2017) ont étudié l'interaction entre l'application foliaire d'AG₃ et l'inoculation avec l'AMF chez la tomate TT-115 et ils ont montré que les plantes inoculées par l'AMF et traitées par l'AG₃ ont montré des teneurs élevées d'AS mais à une concentration modérée (100 Mm NaCl). Aussi, Alonso-

Ramírez et al. (2009) ont rapporté que le gène actif de l'AG et l'addition exogène d'AG sont capables de s'opposer aux effets inhibiteurs de différentes conditions environnementales défavorables dans la germination des graines et la croissance des plantes d'*Arabidopsis* par la modulation de la biosynthèse d'AS.

5. Conclusion

Nos résultats ont bien montré qu'à la forte salinité 200 mM NaCl les plantes de tomate inoculées avec l'AMF ont une biomasse totale plus élevée que celle des plantes non-inoculées. Nous avons trouvé aussi que l'application foliaire de l'AG₃ a diminué la masse de matière fraîche des racines ainsi que la biomasse totale, mais elle n'a eu aucun effet sur la biomasse des parties aériennes par comparaison aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. Les résultats de cette étude ont montré que l'effet de l'application exogène de l'AG₃ dans le cas d'une forte salinité ne pourrait pas augmenter la tolérance à la salinité à 200 mM NaCl et ne modifie pas donc les relations source/puit à un niveau élevé du sel. En outre, en ce qui concerne la nutrition minérale en K, Ca, Mg et P en présence de 200 mM NaCl, on a trouvé que la pulvérisation par l'AG₃ ou l'inoculation avec l'AMF ont augmenté les teneurs foliaires en K chez les parties aériennes. Bien que l'augmentation des teneurs foliaires en K provoquées par l'application foliaire d'AG₃ à la forte salinité, il n'existe pas une corrélation significative entre l'application d'AG₃ et les paramètres liés à la croissance en conditions d'une salinité sévère 200 mM NaCl. Cependant, chez les plantes inoculées ou à la fois pulvérisées et inoculées ces teneurs foliaires en Na ont subi une diminution, résultant en une corrélation négative entre les teneurs en Na et les paramètres liés à la croissance. Par ailleurs, en présence de NaCl et dans le cas de la pulvérisation par l'AG₃ et/ou l'inoculation par l'AMF le rapport K/Na n'a pas subi des changements significatifs. On a trouvé une forte corrélation entre le rapport K/Na et les paramètres liés à la croissance surtout chez les plantes inoculées et chez les plantes inoculées et pulvérisées par l'AG₃. Donc, seule l'inoculation par l'AMF a un impact positif sur l'accumulation de K⁺, ce qui a permis d'augmenter le rapport de K⁺/Na⁺ et maintenir la croissance à la forte salinité. Aussi, l'inoculation par l'AM et/ou l'application foliaire de l'AG₃, et leur interaction ont diminué les teneurs en Mg et en Ca par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃.

Dans cette étude, on a constaté que la salinisation a diminué tous les paramètres photosynthétiques sauf la transpiration dans les feuilles des plantes de tomate par rapport aux plantes témoins sans sel. Cependant, l'inoculation par l'AM ou son interaction avec

l'application exogène de l'AG₃ ont augmenté Pn et le WUE des plantes de tomate par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ à la forte salinité, résultant d'une forte corrélation trouvée entre K et les paramètres photosynthétiques, en particulier chez les plantes de tomate traitées par l'inoculation avec l'AM ou son interaction avec l'application d'AG₃. L'analyse de la fluorescence chlorophyllienne a montré que le traitement par 200 mM NaCl a entraîné une diminution du rendement quantique du PSII par rapport aux plantes témoins non-traitées par le sel. En outre, en présence de NaCl, l'inoculation par l'AM ou l'application foliaire de l'AG₃, ou leurs interactions ont augmenté ce paramètre par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃.

Dans notre étude, bien que l'augmentation des teneurs endogènes en AG₃ observées à 200 mM NaCl, l'application foliaire d'AG₃ n'a pas pu restaurer la réduction de la croissance due à la forte salinité, résultant de l'absence d'une corrélation entre l'AG₃ et les paramètres liés à la croissance chez les plantes de tomate traitées avec l'AG₃ seul ou en combinaison avec l'AMF. De plus, nos résultats ont souligné que la forte salinité (200 mM NaCl) a entraîné une réduction des teneurs en tZ et en CKs totales dans les feuilles des plantes par comparaison à celles des plantes témoins non-traitées par le sel ; cependant, l'inoculation par l'AMF ou l'application exogène d'AG₃ ont augmenté des teneurs en tZ et en CKs totales par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. Cette augmentation pourrait expliquer à l'amélioration des valeurs de WUE et de Pn chez les plantes inoculées avec l'AMF et les plantes traitées par l'AG₃ cultivées en présence de NaCl, résultant d'une forte corrélation positive trouvée entre ces paramètres et les teneurs en CKs. Par contre, les plantes de tomate traitées à la fois par l'inoculation avec l'AM et par l'application d'AG₃ ont diminué les teneurs en tZ et en CKs totales par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. En ce qui concerne les teneurs en AIA, l'inoculation par l'AM, ou l'application exogène de l'AG₃ ou leur interaction ont diminué ces teneurs foliaires à la forte salinité par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. Dans la présente étude, nous avons constaté que l'inoculation par l'AM seule ou son interaction avec l'application d'AG₃ ont augmenté les teneurs en ACC, surtout en conditions de salinité. Pour les teneurs en ABA, nous avons également trouvé dans cette étude que l'application foliaire d'AG₃ seule a diminué les teneurs foliaires en ABA par rapport aux plantes non-inoculées ou non-pulvérisées par l'AG₃ sous stress salin. Dans la présente étude, les teneurs en ABA ont augmenté à la forte salinité, en particulier chez les plantes inoculées avec AMF et traitées par l'AG₃, et bien que cette augmentation observée, les plantes de tomate traitées à la fois par l'inoculation et l'application

d'AG₃ n'ont pas pu restaurer la croissance par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. Dans la présente étude, nous avons constaté aussi que l'inoculation par l'AMF ou l'application foliaire d'AG₃, ou leur interaction ont augmenté les teneurs en AJ, en particulier chez les AM-plantes à la forte salinité. Par ailleurs, les plantes pulvérisées avec l'AG₃ seul ont montré en conditions de la salinité les valeurs les plus élevées des teneurs en AS. Néanmoins, une forte corrélation négative a été trouvée entre l'AS et les paramètres de croissance chez les plantes traitées avec l'AG₃.

En conclusion, les résultats de cette étude ont souligné que l'effet de l'application exogène d'AG₃ à la forte salinité ne pourrait pas jouer son rôle d'atténuation des effets néfastes du stress salin, alors que l'inoculation par l'AMF a amélioré la croissance à la forte salinité. Il serait intéressant d'étudier et comparer à l'échelle moléculaire et génétique le rôle d'AG₃ chez les halophytes comme étant des plantes tolérantes à la forte salinité dont le but de les comparer avec les glycophytes.



Micro-Tom



Never ripe



Epinastic

Chapitre V

Chapter V

Role of ethylene in the interaction between foliar GA₃ application and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation in salinized tomato plants

Abstract.

Phytohormones play vital roles in controlling the interaction between plants and environment. Levels of ethylene and its direct precursor ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid) could be induced by salinity. To gain insights about the role of ethylene in the interaction between foliar GA₃ (gibberellic acid) and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation under salinity conditions, three genotypes of tomato (*Solanum esculentum* Mill cv. Micro-Tom, MT) and the tomato mutants *Never-ripe* (*Nr*) and *Epinastic* (*Epi*) were inoculated or not with the arbuscular mycorrhizal fungi : (AMF) *Rhizophagus irregularis* and exposed to different treatments during four weeks: 0 M GA₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M GA₃ + 0 mM NaCl, 0 M GA₃ + 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M GA₃ + 100 mM NaCl. Results revealed that spraying with GA₃ enhanced the shoot FW and thus total FW in the three genotypes (MT, *Nr* and *Epi*) evaluated, while AMF colonization increased the shoot FW and thus total FW only in ET-overproducer (*Epi*) mutant under salinity conditions. Foliar GA₃ application was found to increase the endogenous concentration of GA₃, GA₁, and total GAs in the three genotypes (MT, *Nr* and *Epi*), the JA (jasmonic acid) concentration only in ET-sensitive *Epi* mutant, but decreased tZ (*trans*-zeatin) as well total CKs in the three genotypes evaluated except for ET-sensitive *Epi* AM-plants. While the AM inoculation with AMF provoked an increase GA₃ and GAs only in MT and ET-sensitive *Epi* plants. IAA (indole-3-acetic acid) and ACC concentrations were not affected with the application of GA₃ by spraying in the three genotypes analyzed, while the AM inoculation provoked an additional positive effect on ACC particularly in ET-sensitive *Epi* AM-plants grown under salinity conditions.

Keywords : ethylene, gibberellic acid, arbuscular mycorrhizal fungi, salt stress, growth, plant hormone.

Capítulo V

Papel del etileno en la interacción entre la aplicación foliar de AG₃ y la inoculación por unas micorrizas arbusculares en las plantas de tomates en condiciones de salinidad.

Resumen:

Las fitohormonas juegan un papel fundamental en el control de la interacción entre las plantas y el medioambiente. En efecto, los niveles de etileno y su precursor directo ACC (ácido 1-aminociclopropano 1 carboxílico) podrían ser introducidos por la salinidad. Para entender mejor el papel del etileno en la interacción entre la aplicación foliar de AG₃ (ácido giberélico) y la inoculación por unos hongos micorrizas arbusculares en condiciones de salinidad. Tres genotipos de tomate (*Solanum Esculentum* Mill): Micro-Tom, (MT), *Never ripe* (*Nr*) con una débil sensibilidad al etileno y *Epinastic* superproductor de etileno (*Epi*) inoculados (AM-plantas) o no (NAM-plantas) por *Rhizophagus irregularis* han sido tratados durante 4 semanas por: 0 M AG₃+ 0 Mm NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 Mm NaCl, 0 M AG₃+ 100 Mm NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 Mm NaCl. Los resultados han mostrado que la pulverización con el AG₃ mejoró la biomasa fresca de las partes aéreas y entonces la biomasa total en los tres genotipos (MT, *Nr* y *Epi*) evaluados, mientras que la colonización por el AMF aumentó la biomasa fresca de las partes aéreas y, por consiguiente, la biomasa total únicamente en el mutante etileno-sensible (*Epi*), en condiciones de salinidad. También hemos constatado que la aplicación foliar de AG₃ aumentó los contenidos endógenos en AG₃, AG₁ y en GAs totales en los tres genotipos (MT, *Nr* y *Epi*), los contenidos de ácido jasmónico (AJ) únicamente en el mutante etileno-sensible (*Epi*), pero ha disminuido la tZ (trans-zeatina) así que los CKs totales en los tres genotipos evaluados excepto las AM-plantas etileno-sensible (*Epi*). Mientras que la inoculación con la AMF provocó un aumento de AG₃ solamente en las plantas etileno-sensible (*Epi*) y en las plantas de MT. Los contenidos en ácido indolacético (AIA), en ACC no han sido efectuados por la aplicación de AG₃ por medio de pulverización en los tres genotipos analizados, mientras que la inoculación por el AM provocó un efecto positivo suplementario sobre la ACC, particularmente en las AM-plantas etileno-sensible (*Epi*) cultivadas en condiciones de salinidad.

Palabras clave: etileno, ácido giberélico, ácido 1-aminociclopropano 1 carboxílico, salinidad, hongos de micorrizas arbusculares, crecimiento, fitohormonas vegetales.

Chapitre V

Rôle de l'éthylène dans l'interaction entre l'application foliaire d'AG₃ et l'inoculation par des mycorhizes à arbuscules chez des plantes de tomate en conditions de salinité.

Résumé :

Les phytohormones jouent un rôle vital dans le contrôle de l'interaction entre les plantes et l'environnement. En effet, les niveaux d'éthylène et son précurseur direct ACC (acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique) pourraient être induits par la salinité. Pour mieux comprendre le rôle de l'éthylène dans l'interaction entre l'application foliaire d'AG₃ (l'acide gibbérellique) et l'inoculation par des champignons mycorhiziens arbusculaires en conditions de salinité. Trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom, (MT), *Never ripe* (*Nr*) avec une faible sensibilité à l'éthylène et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* ont traités durant 4 semaines par : 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les résultats ont révélé que la pulvérisation avec l'AG₃ a amélioré la biomasse fraîche des parties aériennes et donc la biomasse totale chez les trois génotypes (MT, *Nr* et *Epi*) évalués, tandis que la colonisation par l'AM a augmenté la biomasse fraîche des parties aériennes et par conséquent la biomasse totale uniquement chez le mutant éthylène-sensible (*Epi*), en conditions de salinité. Aussi, on a constaté que l'application foliaire d'AG₃ a augmenté les teneurs endogènes en AG₃, AG₁ et en GAs totales chez les trois génotypes (MT, *Nr* et *Epi*), les teneurs en acide jasmonique (AJ) uniquement chez le mutant éthylène-sensible (*Epi*), mais a diminué la tZ (trans-zeatine) ainsi que les CKs totales chez les trois génotypes évalués à l'exception des AM-plantes éthylène-sensible (*Epi*). Alors que l'inoculation avec l'AMF a provoqué une augmentation d'AG₃ seulement chez les plantes éthylène-sensible (*Epi*) et chez les plantes de MT. Les teneurs en acide indole-3-acétique (AIA), en ACC n'ont pas été affectées par l'application d'AG₃ par pulvérisation chez les trois génotypes analysés, tandis que l'inoculation par l'AM a provoqué un effet positif supplémentaire sur l'ACC, en particulier chez les AM-plantes éthylène-sensible (*Epi*) cultivées en conditions de salinité.

Mots clés : éthylène, acide gibbérellique, acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique, salinité, champignons mycorhiziens arbusculaires, croissance, phytohormones végétales.

1. Introduction :

Pour survivre en conditions de stress abiotique telles que la salinité, les plantes activent leur mécanisme de défense. La signalisation de phytohormone est une telle réponse de défense qui est activée en réponse au stress. Qu'il y ait une augmentation ou une diminution du niveau de ces hormones, il s'agit d'un mécanisme adaptatif pour tolérer le stress (Iqbal et al., 2012). L'éthylène augmente en présence de la salinité, alors que l'AG diminue, mais l'interaction entre ces hormones est plutôt complexe, car les effets réciproques négatifs et positifs dépendent du processus de développement et des conditions environnementales (Weiss et al., 2007). Il est connu que l'éthylène affecte diverse processus tout au long de la vie de la plante, y compris la pollinisation, la germination des graines, l'abscission et la sénescence, la floraison, la maturation des fruits, la formation des racines, le gravi-tropisme et les réponses au stress (Doubt et al, 2010; Khan et al., 2013; Wang et al., 2013; Upreti et al., 2016).

En fait, il a été constaté que la signalisation de l'éthylène est bénéfique pour la tolérance au stress salin (Xu et al., 2008). En plus, les études basées sur la mutation des gènes et l'analyse de la transformation ont permis d'expliquer que la biosynthèse de l'éthylène et la voie de transduction du signal, et qui sont impliquées dans la réponse et l'adaptation de la plante à la salinité. Ils ont suggéré que la promotion de la biosynthèse de l'éthylène et la transduction du signal pourrait améliorer la tolérance des plantes à la salinité, alors que l'inhibition de celle-ci entraîne une augmentation de la sensibilité des plantes à la salinité (Tao et al., 2015). Chez le soja, Ma et al. (2012) ont trouvé en utilisant l'analyse du gel 2-DE que plusieurs composants de la biosynthèse d'éthylène du génotype tolérant au sel Lee 68 étaient plus abondants que ceux du génotype Jackson sous stress salin. Par ailleurs, Morgan and Drew, (1997) ont constaté que les niveaux d'éthylène et de son précurseur direct l'ACC pourraient être évidemment induits par la salinité et par d'autres stress abiotiques chez de nombreuses espèces végétales. Récemment, Peng et al. (2014) ont signalé que le prétraitement avec l'ACC a augmenté la tolérance à la salinité des plantes d'*Arabidopsis*. De même, Ellouzi et al. (2014) ont comparé deux halophytes *Cakile maritima* et *Thellungiella salsuginea* au glycophyte *Arabidopsis thaliana*. Ils ont constaté que les deux espèces d'halophytes ont accumulé plus d'ACC dans les feuilles et les racines à la forte salinité. Aussi, Cao et al. (2007) ont signalé que l'application de l'éthylène ou de l'ACC pourrait améliorer la tolérance des plantes à une forte salinité. Cependant, d'autres travaux ont montré que l'ACC pourrait jouer un rôle négatif dans la régulation de la croissance des plantes de tomate sous stress salin. Albacete et al., (2008) ont rapporté qu'après avoir imposé 100 mM de NaCl durant deux

semaines de traitements, une augmentation de la concentration de l'ACC des racines, de la sève du xylème et des feuilles a été détectée coïncidant avec l'accumulation de Na⁺ foliaire à 80 mM (Ghanem et al., 2008). Ces chercheurs ont suggéré que ces changements ont été corrélés temporellement avec l'apparition du stress oxydatif (accumulation de malonaldéhyde) et à la diminution de l'efficacité photosynthétique (Ghanem et al., 2008), ce qui suggère que la sénescence foliaire a été augmentée par l'éthylène.

L'éthylène comme hormone du stress est impliqué dans l'homoeostasie ionique sous stress salin en régulant l'expression du gène H⁺-ATPase (Waters et al., 2007; Wang et al., 2009; Lockhart et al., 2013; Amjad et al., 2014), la concentration d'éthylène ainsi améliorée est importante pour déterminer la tolérance au sel des plantes (Cao et al., 2006, 2007). En fait, Alvarez et al. (2003) ont montré une augmentation significative de la production d'éthylène chez les calins adaptés au sel par rapport aux calins sensibles au sel. De même, Yang et al. (2013) ont illustré un rôle clé pour l'éthylène dans la tolérance au sel en rapportant sa capacité à conserver K⁺ plutôt qu'à diminuer Na⁺ dans les racines et les tiges. Par ailleurs, Zhu et al. (2005) ont rapporté que les plantes d'*Arabidopsis thaliana* transformées avec un facteur réactif à l'éthylène (ERF) comme le gène de régulation de facteur hos10-1 ont accumulé plus de Na⁺ que les plantes sauvages mais avaient une sensibilité inférieure au NaCl, ce qui implique que la sensibilité au sel n'est pas directement associée à la variation de l'accumulation de Na⁺.

En plus, l'éthylène interagit avec d'autres hormones pour réguler divers processus dans la plante. Iqbal et al. (2017) ont étudié le rôle de l'éthylène dans les processus de développement et de sénescence des feuilles, des fleurs et des fruits, en accordant une attention particulière aux réseaux complexes d'interconnexion d'éthylène avec l'auxine, les cytokinines, les gibbérellines et l'acide abscisique. En revanche, en condition de salinité, Tao et al. (2015) ont constaté que l'éthylène régule directement les effecteurs liés à la salinité, et se coordonne également avec d'autres phytohormones et molécules de signalisation du stress pour moduler la réponse de la plante à la salinité et à la croissance normale. Récemment, il a des preuves de plus en plus sur l'interconnexion entre les phytohormones, l'éthylène et les gibbérellines sont associés presque à toutes les autres hormones en affectant les processus cellulaires négativement ou positivement (Morant et al., 2010; Iqbal et al., 2012). Les premières études ont suggéré que l'éthylène pourrait augmenter le niveau d'AG durant l'élongation des entrenœuds du riz lors de la submersion en eau profonde (Hoffmann-Benning and Kende, 1992). Bien que l'interaction négative entre les deux hormones a été démontrée sur la croissance par Achard et al. (2003), ces chercheurs ont signalé qu'au moins une partie

de l'effet inhibiteur de l'éthylène sur la croissance et son interaction à cet égard avec l'AG est médiée par les protéines DELLA. Cependant, l'effet favorisant la synergie de l'AG et de l'éthylène a été démontré chez les plantes d'*Arabidopsis* légèrement cultivées par [Saibo et al. \(2003\)](#). [De Grauwe et al. \(2008\)](#) ont rapporté qu'une voie fonctionnelle de réponse d'AG est requise pour l'augmentation de la biosynthèse d'éthylène *eto2-1* (mutant surproducteur d'éthylène) puisque *gai eto2-1* (gibbérelline insensible, double mutant surproducteur de l'éthylène) ne produit pas trop d'éthylène, montrant ainsi la dépendance de l'éthylène à l'AG. Aussi, [Achard et al. \(2007\)](#) ont montré que l'éthylène a retardé la transition vers la floraison chez les plantes d'*Arabidopsis* durant les courts jours et cet effet a été supprimé avec le traitement par l'AG. Récemment, [Khalloufi et al. \(2017\)](#) ont constaté que l'application d'AG₃ ainsi que la colonisation par l'AMF, mais notamment l'interaction entre l'AMF et l'AG a augmenté considérablement la concentration d'ACC chez les plantes de tomate traitées par le sel.

De plus, l'éthylène interagit également avec l'auxine dans la régulation de la croissance et le développement des plantes ([Vandenbussche et al., 2012](#)). [Kamil et al. \(2007\)](#) ont suggéré que l'éthylène réalise une activation locale de la voie de signalisation d'auxine et régule la croissance des racines en stimulant la biosynthèse d'auxine et en modulant la machine de transport d'auxine. Une autre interaction entre le précurseur d'éthylène (ACC) avec d'autres hormones comme CK et ABA semble être également impliquée dans la réponse à la tolérance au sel chez la tomate ([Albacete et al., 2009](#)). [Yin et al. \(2015\)](#) ont suggéré que l'éthylène et l'ABA semblent agir de manière synergique ou antagoniste pour contrôler la croissance et le développement des plantes. En effet, la relation entre l'éthylène et l'ABA dans la réponse à la salinité n'est pas aussi assez claire que dans la germination des graines. Néanmoins, à partir du modèle d'expression associé aux ABA et des phénotypes des mutants des facteurs liés à l'éthylène, [Tao et al. \(2015\)](#) ont proposé que la biosynthèse d'éthylène et la voie de transduction du signal interagissent avec l'ABA dans la régulation de la réponse à la salinité. En plus, il a été constaté que l'éthylène combiné à d'autres phytohormones comme l'AJ et l'AS agit souvent de manière coopérative ([Kazan et al., 2015](#)). Par ailleurs, chez *Arabidopsis*, ERF1 a joué un rôle positif dans la tolérance des plantes à la salinité, à la sécheresse et au stress thermique par la régulation des gènes liés au stress, et qui intègre les signaux d'éthylène, d'AJ et d'ABA ([Cheng et al., 2013](#)).

En outre, l'implication des hormones végétales dans la symbiose des plantes est basée sur la modification des hormones végétales lors de l'établissement de la symbiose aussi lors de

l'application exogène des phytohormones (Hause et al., 2007). Dans ce contexte, il a été démontré que les GAs et l'éthylène affectent les processus de développement des mycorhizes à arbuscules (Penmetsa et al., 2007, Floss et al., 2013, Foo et al., 2013). Une étude antérieure a utilisé le mutant surproducteur d'éthylène *Epinastic* et le mutant insensible à l'éthylène *Never ripe* de tomate pour construire l'un des premiers résultats, suggérant que l'éthylène est un inhibiteur de la colonisation d'AM (Geil et al., 2001, Torres de Los Santos et al., 2011). De plus, l'effet de la colonisation fongique sur les niveaux de diverses hormones végétales telles que les cytokinines, ABA, JA, SA et l'acide précurseur d'éthylène 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) a été examiné en détail avec (Martinez-Medina et al., 2010, 2011). Dans ce contexte, il y a peu d'information sur l'interaction des deux hormones végétales : l'éthylène et les gibbérellines dans la symbiose mycorhizienne en conditions contrôlées et stressantes.

Les mutants d'éthylène ont été considérés comme des outils puissants dans la recherche génétique et biochimique pour élucider la modulation de l'éthylène pendant le stress. Dans cette étude, trois génotypes de tomate (*Solanum esculentum* Mill cv. Micro-Tom, MT), le mutant de tomate *Never-ripe* (*Nr*) qui est bloqué dans la perception de l'éthylène (Lanahan et al., 1994) et le mutant *Epinastic* (*Epi*) qui la production excessive d'éthylène ne montre pas nécessairement une sénescence prématurée des feuilles (Wang et al., 2005), ont été utilisés pour élucider le rôle de l'éthylène dans l'interaction entre l'application foliaire d'AG₃ et l'inoculation par l'AMF chez la tomate sous stress salin.

2. Rappel du protocole expérimental

Les graines de trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom, (MT), *Never ripe* (*Nr*) avec une faible sensibilité à l'éthylène et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*), sont désinfectées par une solution d'eau de javel 5% puis rincées à l'eau distillée plusieurs fois. Par la suite, elles sont mises dans des plaques alvéolées pleines de la vermiculite stérilisée. Les plantes de tomate issues de semis et âgées de 3 semaines (stade 3 feuilles étalées) sont transférées vers des pots de 1 L contenant de la vermiculite stérilisée. La moitié des plantules de chaque génotype sont inoculées par 5g de *Rhizophagus irregularis* par plante. L'inoculum a été placé juste près des racines de chaque plante.

Les plantes sont irriguées régulièrement par une solution nutritive modifiée (Hoagland and Aron, 1950). Le NaCl a été ajouté à la solution nutritive qui est renouvelée périodiquement. L'AG₃ a été appliqué par pulvérisation de la partie aérienne chaque deux jours, alors que les plantes non-traitées ont été pulvérisées par la même quantité en eau distillée.

A la fin de la récolte (quatre semaines de traitement), les plantes sont récoltées et séparées en partie aérienne et racinaire. Plusieurs paramètres sont déterminés à la récolte finale des plantes de différents traitements (masses de matière fraîche, surface foliaire, teneurs en cations des différents organes). La surface foliaire a été mesurée à l'aide d'un florimètre (leaf area meter) LI-3100C (Li-Cor, Lincoln, NB, États-Unis). Les cations ont été analysés en utilisant un spectromètre d'émission optique par plasma à couplage inductif (ICP-OES, Thermo ICAP 6000 SERIES, ThermoFisher Scientific). Les pourcentages de la colonisation mycorhizienne ont été déterminés selon la méthode de (Giovannetti et Mosse, 1980). Les phytohormones sont extraites et purifiées selon la méthode d'Albacete et al. (2008).

3. Principaux résultats

3.1. La colonisation mycorhizienne

Le tableau 1 montre que *Rhizophagus irregularis* a réussi à coloniser les racines des trois génotypes de tomate évalués en conditions contrôlées, alors que la colonisation d'AM fongique n'a pas été détectée chez les NAM-plantes (Tableau 1). L'application de 100 mM NaCl au milieu de culture a diminué le pourcentage de la colonisation racinaire de 60% chez les mutants *Nr* et *Epi* par rapport aux conditions contrôlées, mais aucun effet de sel sur la colonisation racinaire d'AM n'a été observé chez les plantes MT (Tableau 1). La colonisation d'AM racinaire a considérablement diminué chez les plantes MT et *Epi* traitées avec l'AG₃ en conditions contrôlées et de salinité. En revanche, le traitement par l'AG₃ a augmenté la colonisation d'AM chez le mutant ET-insensible *Nr*, en particulier en conditions de salinité (Tableau 1).

Tableau 1. Pourcentage des mycorhizes dans le système racinaire des plantes de trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (*Nr*) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et Epinastic surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophde agus irregularis* après 4 semaines de traitement par : 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres indiquent les différences statistiques entre les génotypes et les traitements selon le test de Tukey à P <0.05.

% AM colonization		0 M GA ₃ +0 mM NaCl	10 ⁻⁶ M GA ₃ +0 mM NaCl	0 M GA ₃ + 100 mM NaCl	10 ⁻⁶ M GA ₃ +100 mM NaCl
NAM		0	0	0	0
	MT	16 ± 0.10 a	9 ± 0.51 c	15 ± 0.39 a	12 ± 0.28 b
AM	<i>Nr</i>	14 ± 0.88 ab	16 ± 1.21 a	6 ± 0.44 c	12 ± 0.21 b
	<i>Epi</i>	33 ± 0.00 a	25 ± 0.76 b	13 ± 0.00 c	10 ± 0.39 d

3.2. Paramètres de croissance de la plante

En conditions contrôlées, la biomasse de matière fraîche des parties aériennes a augmenté de manière significative par l'application foliaire d'AG₃ chez les trois génotypes (MT, *Nr* et *Epi*) analysés, alors que l'inoculation par l'AMF a provoqué une augmentation supplémentaire de la biomasse fraîche des parties aériennes uniquement chez le mutant *Epi* (2-fois par rapport aux plantes non-traitées, [Figure 1A, B](#)). Bien que la salinité ait considérablement réduit la biomasse fraîche des parties aériennes, l'application de l'AG₃ a restauré la croissance chez les trois génotypes évalués, alors que la colonisation par l'AMF a présenté un effet positif seulement chez les plantes *Epi* ([Figure 1A, B](#)). La biomasse fraîche des racines a été considérablement augmentée par l'application exogène d'AG₃ ou par l'inoculation par l'AMF chez les trois génotypes testés en conditions contrôlées et de salinité ([Figure 1C, D](#)). La biomasse fraîche totale a montré une tendance similaire à celle des parties aériennes ([Figure 1E, F](#)). On a trouvé que la pulvérisation avec l'AG₃ a amélioré la biomasse totale chez les trois génotypes évalués, mais la colonisation par l'AMF en interaction avec l'application d'AG₃ n'a augmenté la biomasse totale que chez le mutant ET-sensitive (*Epi*) ([Figure 1E, F](#)).

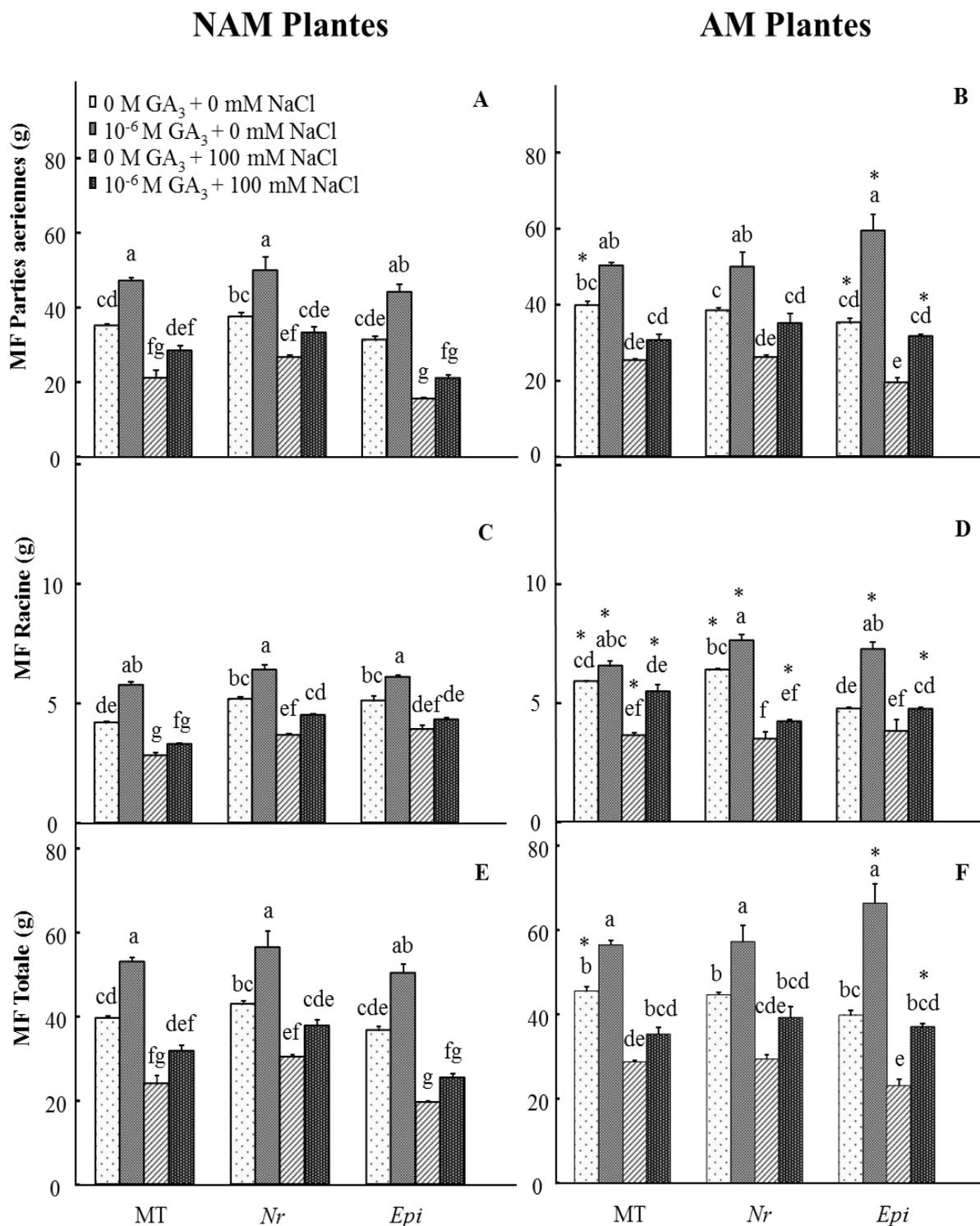


Figure 1. La masse de matière fraîche (MF) des parties aériennes (PA) (A), MF des racines (R) (B) et la MF totale (C) chez les trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par: 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres indiquent les

différences statistiques entre les génotypes & les traitements selon le test de Tukey à $P < 0.05$ respectivement.

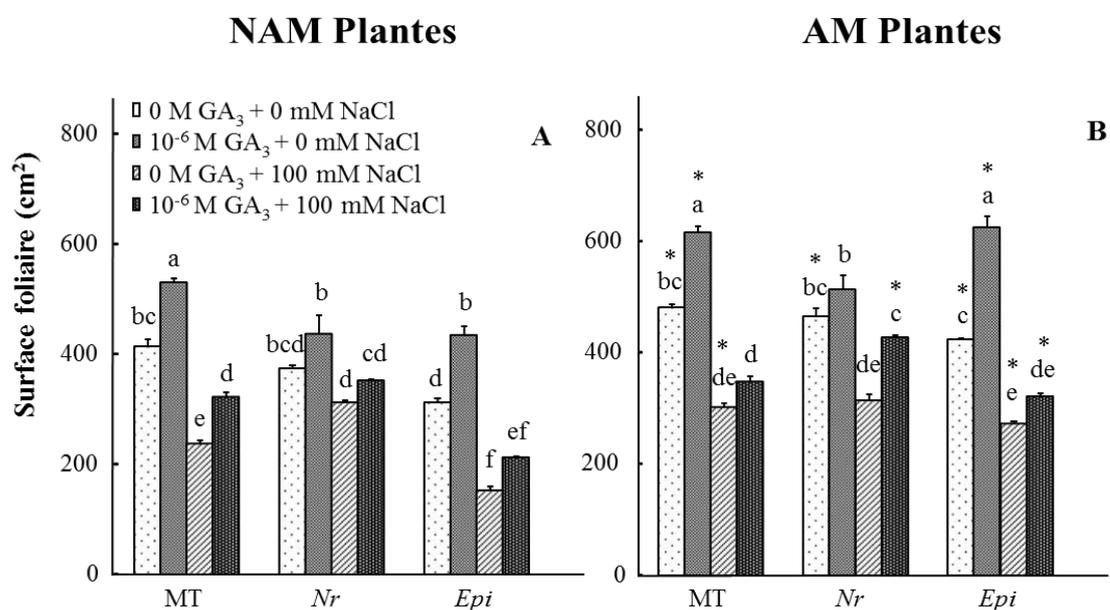


Figure 2. La surface foliaire (cm²) des plantes de trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par: 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres indiquent les différences statistiques entre les génotypes & les traitements selon le test de Tukey à $P < 0.05$ respectivement.

L'application d'AG₃ a augmenté de manière significative la surface foliaire chez MT et le mutant *Epi* en conditions contrôlées, tandis que l'inoculation par l'AM a augmenté la surface foliaire chez les mêmes génotypes, en particulier chez le mutant *Epi* traité avec l'AG₃ (Figure 2A, B). La salinité a entraîné une réduction de la surface foliaire des trois génotypes analysés, même si le mutant ET-insensible (*Nr*) n'a pas été significativement affecté chez les NAM-plantes. Il est important de noter que, en conditions de salinité, l'application d'AG₃ foliaire ou l'inoculation par l'AM a augmenté la surface foliaire, en particulier chez les plantes *Epi* (Figure 2A, B).

3.3. Teneurs ioniques

En conditions contrôlées, l'application exogène d'AG₃ ou l'inoculation avec l'AM ont augmenté les teneurs en K chez les plantes de MT et de mutant ET-surproducteur *Epi*, mais

elle les a diminués chez le mutant ET-insensible *Nr* (Tableau 2). K/Na a également été augmenté uniquement chez les plantes MT traitées avec l'AG₃ ou inoculées avec l'AM. Cependant, les teneurs en Ca et en Fe ont augmentés par l'inoculation avec l'AM chez les plantes ET-insensibles *Nr*, mais elles ont montré une diminution chez les plantes ET-surproductrices *Epi*. P et Mg ont également diminué par l'application foliaire d'AG₃ ou par l'inoculation avec l'AM par rapport aux plantes non-traitées. Cependant, la pulvérisation d'AG₃ exogène a permis d'augmenter les teneurs en Na chez le mutant ET-sensible *Nr* et le mutant ET-surproducteur *Epi*, tandis que l'inoculation avec l'AM a provoqué une augmentation supplémentaire des teneurs en Na chez les deux mutants (*Nr* et *Epi*).

Bien que la salinité ait diminué les teneurs foliaires en K chez les trois génotypes analysés, l'application foliaire d'AG₃ ou l'inoculation avec l'AM a provoqué une augmentation des teneurs en K chez les plantes MT et *Epi*, tandis que chez les plantes *Nr* les teneurs de K ont augmenté avec l'application exogène de l'AG₃ mais ont diminué avec l'inoculation avec l'AM par rapport aux plantes non-traitées (Tableau 2). Cependant, K/Na a augmenté avec l'application foliaire d'AG₃ ou par l'inoculation avec l'AM chez les plantes MT en conditions de salinité. On a constaté aussi que la pulvérisation avec l'AG₃ exogène a diminué les teneurs en Mg ainsi qu'en Fe, tandis que l'inoculation par l'AM a provoqué une diminution supplémentaire de ces cations chez les plantes MT. Il est important de noter que les teneurs en Na ont augmenté de manière significative par l'application foliaire de l'AG₃ chez les trois génotypes analysés, tandis que l'inoculation par l'AM a diminué les teneurs foliaires en Na chez le MT et le mutant ET-insensible *Nr*, mais les a augmenté chez les plantes *Epi* (Tableau 2).

Tableau 2. Teneurs en potassium (K), en phosphore (P), en calcium (Ca), en magnésium (Mg), en fer (Fe), en sodium (Na) (mg/g MS) ainsi que le rapport K/Na dans les feuilles des plantes de trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill): Micro-Tom (MT), *Never ripe* (*Nr*) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par: 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres et astérisques indiquent les différences statistiques entre les génotypes & les traitements selon le test de Tukey à P <0.05 respectivement.

		K (mg.g ⁻¹)	P (mg.g ⁻¹)	Ca (mg.g ⁻¹)	Mg (mg.g ⁻¹)	Fe (mg.g ⁻¹)	Na (mg.g ⁻¹)	K/Na
MT	NAM	28.02 ± 0.13ef	20.38 ± 0.14bc	17.72 ± 0.69b	16.70 ± 0.62f	0.17 ± 0.00cd	12.07 ± 0.02 d	2.32 ± 0.01 ef
	AM	38.45 ± 0.59d*	5.05 ± 0.46def*	20.42 ± 0.01b*	21.55 ± 0.99b*	0.21 ± 0.00cd*	9.75 ± 0.05d*	3.94 ± 0.05 c*
Nr	NAM	31.75 ± 0.03d	16.38 ± 0.23d	15.30 ± 0.15c	17.80 ± 0.15def	0.18 ± 0.01bc	6.32 ± 0.34h	5.05 ± 0.27 b
	AM	31.31 ± 0.03ef*	4.39 ± 0.15efg*	21.07 ± 0.34 b*	14.44 ± 0.27d*	0.26 ± 0.00a*	7.11 ± 0.06e*	4.40 ± 0.03 c
Epi	NAM	36.53 ± 0.21c	27.86 ± 0.69a	22.27 ± 0.28a	18.97 ± 0.53cde	0.26 ± 0.01 a	6.49 ± 0.04h	5.62 ± 0.03 a
	AM	55.45 ± 0.36b*	8.69 ± 0.16a*	18.43 ± 0.36de*	16.57 ± 0.02 c*	0.20 ± 0.00d*	6.99 ± 0.48e*	8.00 ± 0.53 a*
MT	NAM	32.40 ± 0.79d	16.14 ± 0.07d	18.02 ± 0.07b	21.57 ± 0.86b	0.19 ± 0.00b	12.73 ± 0.44cd	2.55 ± 0.13 def
	AM	42.83 ± 1.36c*	4.71 ± 0.30ef*	17.30 ± 0.14ef*	12.94 ± 0.07d*	0.11 ± 0.01 g*	9.21 ± 0.45d*	4.68 ± 0.32 bc*
Nr	NAM	26.78 ± 0.64f	15.91 ± 0.52d	18.80 ± 0.43b	19.26 ± 0.34cd	0.16 ± 0.00d	9.63 ± 0.22f	2.78 ± 0.00 cd
	AM	41.47 ± 0.24c*	4.19 ± 0.18fg*	23.01 ± 0.33a*	17.07 ± 0.54c*	0.21 ± 0.00cd*	7.60 ± 0.02e*	5.45 ± 0.03 b*
Epi	NAM	45.29 ± 0.13a	20.52 ± 0.11bc	21.66 ± 0.13a	16.87 ± 0.08ef	0.24 ± 0.01a	7.53 ± 0.01g	6.02 ± 0.02 a
	AM	58.62 ± 0.05a*	5.40 ± 0.06de*	20.11 ± 0.05bc*	17.31 ± 0.23c	0.23 ± 0.00b	7.81 ± 0.24e	7.51 ± 0.20 a*
MT	NAM	20.51 ± 0.09 g	15.98 ± 0.01d	14.73 ± 0.15cd	25.49 ± 0.50a	0.16 ± 0.00cd	12.73 ± 0.07b	1.24 ± 0.01 g
	AM	30.49 ± 0.17f*	5.86 ± 0.40cd*	15.74 ± 0.29g*	22.66 ± 0.01b*	0.14 ± 0.00ef	12.29 ± 0.03c*	2.48 ± 0.02 d*
Nr	NAM	29.45 ± 0.12e	11.79 ± 0.08f	12.22 ± 0.35e	17.09 ± 0.34ef	0.12 ± 0.00f	10.60 ± 0.07e	2.78 ± 0.03 cd
	AM	25.31 ± 0.07g*	3.51 ± 0.06g*	17.78 ± 0.04e*	22.19 ± 0.19b*	0.22 ± 0.00bc*	9.80 ± 0.00d	2.58 ± 0.01 d*
Epi	NAM	27.89 ± 0.00ef	21.44 ± 0.12b	15.63 ± 0.09c	21.56 ± 0.13b	0.16 ± 0.00cd	11.94 ± 0.03d	2.34 ± 0.01 ef
	AM	38.10 ± 0.27d*	7.52 ± 0.03b*	15.22 ± 0.27g	24.79 ± 0.46a*	0.13 ± 0.00f*	13.46 ± 0.13abc*	2.83 ± 0.05 d*
MT	NAM	41.05 ± 0.71b	14.05 ± 0.83e	14.12 ± 0.01cd	20.01 ± 0.23bc	0.13 ± 0.00ef	19.57 ± 0.07a	2.10 ± 0.04 f
	AM	33.52 ± 0.17e*	4.68 ± 0.09ef*	15.43 ± 0.17g*	18.05 ± 0.51c*	0.11 ± 0.00g*	14.26 ± 0.34a*	2.35 ± 0.07 d
Nr	NAM	35.18 ± 0.25c	10.02 ± 0.19f	13.55 ± 0.04de	15.80 ± 0.06f	0.15 ± 0.00de	13.53 ± 0.09c	2.60 ± 0.03 cde
	AM	31.42 ± 0.22ef*	5.35 ± 0.11de*	19.26 ± 0.17cd*	20.62 ± 0.12b*	0.20 ± 0.00d*	13.05 ± 0.05bc*	2.41 ± 0.02 d*
Epi	NAM	40.40 ± 0.07b	19.05 ± 0.02c	15.17 ± 0.34c	20.02 ± 0.20bc	0.19 ± 0.00b	13.46 ± 0.08c	3.00 ± 0.01 c
	AM	41.15 ± 0.15c	6.87 ± 0.14bc*	16.33 ± 0.15fg*	21.48 ± 0.20b*	0.15 ± 0.00e*	14.19 ± 0.09ab*	2.90 ± 0.04 d

4. Profile hormonal

Gibbérellines

Les teneurs endogènes en AG₃, mais aussi en AG₁ et en GAs totales (calculé comme AG₁ + AG₃ + AG₄) ont augmenté avec l'application foliaire d'AG₃ chez les trois génotypes en conditions contrôlées et de salinité par rapport aux plantes non-traitées (Figure 3A, B, G and H). De plus, en conditions contrôlées, l'inoculation avec l'AMF a diminué les teneurs en AG₃ ainsi que celle en GAs totales chez les plantes MT et *Nr*, mais les a augmenté chez le mutant ET-surproducteur *Epi*. Cependant, en conditions de salinité, l'inoculation avec l'AM a augmenté les teneurs en AG₃ ainsi que celles en GAs totales chez les plantes MT et *Epi* (Figure 3A, B, G and H). De même, en conditions contrôlées, l'inoculation avec l'AM a diminué les teneurs en AG₁ chez le mutant *Nr*, mais les a augmenté chez le mutant *Epi*, alors que en conditions de salinité, l'inoculation avec l'AM a augmenté AG₁ chez les plantes MT et *Nr*, mais a diminué AG₁ chez le mutant *Epi* (Figure 3C, D). En revanche, en conditions contrôlées, la concentration d'AG₄ a diminué avec l'application exogène d'AG₃ chez les plantes MT non-inoculées avec l'AM, mais a augmenté chez les NAM-plantes *Nr*. Il est important de noter que l'inoculation avec l'AM a eu un effet négatif sur les teneurs en AG₄ chez le mutant ET-insensible *Nr* à la fois en conditions contrôlées et de salinité, mais une augmentation des teneurs en AG₄ a été observée chez les plantes MT en conditions de salinité (Figure 3E, F).

Cytokinines

En conditions contrôlées, tZ ainsi que CK (calculé comme tZ + iP) ont été considérablement augmentés par l'application foliaire d'AG₃ chez les NAM-plantes *Nr* et *Epi* (Figure 4A, C). L'inoculation avec l'AMF a augmenté les teneurs en tZ et en CKs totales chez le MT et le mutant ET-surproducteur *Epi*, tandis que l'application d'AG₃ a eu un effet positif supplémentaire chez ces deux génotypes, mais spécialement chez les plantes MT (3-fois plus élevé que chez les plantes non-traitées). En revanche, l'inoculation avec l'AMF et l'application d'AG₃ ont diminué les teneurs en tZ et en CKs totales chez le mutant ET-insensible *Nr*. Cependant, la salinité a provoqué une augmentation de tZ et de CKs totales chez les trois génotypes analysés à la fois chez les plantes NAM et AM, à l'exception des plantes *Nr* inoculées avec l'AMF, tandis que l'application d'AG₃ a diminué les teneurs en tZ et en CKs totales, à l'exception du mutant *Nr* inoculé avec l'AMF (Figure 4A, B, E et F).

L'autre CK actif, iP, a augmenté de manière spectaculaire avec la salinité chez les plantes MT (Figure 4C, D).

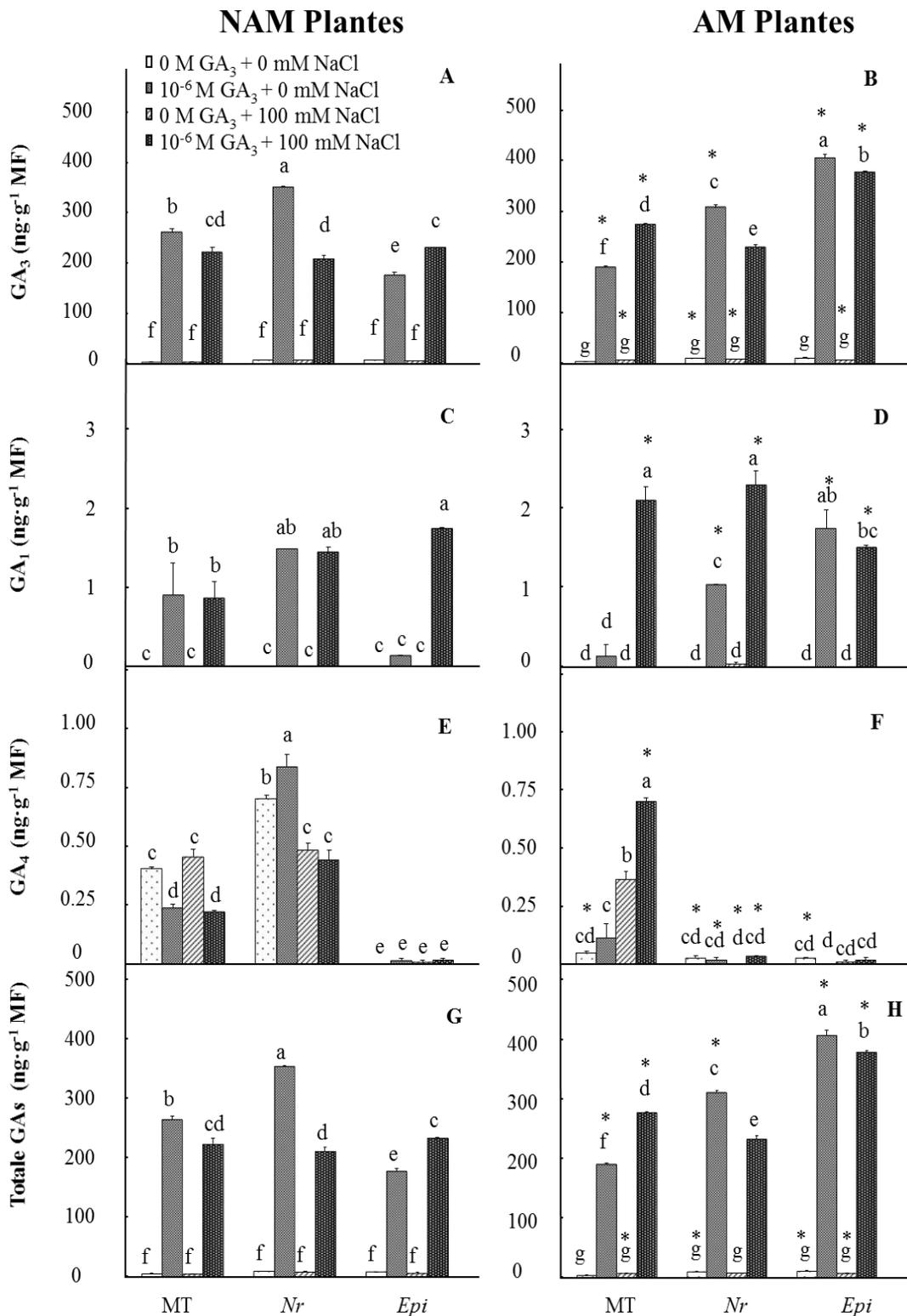


Figure 3. Teneurs en gibbérelline A3 (AG₃) (A, B), en gibbérellines A1 (AG₁) (C, D), en gibbérelline A4 (AG₄) (E, F), en gibbérellines totales (GAs) (G, H) dans les feuilles des

plantes de trois géotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (*Nr*) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par: 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres et astérisques indiquent les différences statistiques entre les géotypes & les traitements selon le test de Tukey à P <0.05 respectivement.

Acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique

Bien qu'il ait été prévu que, en conditions contrôlées, les teneurs du précurseur d'ET, l'ACC, augmentent chez le mutant ET-surproducteur *Epi*, il a été plutôt observé que l'ACC a diminué chez ce mutant par rapport aux plantes MT indépendamment de la colonisation avec l'AMF (Figure 5A, B). Cependant, l'ACC a été considérablement diminué par la colonisation avec l'AM chez le mutant *Nr*. De plus, l'application d'AG₃ a augmenté les teneurs en ACC chez les trois géotypes évalués en conditions contrôlées. Le stress salin a augmenté les concentrations en ACC, tandis que l'application d'AG₃ l'a diminué chez les mutants MT et *Nr*. En outre, les plantes *Epi* inoculées avec l'AMF et traitées avec l'AG₃ ont montré les teneurs en ACC maximale (4-fois par rapport aux plantes MT non-traitées en conditions contrôlées) (Figure 5 A, B).

Acide indole 3-acétique

En conditions contrôlées, l'application d'AG₃ a augmenté les teneurs en AIA chez les mutants *Nr* et *Epi* (Figure 5C, D). L'inoculation avec l'AMF n'a affecté l'AIA que chez les plantes de mutant *Nr* cultivées en présence du sel, où les teneurs en AIA ont augmenté de manière significative par rapport aux plantes non-inoculées.

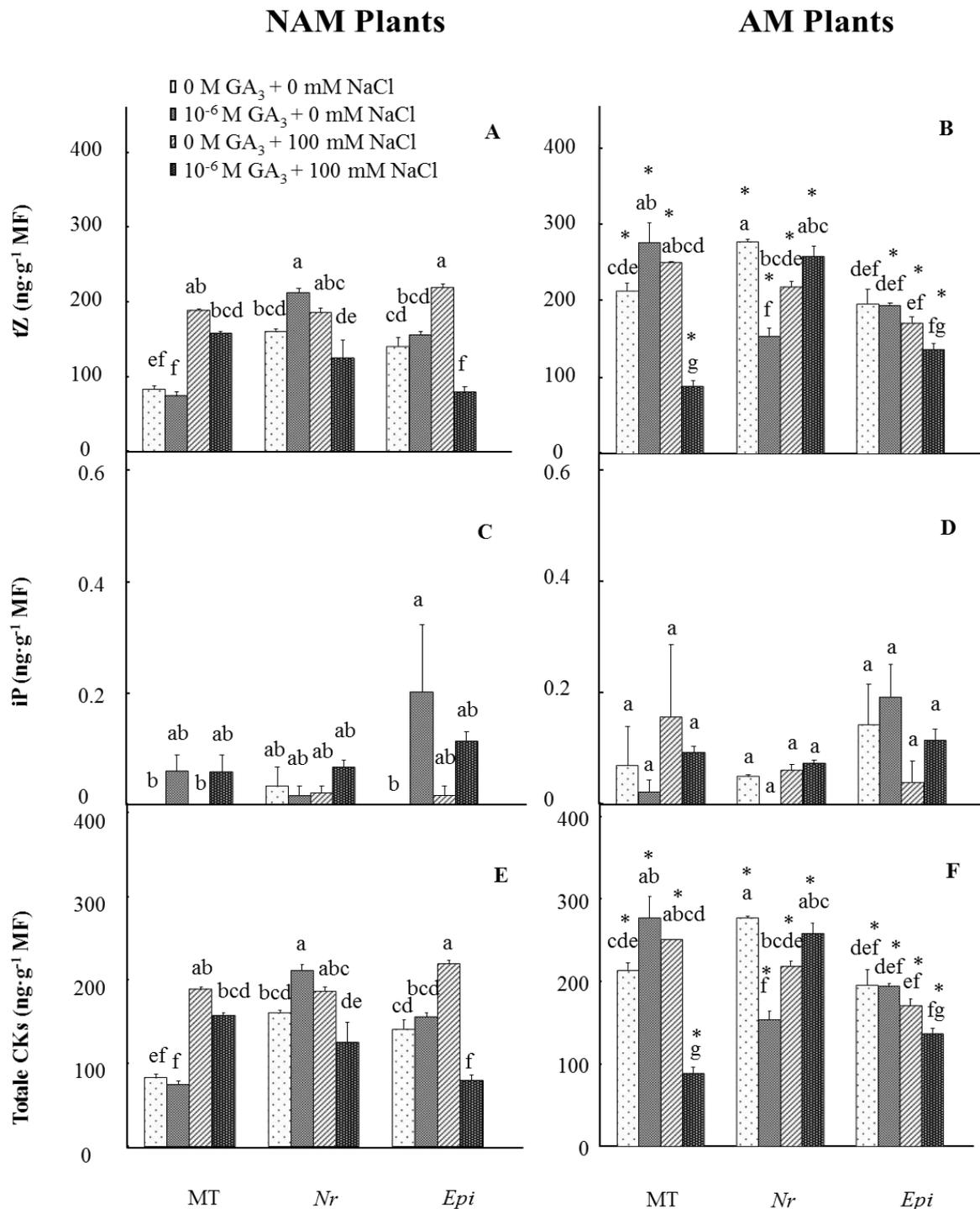


Figure 4. Teneurs en *trans*-Zeatin (tZ) (A, B), en isopentenyladenine (iP) (C, D) et en CKs totale (tZ+iP) (E, F) dans les feuilles des plantes de trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et *Epinastic* surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par *Rhizophagus irregularis* après 4 semaines de traitement par: 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres et astérisques indiquent les différences statistiques entre les génotypes & les traitements selon le test de Tukey à P <0.05 respectivement.

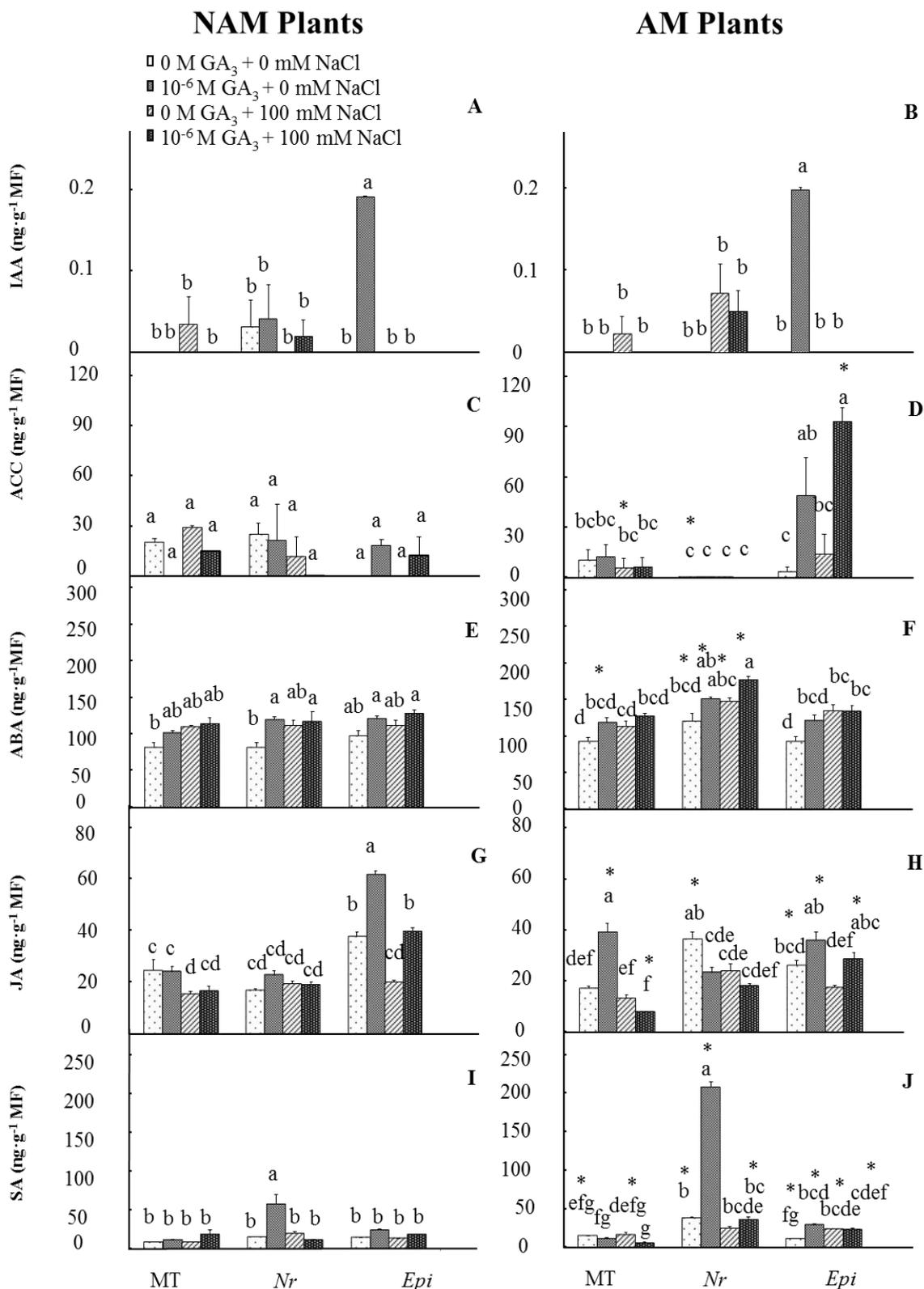


Figure 5. Teneurs en acide indole-3-acétique (AIA) (**A**, **B**), en acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) (**C**, **D**), en acide abscissique (ABA) (**E**, **F**), en acide jasmonique (AJ) (**G**, **H**) et en acide salicylique (AS) (**I**, **J**) dans les feuilles de trois génotypes de tomate (*Solanum Esculentum* Mill) : Micro-Tom (MT), *Never ripe* (Nr) avec une faible sensibilité à l'éthylène, et Epinastic surproducteur d'éthylène (*Epi*) inoculés (AM-plantes) ou non (NAM-plantes) par

Rhizophagus irregularis après 4 semaines de traitement par: 0 M AG₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M AG₃+ 0 mM NaCl, 0 M AG₃+ 100 mM NaCl et 10⁻⁶ M AG₃+100 mM NaCl. Les données sont des moyennes de six plantes ± erreur standard. Les différentes lettres et astérisques indiquent les différences statistiques entre les génotypes & les traitements selon le test de Tukey à P <0.05 respectivement.

Acide abscissique

En conditions de croissance optimale, la concentration d'ABA a été significativement augmentée par l'application exogène d'AG₃ chez les trois génotypes étudiés, alors que la colonisation du système racinaire avec l'AMF a eu un effet positif supplémentaire, en particulier chez le MT et le mutant ET-insensible *Nr* (Figure 5E, F). En effet, la salinité a augmenté les teneurs en ABA chez les trois génotypes, mais l'application foliaire d'AG₃ a provoqué une augmentation supplémentaire des teneurs en ABA. Cependant, l'effet de l'AMF sur l'ABA n'a été significatif que pour le mutant *Nr* qui, en fait, a montré les teneurs en ABA les plus élevées (Figure 5F).

Acide jasmonique

En conditions contrôlées, l'application exogène d'AG₃ a augmenté les teneurs en AJ chez les trois génotypes évalués. L'inoculation avec l'AM a provoqué une augmentation supplémentaire, en particulier chez le MT, mais une diminution chez les plantes ET-surproducteur *Epi* (Figure 5G, H). La salinité a provoqué une diminution générale des teneurs en AJ, tandis que l'application foliaire d'AG₃ a augmenté les teneurs en AJ chez les NAM-plantes, en particulier le mutant *Epi*.

Acide salicylique

En conditions contrôlées, l'application d'AG₃ par pulvérisation a augmenté les teneurs en AS chez les trois génotypes, tandis que la colonisation des racines avec l'AM a augmenté les teneurs de cette hormone chez les plantes MT et le mutant ET insensible *Nr*, mais a diminué les teneurs en AS chez le mutant ET-surproducteur *Epi* (Figure 5I, J). En outre, le traitement par l'AG₃ des plantes traitées par le sel n'a pas eu d'effet significatif sur les teneurs en AS, à l'exception des AM-plantes ET-insensibles *Nr*.

3.5. Analyse en composants principales

Afin de souligner la variation et de mettre en évidence des modèles dans cet ensemble de données complexe, nous avons effectué une analyse en composantes principales (ACP) pour

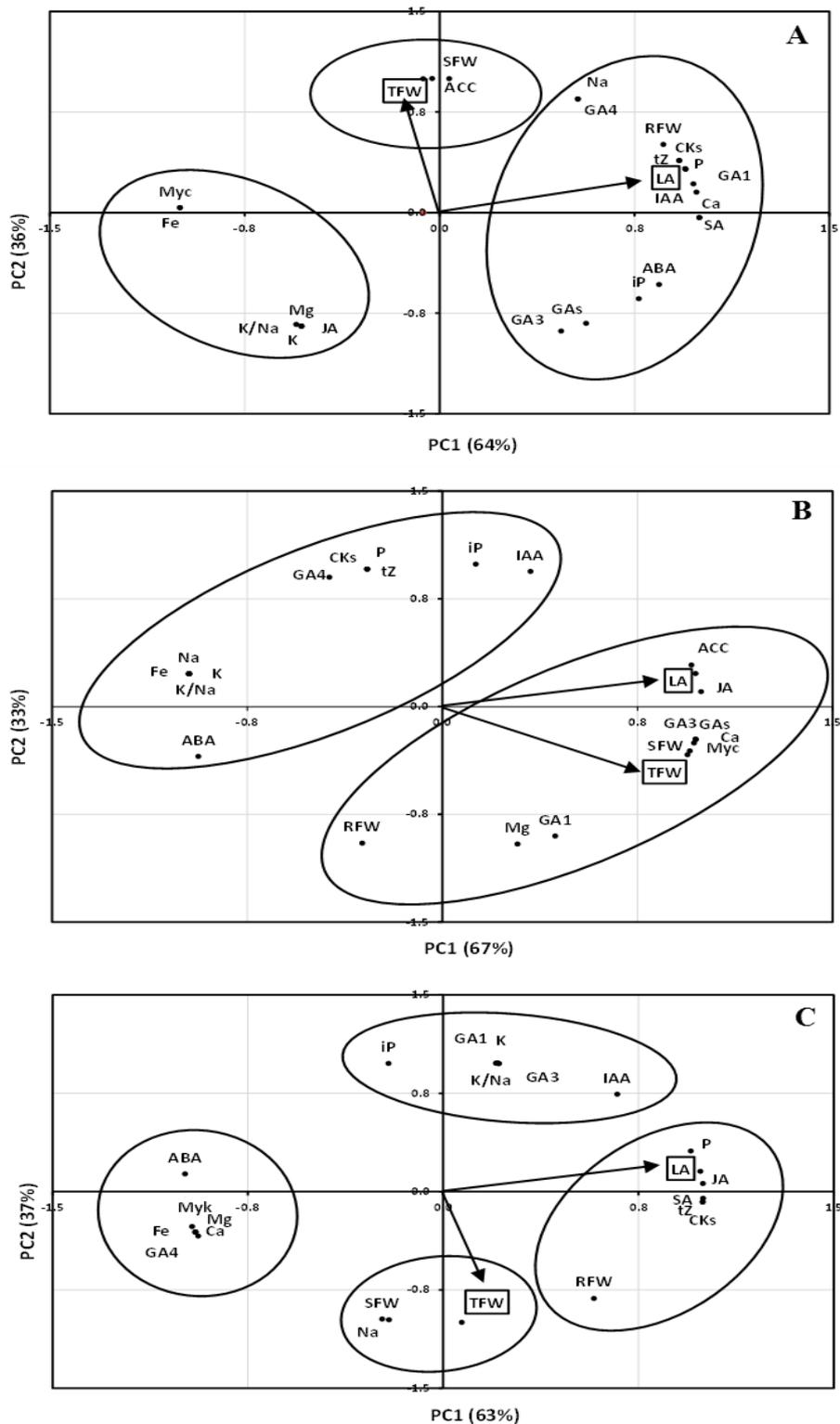


Figure 6. Deux axes de l'analyse de composante principale ACP pour chaque génotype évalué, MT (A), Nr (B) et Epi (C), avec toutes les variables déterminées, les vecteurs propres représentent la force (donnée par la longueur du vecteur) et la direction de la corrélation des traits relatifs aux deux premiers composantes principaux (CP). Les cercles contiennent les variables qui appartiennent au même groupe (niveau de confiance de 75%). Les abréviations pour les variables sont données ainsi: SFW: biomasse fraîche des tiges, RfW: biomasse fraîche des racines, TFW: biomasse fraîche totale, LA: surface foliaire; tZ, trans-Zéatine; iP,

isopentenyladénine, CKs; Cytokinines totales; ACC, acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique; ABA, acide abscisique; SA, acide salicylique; JA, acide jasmonique; GA₁, gibberelline A1; GA₄, gibberelline A4; GAs, gibbérellines totales; K, teneurs en potassium dans les feuilles; Na, teneurs en sodium dans la feuille; P, teneurs en phosphore dans la feuille; Mg, teneurs en magnésium dans la feuille; Ca, teneurs en calcium dans la feuille, rapport Na/K; Fe, teneurs en fer dans la feuille et PM, pourcentage de colonisation de l'AM.

chaque génotype évalué, MT, *Nr* et *Epi*, avec toutes les variables déterminées dans cette étude. Les modèles prédominants de la covariation des variables physiologiques sont présentés dans la [Figure 6](#), où les vecteurs Eigen représentent la force (donnée par la longueur du vecteur) et la direction du trait par rapport aux deux premiers composantes principales (CP). Il est important de noter que ces PC représentaient 100% de la variance totale dans les trois génotypes et le modèle de distribution des variables dans l'ACP étaient différents dans les trois génotypes. Dans les plantes MT, l'ACC a été associé aux paramètres de la croissance: la biomasse fraîche des tiges (SFW) et la biomasse fraîche totale (TFW) dans le PC2, tandis que CKs, IAA et SA ont été associés à la surface foliaire dans le PC1 ([Figure 6A](#)). Cependant, chez le mutant *Nr*, les paramètres de productivité : la biomasse fraîche des tiges (SFW), la biomasse fraîche totale (TFW) et la surface foliaire ont été explicitement expliqués principalement par le PC1 et associés à l'ACC, GAs et l'AJ ([Figure 6B](#)). En plus, la plupart des traits ioniques et l'ABA du mutant *Nr* ont été négativement associés aux paramètres de productivité. Chez le mutant ET-sensible *Epi*, la biomasse fraîche des tiges (SFW) et la biomasse fraîche totale (TFW) étaient orthogonales à la surface foliaire et expliquées par le PC1 et le PC2, respectivement. CKs, AS et AJ ont été positivement associés à la surface foliaire dans le PC1, tandis que les paramètres ioniques K et K/Na et les paramètres hormonaux l'ACC et l'AG ont été associés négativement à la biomasse fraîche des tiges (SFW) et la biomasse fraîche totale (TFW) dans le PC2 ([Figure 6C](#)).

5. Discussion

L'implication des hormones végétales dans la symbiose de la plante mycorhizées en conditions contrôlées a été déterminée par l'analyse des niveaux endogènes d'hormones végétales et/ou l'application exogène ([Bothe et al., 1994](#); [Hause et al., 2007](#)). Nous avons déjà démontré que l'interaction entre l'inoculation avec l'AMF et l'application d'AG₃ a amélioré la croissance des plants de tomates traitées par le sel, en modifiant l'équilibre hormonal ([Khalloufi et al., 2017](#)). Bien que l'ET n'ait pas été considéré comme le facteur principal dans le contrôle de la croissance, ces auteurs ont constaté que l'interaction AMF-AG augmentait le

précurseur de l'éthylène l'ACC en conditions de salinité, ce qui suggère que l'ET pourrait interagir avec les GAs pour contrôler la colonisation de l'AMF sous contrainte saline. En fait, l'ET est une hormone du stress qui a été négativement corrélée à la colonisation des mycorhizes (Kloppholz et al., 2011; Foo et al., 2013) et la tolérance à la salinité (Barnawal et al., 2014). Dans la présente étude, nous avons constaté que l'application de 100 mM NaCl au milieu racinaire a diminué le pourcentage de la colonisation racinaire chez les mutants *Nr* et *Epi* par rapport aux plantes témoins sans sel, mais aucun effet de sel sur la colonisation racinaire avec l'AM n'a été observé chez plantes MT (Tableau 1). Cela indique que le déséquilibre en ET chez la tomate ont des effets significatifs sur la colonisation d'AM, comme l'ont suggéré précédemment Zsögön et al. (2008): chez les mutants de tomates *Epi* et *Nr* inoculés avec le champignons *Glomus clarum*, ces auteurs ont constaté que l'ET joue un rôle important dans le contrôle de la croissance des hyphes des champignons mycorhiziens à arbuscules (Zsögön et al., 2008). Par conséquent, la réduction de la colonisation d'AM observée dans les différents contenu d'ET (faible sensibilité et production élevée) est cohérente avec d'autres rapports antérieurs démontrant que bien que l'ET soit un inhibiteur fort de la colonisation (Geil et al., 2001), mais à de faibles concentrations peut également réduire la croissance des champignons (Ishii et al., 1996). De plus, Torres de los Santos et al. (2011) a révélé que le mutant *RIN*, avec une suppression dans l'inhibiteur de maturation MADS qui ne parvient pas à déclencher la respiration climatique et la biosynthèse d'ET associée à la maturation, a augmenté la colonisation de l'AMF, tout en diminuant chez le mutant ET-insensible *Nr*. Il est important de noter que la colonisation racinaire d'AM a considérablement diminué chez les plantes traitées à l'AG₃ et les plantes *Epi* en conditions de contrôle et de salinité. En revanche, l'application d'AG₃ a augmenté la colonisation d'AM chez le mutant ET-insensible *Nr*, en particulier en conditions de salinité (Tableau 1). Cela suggère qu'il existe un effet interactif négatif entre l'ET et l'AG sur la colonisation d'AM en conditions de salinité.

Nous avons constaté que la pulvérisation avec l'AG₃ a amélioré la biomasse fraîche des tiges et la biomasse fraîche totale chez les trois génotypes évalués en conditions de salinité, tandis que la colonisation avec l'AMF a augmenté la biomasse fraîche des tiges et la biomasse fraîche totale uniquement chez le mutant ET-sensible *Epi* (Figure 1). Khalloufi et al. (2017) a suggéré que l'ET n'est pas un facteur primaire qui contrôle la croissance en conditions de salinité chez les plantes de tomate inoculées et traités avec l'AG₃ sous contrainte saline, mais d'autres études antérieures ont rapporté que l'application exogène de l'éthylène ou de l'ACC

pourrait améliorer la croissance et la tolérance des plantes à une forte salinité (Cao Et al., 2007). Néanmoins, nos données indiquent que l'ET n'interagit pas avec les GAs dans l'amélioration de la croissance sous contrainte saline, mais semble avoir un effet interactif positif avec l'AMF pour l'amélioration de la croissance chez les plantes de tomate sous contrainte saline.

Nous avons constaté que la pulvérisation d'AG₃ a amélioré la biomasse fraîche des tiges et donc la biomasse fraîche totale chez les trois génotypes évalués en conditions de salinité, tandis que la colonisation de l'AMF a augmenté la biomasse fraîche des tiges et donc la biomasse fraîche totale uniquement chez le mutant ET-sensible *Epi*. Récemment, Khalloufi et al. (2017) ont signalé que l'application exogène d'AG₃ ou l'inoculation par l'AMF seule, mais surtout leur interaction, a amélioré la croissance des plantes de tomate traitées par le sel. Alors que dans une étude antérieure de Cao et al. (2007), l'application de l'éthylène ou de l'ACC a pu améliorer la tolérance des plantes à une salinité élevée. Néanmoins, nos données ont indiqué que l'ET n'interagit pas avec les GAs dans l'amélioration de la croissance sous stress salin, mais semble avoir un effet interactif positif avec l'AMF pour la restauration de la croissance des plantes de tomate cultivées en présence du sel.

ET, a été impliqué dans l'homéostasie ionique sous le stress de la salinité en régulant l'expression du gène H⁺-ATPase (Lockhart et al., 2013; Amjad et al., 2014), qui catalyse la seule pompe qui génère le gradient de protons et élimine le Na des cellules, la concentration accrue en ET est importante pour déterminer la tolérance au sel (Cao et al., 2006, 2007). Nous avons constaté que l'application d'AG₃ a augmenté les teneurs en K et en Na chez les trois génotypes évalués sous contrainte saline, tandis que l'inoculation avec l'AM a diminué les teneurs en K chez le mutant ET-insensible *Nr* et a augmenté les teneurs en Na chez le mutant ET-sensible *Epi*, et les deux cations étaient inversement associés aux paramètres de productivité dans l'ACP (Tableau 2, Figure 6). Cela suggère que l'AG n'interagit pas avec l'ET pour l'homéostasie ionique sous contrainte saline, mais la signalisation d'ET est importante pour l'équilibre ionique chez les plantes inoculées en conditions de salinité. Jiang et al. (2013) et Yang et al. (2013) ont illustré un rôle clé pour l'ET dans la tolérance au sel en rapportant sa capacité à retenir K plutôt que de diminuer Na dans les racines et les tiges d'*Arabidopsis thaliana*. Bien que ce résultat observé, l'effet interactif de l'éthylène sur les teneurs en K chez les plantes inoculées nécessite d'autres étude approfondie.

En plus, Khalloufi et al. (2017) ont trouvé que la colonisation avec l'AMF ainsi que l'application d'AG₃, mais notamment l'interaction entre l'AMF et l'AG a augmenté

considérablement les teneurs en ACC chez les plantes de tomate traitées par le sel. Dans la présente étude, nous avons constaté que la salinité a augmenté les teneurs en ACC, tandis que l'application exogène d'AG₃ a diminué l'ACC chez les mutants MT et *Nr*. Il est important de noter que les plantes *Epi* inoculées avec l'AMF et traitées avec l'AG₃ ont montré les teneurs en ACC maximale (4-fois par rapport aux plantes MT non-traitées en conditions contrôlées) (Figure 5 A, B). Nous avons également trouvé chez les plantes MT que l'ACC était associé aux paramètres de croissance dans le PC2 (Figure 6A), cependant, chez le mutant *Nr*, les deux paramètres de productivité (la biomasse fraîche totale TFW et la surface foliaire LA) ont été explicitement expliqués par le PC1 et associés à l'ACC, l'AG et l'AJ (Figure 6B). En conséquence, l'effet interactif positif entre l'ET et l'AG sur le niveau d'ACC a été trouvé lors de la production élevée d'éthylène (le mutant *Epi*), qui présente en fait la biomasse fraîche des tiges la plus élevée et donc la biomasse fraîche totale en conditions de salinité (Figure 1). Cela suggère que l'amélioration de la croissance des plantes de tomate nécessitera un effet interactif positif entre l'AG et l'ET en conditions de salinité.

L'application exogène de l'éthylène et de l'AG sont impliqués dans l'induction de la tolérance au sel chez les plantes, mais qu'ils agissent de manière indépendante ou dépendante l'un de l'autre est discutable (Iqbal et al., 2012). En effet, l'interaction négative entre les deux hormones a été montrée sur la croissance par Achard et al. (2003), ces chercheurs ont signalé qu'au moins une partie de l'effet inhibiteur de l'éthylène sur la croissance et son interaction avec l'AG à cet égard est médié par les protéines DELLA. En revanche, De Grauwe et al. 2008 ont rapporté qu'une voie de la réponse fonctionnelle d'AG est requise pour l'augmentation de la biosynthèse d'éthylène *eto2-1* (mutant surproducteur d'éthylène) puisque *gai eto2-1* (gibbérelline insensible, double mutant à l'éthylène surproducteur) ne produit pas trop l'éthylène, montrant la dépendance de l'éthylène à l'AG. Dans la présente étude les teneurs endogènes en AG₃, mais aussi en AG₁ et en GAs totales ont augmenté avec l'application foliaire d'AG₃ chez les trois génotypes en conditions de salinité par rapport aux plantes non-traitées (Figure 3A, B, G and H). Cela suggère que l'AG et l'ET agissent indépendamment l'un de l'autre dans l'amélioration de la croissance des plantes de tomate en conditions de salinité, puisque les paramètres de productivité (la surface foliaire (LA) et la biomasse fraîche totale (TFW)) chez le mutant ET-surproducteur *Epi* ont été orthogonaux et expliqués respectivement par PC1 et PC2 (Figure 6C). Par ailleurs, l'inoculation avec l'AM a augmenté l'AG₃ ainsi que le contenu des GAs totales chez les plantes de MT et de *Epi* (Figure 3A, B, G et H), ce qui suggère qu'il existe un effet interactif positif entre l'ET et l'AM sur les

niveaux endogènes d'AG chez les plantes de tomate en conditions de salinité. Récemment, [Khalloufi et al. \(2017\)](#) ont constaté que l'application exogène d'AG₃ a augmenté les teneurs de trois GAs actives analysées chez les plantes de tomate, l'AG₁, l'AG₃ et l'AG₄, mais surtout l'AG₃, et donc les teneurs totales des GAs. Ils ont montré qu'il existe une corrélation positive entre l'AG₃ et les paramètres de croissance chez les plantes de tomate traitées par l'AG seulement ou en combinaison avec l'AMF.

Une autre interaction entre le précurseur d'éthylène l'ACC avec les autres hormones telle que le CK et l'ABA semble être également impliqué dans la réponse à la tolérance au sel chez la tomate ([Albacete et al., 2009](#)). [Khalloufi et al. \(2017\)](#) ont constaté que les CKs étaient positivement corrélés avec les paramètres liés à la croissance chez les plantes de tomate traitées par l'AG seul ou en combinaison avec l'inoculation par l'AMF, ils ont suggéré que les GAs interagissent avec les CKs pour restaurer la croissance en conditions de salinité et l'inoculation par l'AMF a un effet positif supplémentaire sur la croissance. Dans la présente étude, la salinité a provoqué une augmentation de la tZ et des CKs totales chez les trois génotypes analysés à la fois chez les plantes NAM et AM, à l'exception des plantes *Nr* inoculées par l'AMF, tandis que l'application d'AG₃ a diminué les teneurs en tZ et en CKs totales, à l'exception de mutant *Nr* inoculé avec l'AMF ([Figure 4A, B, E et F](#)). L'autre CK actif, iP, a augmenté de manière importante avec la salinité chez les plantes MT ([Figure 4C, D](#)). Cela suggère qu'il y a un effet interactif négatif entre l'ET et l'AG sur les niveaux de CKs dans l'amélioration de la croissance des plantes de tomate traitées par le sel, puisque les CKs étaient inversement associés à la surface foliaire (LA) dans PC1, PC3 ([Figure 6A](#)).

L'éthylène et l'auxine régulent de manière synergique la croissance des plantes et les processus de développement, y compris la croissance des racines et le développement des racines latérales ([Wang et al., 2013](#)). En effet, [Kamil et al. \(2007\)](#) ont rapporté qu'un mode d'interaction éthylène-auxine se produit au niveau de la biosynthèse de l'hormone: l'auxine induit la biosynthèse de l'éthylène par une régulation positive de la 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) synthase, l'enzyme clé dans la production d'éthylène ([Abel et al., 1995](#)). Cependant, l'éthylène pourrait influencer les niveaux d'auxine puisque l'éthylène a été montré pour réguler l'expression de deux gènes : *WEAK ETHYLENE INSENSITIVE* (*WEI2* et *WEI7*), qui codent les sous-unités de l'anthranilate synthase, une enzyme limitant la teneur de la biosynthèse de Trp ([Stepanova et al., 2005](#)), à partir de laquelle la voie de l'auxine est au moins partiellement dérivée. Dans la présente étude, l'application d'AG₃ a augmenté les teneurs en AIA chez les mutants *Nr* et *Epi* en conditions contrôlées ([Figure 5C, D](#)). Cela

suggère que l'AG n'interagisse pas avec l'ET pour les niveaux d'AIA en conditions contrôlées, mais leur effet interactif sous stress salin nécessitera d'autres recherches supplémentaires, puisque l'application exogène de l'AG₃ n'a pas d'effet significatif sur les teneurs en AIA chez les trois géotypes analysés. Récemment, [Khalloufi et al. \(2017\)](#) ont rapporté que l'effet positif du traitement de l'AG₃ sur la croissance en conditions contrôlées et de salinité peut être associé à l'AIA, comme le suggère la forte corrélation trouvée entre l'AIA et les paramètres liés à la croissance. En outre, l'inoculation par l'AMF n'a affecté l'AIA que chez les plantes de mutant *Nr* cultivées en conditions de salinité, où les teneurs en AIA ont augmenté de manière significative par rapport aux plantes non-inoculées. Ces données indiquent que l'ET semble avoir un effet interactif positif avec l'AMF sur les teneurs en AIA pour l'amélioration de la croissance des plantes de tomate traitées par le sel seulement à une faible concentration d'éthylène.

Des études récentes ont révélé que l'ABA agit sur la croissance des racines en favorisant la biosynthèse de l'éthylène chez *Arabidopsis* ([Luo et al., 2014](#)), alors qu'une étude antérieure a révélé que l'ABA endogène limite la production d'éthylène ([Tal, 1979](#); [Rakitina et al., 1994](#); [LeNoble et al., 2004](#)) et que l'éthylène peut inhiber la biosynthèse d'ABA ([Hoffmann-Benning and Kende, 1992](#)). En outre, [Yin et al. \(2015\)](#) ont signalé que l'éthylène et l'ABA semblent agir d'une manière synergique ou antagoniste pour contrôler la croissance et le développement des plantes. Chez *Arabidopsis thaliana*, les racines *etr1-1* et *ein2* sont résistantes à l'éthylène et à l'ABA, tandis que les racines de mutant *abi1-1* résistant à l'ABA et le mutant *aba2* déficient en ABA, ont des réponses normales à l'éthylène. Cela suggère que l'inhibition d'ABA de la croissance des racines nécessite une voie fonctionnelle de la signalisation de l'éthylène mais l'inhibition de la croissance des racines par l'éthylène est indépendante d'ABA ([Beaudoin et al., 2000](#); [Ghassemian et al., 2000](#); [Cheng et al., 2009](#)). Dans notre étude, la salinité a augmenté la concentration foliaire d'ABA chez les trois géotypes analysés, et l'application foliaire d'AG₃ a provoqué une augmentation supplémentaire des teneurs en ABA. Cela suggère que l'AG n'interagit pas avec l'ET sur les teneurs en ABA sous stress salin, mais l'ABA est important pour l'amélioration de la croissance des plantes de tomate traitées par le sel. L'effet de l'AMF sur l'ABA n'a été significatif que chez le mutant *Nr* qui, en fait, a montré les teneurs en ABA les plus élevées ([Figure 5F](#)). Nous avons également constaté que la plupart des traits ioniques et l'ABA de mutant *Nr* étaient négativement associés aux paramètres de productivité. Cela suggère qu'il existe un effet interactif positif entre l'ET et l'AM sur les teneurs en ABA en conditions de

salinité mais à une faible concentration d'éthylène. Récemment, [Martín-Rodríguez et al. \(2016\)](#) ont montré chez les plantes de tomate mycorhisées que l'ABA a atténué la biosynthèse d'AG et a augmenté l'expression du gène GA-catabolique conduisant à une réduction des GAs bioactives. Vice versa, GA a activé le catabolisme d'ABA principalement dans les racines mycorhisées. De même, [Khalloufi et al. \(2017\)](#) ont révélé que les teneurs en ABA ont augmenté en conditions de salinité, en particulier chez les plantes inoculées avec l'AMF et traitées avec l'AG₃, ce qui a considérablement amélioré la croissance par rapport aux plantes non-traitées, ils ont suggéré que l'application d'AG pourrait agir en modifiant les niveaux d'ABA des feuilles chez AMF-plantes, conduisant à une meilleure croissance de la tomate en conditions de salinité.

L'éthylène combiné à d'autres phytohormones comme l'AJ et l'AS agit souvent d'une façon coopérative. Ceux-ci sont considérés comme les principaux acteurs impliqués dans la régulation de la défense des plantes contre les parasites et les agents pathogènes ([Kazan et al., 2015](#)). Dans notre étude, la salinité a provoqué une diminution générale des teneurs en AJ, tandis que l'application foliaire l'AG₃ a augmenté les teneurs foliaires en AJ chez les NAM-plantes, spécialement chez le mutant *Epi* ([Figure 5G, H](#)). Cela suggère qu'il existe un effet interactif positif entre l'ET et l'AG sur les teneurs en AJ en conditions de salinité, puisque les paramètres de productivité (la surface foliaire (LA) et la biomasse fraîche totale (TFW)) chez le mutant ET-surproducteur *Epi* ont été orthogonaux et expliqués respectivement par PC1 et PC2. Récemment, [Khalloufi et al. \(2017\)](#) ont montré que l'AJ a été trouvé en corrélation avec les paramètres de croissance chez les plantes de tomate traitées par l'AG₃, ce qui suggère que l'AG interagit avec l'AJ dans le contrôle de la croissance des plantes en conditions de salinité. Selon [Heinrich et al. \(2013\)](#), les niveaux accrus d'AJ répriment la biosynthèse de l'AG en inhibant la transcription de plusieurs gènes de la biosynthèse des GAs, y compris GA20ox, qui code pour une enzyme clé catalysant la formation des GAs bioactives. En effet, une étude récente a indiqué la synergie ainsi que l'antagoniste entre l'AG et l'AJ dépend du processus dans lequel ces hormones sont impliquées et que l'effet interactif peut différer considérablement entre les différents organes végétaux ([Wasternack and Hause, 2013](#); [Song et al., 2014](#)).

Récemment, il a été démontré que l'application exogène d'AS a amélioré l'ajustement osmotique chez les plantes de tomate traitées par NaCl mais n'a pas augmenté la croissance des plantes ([Gharbi et al., 2016](#)). Alors que [Khalloufi et al. \(2017\)](#) ont rapporté que les plantes de tomate inoculées par l'AMF traitées avec l'AG₃ ont présenté les teneurs en AS les plus

élevées en conditions de salinité, mais aucune corrélation n'a été trouvée entre l'AS et les paramètres liés à la croissance. Nos résultats dans cette étude ont montré que le traitement par l'AG₃ chez les plantes de tomate cultivées en présence du sel, n'a pas eu d'effet significatif sur les teneurs en AS, à l'exception des AM-plantes ET-insensibles *Nr* (Figure I, J).

6. Conclusion

Cette étude montre que la pulvérisation avec l'AG₃ améliore la biomasse fraîche des tiges et donc la biomasse fraîche totale chez les trois génotypes évalués en conditions de salinité, alors que la colonisation par l'AMF n'a augmenté la croissance que chez le mutant ET-surproducteur *Epi*, ce qui indique que l'amélioration de la croissance observée était liée à l'effet interactif positif entre l'ET et l'AMF, et que l'équilibre ionique des AMF-plantes sous stress salin dépend de la signalisation d'ET en conditions de salinité. Nos résultats révèlent également que l'ET et l'AG agissent indépendamment l'un de l'autre pour l'amélioration de la croissance des plantes de tomate en conditions de salinité, mais il existe un effet interactif positif entre les deux hormones sur le niveau d'ACC, notamment chez le mutants *Epi* et aussi sur les teneurs en AJ. Cependant, l'ET semble interagir négativement avec l'AG sur les niveaux des CKs, mais il n'interagit pas avec l'AG sur les teneurs en ABA pour l'amélioration de la croissance en conditions de salinité. En ailleurs, il existe un effet interactif positif entre l'ET et l'AM sur les niveaux endogènes des GAs; les teneurs en AIA et en ABA pour l'amélioration de la croissance des plantes de tomate cultivées en présence du sel uniquement à une faible concentration d'éthylène. En conclusion, ce travail est une étape importante vers la compréhension du rôle de l'ET dans l'amélioration de la croissance des plants de tomate en conditions de salinité.

Les résultats de ce chapitre ont fait l'objet d'un article soumis :

1 **Role of ethylene in the interaction between foliar GA₃ application and** 2 **arbuscular mycorrhizal fungi inoculation in salinized tomato plants**

3 **Abstract**

4 Phytohormones play vital roles in controlling the interaction between plants and environment.
5 Levels of ethylene and its direct precursor ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid)
6 could be induced by salinity. To gain insights about the role of ethylene in the interaction
7 between foliar GA₃ (gibberellic acid) and arbuscular mycorrhizal fungi inoculation under
8 salinity conditions, three genotypes of tomato (*Solanum esculentum* Mill cv. Micro-Tom, MT)
9 and the tomato mutants *Never-ripe* (*Nr*) and *Epinastic* (*Epi*) were inoculated or not with the
10 arbuscular mycorrhizal fungi: (AMF) *Rhizophagus irregularis* and exposed to different
11 treatments during four weeks: 0 M GA₃ + 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M GA₃ + 0 mM NaCl, 0 M GA₃ +
12 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M GA₃ + 100 mM NaCl. Results revealed that spraying with GA₃
13 enhanced the shoot FW and thus total FW in the three genotypes (MT, *Nr* and *Epi*) evaluated,
14 while AMF colonization increased the shoot FW and thus total FW only in ET-overproducer
15 (*Epi*) mutant under salinity conditions. Foliar GA₃ application was found to increase the
16 endogenous concentration of GA₃, GA₁, and total GAs in the three genotypes (MT, *Nr* and
17 *Epi*), the JA concentration only in ET-sensitive *Epi* mutant, but decreased tZ as well total CKs
18 in the three genotypes evaluated except for ET-sensitive *Epi* AM-plants. While the AM
19 inoculation with AMF provoked an increase GA₃ and GAs only in MT and ET-sensitive *Epi*
20 plants. IAA and ACC concentrations were not affected with the application of GA₃ by
21 spraying in the three genotypes analyzed, while the AM inoculation provoked an additional
22 positive effect on ACC particularly in ET-sensitive *Epi* AM-plants grown under salinity
23 conditions.

24 **Keywords:** ethylene, gibberellic acid, arbuscular mycorrhizal fungi, salt stress, growth, plant
25 hormone.

26 **1. Introduction**

27 In order to survive under abiotic stress conditions such as salinity, plants activate their defense
28 mechanism. Phytohormone signaling is one such defense response that is activated in
29 response to stress. Whether there is increase or decrease in the level of these hormones, it is
30 an adaptive mechanism to tolerate stress (Iqbal et al., 2012). Ethylene increase under salinity,
31 whereas GA decreases, however the interaction between those hormones is rather complex, as
32 both negative and positive reciprocal effects depending on the developmental process and
33 environmental conditions (Weiss et al., 2007). It is known that ethylene affects a variety of
34 processes throughout the plant's lifetime including pollination, seed germination, abscission
35 and senescence, flowering, fruit ripening, root formation, gravitropism and stress responses
36 (Doubt et al., 2010; Khan et al., 2013; Wang et al., 2013; Upreti et al., 2016). Further, it has
37 been found that ethylene signaling is beneficial for salt stress tolerance (Xu et al., 2008). In
38 fact, studies based on gene mutation and transformation analysis elucidated that the whole
39 ethylene biosynthesis and signal transduction pathway are involved in plant response and
40 adaptation to salinity, suggesting that promotion of ethylene biosynthesis and signal
41 transduction could enhance plant tolerance to salinity, while inhibition of it leads to increased
42 plant sensitivity to salinity (Tao et al., 2015). In soybean, Ma et al. (2012) found using 2-DE
43 gel analysis that several components of ethylene biosynthesis in the salt-tolerant genotype Lee
44 68 were more abundant than that in the salt- sensitive genotype Jackson under salinity stress.
45 Morgan and Drew (1997) found that levels of ethylene and its direct precursor ACC could be
46 obviously induced by salinity and other abiotic stress in many plants species. Recently, Peng
47 et al. (2014) reported that the pretreatment with ACC enhanced the salinity-tolerance of
48 Arabidopsis seedlings. Ellouzi et al. (2014) compared two halophytes *Cakile maritima* and

49 *Thellungiella salsuginea* to the glycophyte *Arabidopsis thaliana*, and they found that both
50 halophytes species accumulated more ACC in both leaves and roots under high salinity.
51 Likewise, [Cao et al. \(2007\)](#) reported that the application of ethylene or ACC could improve
52 plant tolerance to high salinity. However, some other works showed that ACC may play a
53 negative role in regulation of tomato seedling growth under salinity. Two weeks after
54 imposing 100 mM NaCl, increased root, xylem sap, and leaf ACC concentration were
55 detected ([Albacete et al., 2008](#)), coinciding with foliar Na⁺ accumulation to 80 mM ([Ghanem
56 et al., 2008](#)). These changes were correlated temporally with the onset of oxidative stress
57 (malondialdehyde accumulation) and decreased photosynthetic efficiency, suggesting that
58 ethylene enhanced foliar senescence under salinity stress ([Ghanem et al., 2008](#)). A further
59 investigation is necessary to understand the actual roles of ethylene in plant response to
60 salinity.

61 Plants salt tolerance is dependent upon their ability to maintain ion homeostasis that is
62 maintaining low Na⁺ and high K⁺ and K⁺ /Na⁺ concentration ([Jeschke et al., 1984](#); [Inan et al.,
63 2004](#)). Ethylene as stress hormone is involved in ion homeostasis under salinity stress by
64 regulating the H⁺-ATPase gene expression ([Waters et al., 2007](#); [Wang et al., 2009](#); [Lockhart
65 et al., 2013](#); [Amjad et al., 2014](#)), thus enhanced ethylene concentration is important in
66 determining plant salt tolerance ([Cao et al., 2006, 2007](#)). Accordingly, [Alvarez et al. \(2003\)](#)
67 showed a significant increase in ethylene production in salt-adapted calli compared to salt-
68 sensitive calli. [Yang et al. \(2013\)](#) illustrated a key role for ethylene in salt tolerance by
69 relating its ability to retain K⁺ rather than decreasing Na⁺ in roots and shoots of *Arabidopsis*.
70 [Zhu et al. \(2005\)](#) reported that *Arabidopsis thaliana* plants transformed with an ethylene-
71 responsive factor (ERF) like regulation factor *hos10-1* gene accumulated more Na⁺ than wild
72 plants but had lower sensitivity to NaCl, implying that salt sensitivity was not directly
73 associated with the change in Na⁺ accumulation. Likewise, [Jiang et al. \(2013\)](#) reported that

74 ethylene overproducing (eto1) mutant under salinity exhibits reduced root Na⁺ influx and low
75 root stelar and xylem-sap Na⁺ concentrations, leading to restricted root-to-shoot delivery of
76 Na⁺, along with high xylem-sap K⁺ concentrations in Arabidopsis plants.

77 Importantly, ethylene interacts with other hormones to regulate various processes in the
78 plants. [Iqbal et al. \(2017\)](#) studied the ethylene's role in the development and senescence
79 processes in leaves, flowers and fruits, paying special attention to the complex networks of
80 ethylene crosstalk with auxin, cytokinins, gibberellins and abscisic acid. In turn, under salinity
81 conditions, ethylene was found to directly regulating salinity-related effectors, and
82 coordinates also with other phytohormones and stress signaling molecules to modulate plant
83 response to salinity and normal growth ([Tao et al., 2015](#)). Recently, with increasing evidence
84 of cross-talk between phytohormones, ethylene and gibberellins are associated with almost all
85 other hormones and affects cellular processes negatively or positively ([Morant et al., 2010](#);
86 [Iqbal et al., 2012](#)). Early studies have suggested that ethylene may increase the level of GAs
87 during internode elongation of deepwater rice upon submergence ([Hoffmann-Benning and](#)
88 [Kende, 1992](#)). While the negative interaction between the both hormones was shown on
89 growth by ([Achard et al., 2003](#)), those authors reported that at least part of the inhibitory
90 effect of ethylene on growth and its interaction with GA in this regard are mediated by
91 DELLA proteins. In turn, a synergetic promotive effect of GA and ethylene was shown in
92 light-grown Arabidopsis seedlings by ([Saibo et al., 2003](#)). [De Grauwe et al. 2008](#) reported that
93 a functional GA response pathway is required for the increased ethylene biosynthesis eto2-1
94 (ethylene overproducing mutant) since gai eto2-1 (gibberellins insensitive, ethylene
95 overproducing double mutant) does not overproduce ethylene, showing dependence of
96 ethylene on GA. Also, [Achard et al. \(2007\)](#) showed that ethylene delayed the transition to
97 flowering in *Arabidopsis* plants under short days and this effect was suppressed by GA
98 treatment. Recently, [Khalloufi et al. \(2017\)](#) found that GA₃ application as well as AMF

99 colonization but, notably, the interaction between AMF and GAs significantly increased ACC
100 concentration in salinized tomato plants. Besides, ethylene also interacts with auxin
101 extensively on regulation of plant growth and development (reviewed in [Vandenbussche et](#)
102 [al., 2012](#)). Also, it has been suggested that ethylene signaling could modulate auxin synthesis
103 and/or transport to trigger the pathway responsible for the penetration of tomato roots in soil
104 ([Santisree et al., 2012](#)). On the other hand, ethylene has been shown to downregulate auxin
105 transport in root tips of maize (*Zea mays*) and in epicotyls of pea (*Pisum sativum*) ([Suttle](#)
106 [1988](#); [Lee et al. 1990](#)), while playing an opposite role in Arabidopsis.
107 [Kamil et al. \(2007\)](#) suggested that ethylene achieves a local activation of the auxin signaling
108 pathway and regulates root growth by both stimulating the auxin biosynthesis and by
109 modulating the auxin transport machinery. Recently, [Hu et al. \(2017\)](#) reported that the auxin
110 gradient, established by local auxin biosynthesis and transport, can be controlled by ethylene,
111 and steers seedling growth in Arabidopsis. They suggested that the increased ethylene
112 biosynthesis caused by high auxin levels support a bi-directional control mechanism for
113 ethylene-auxin interactions. Besides, several auxin-related small proteins (SAURs and
114 ARGOS (auxin regulated gene involved in organ size)) from Arabidopsis were found to act as
115 brakes of ethylene signaling and as accelerators of cell proliferation and/or cell expansion to
116 coordinate seedling growth and ethylene response ([Li et al., 2015](#); [Rai et al., 2015](#)). Another
117 interaction between the ethylene precursor ACC with other hormones like CKs and ABA also
118 seems involved in salt tolerance response in tomato ([Albacete et al., 2009](#)). [Yin et al. \(2015\)](#)
119 suggested that ethylene and ABA seem to act synergistically or antagonistically to control
120 plant growth and development. Indeed, the relationship between ethylene and ABA in salinity
121 response is not as clear as in seed germination. Nevertheless, from ABA-associated
122 expression pattern and mutant phenotypes of ethylene-related factors, [Tao et al. \(2015\)](#)
123 proposed that the whole ethylene biosynthesis and signal transduction pathway interacted with

124 ABA in regulating salinity response. It was also found that ethylene in combination with other
125 phytohormones such as JA and SA often acts cooperatively (Kazan et al., 2015). In
126 Arabidopsis, ERF1 played positive roles in plant tolerance to salinity, drought and heat stress
127 by regulation of stress-related genes, which integrated the ethylene, JA and ABA signals
128 (Cheng et al., 2013).

129 In addition, the involvement of plant hormones in the AM-plant symbiosis is based on
130 the alteration of plant hormones during the establishment of symbiosis as well as on the
131 exogenous application of plant hormones (Hause et al., 2007). In this context, it has been
132 documented that GAs and ethylene affects the developmental processes in arbuscular
133 mycorrhiza (Penmetsa et al., 2007, Floss et al., 2013, Foo et al., 2013). Previous study used
134 the ethylene-overproducing mutant *epinastic* and the ethylene-insensitive mutant *Never ripe*
135 in tomato to build on early results suggesting that ethylene is inhibitory to AM colonization
136 (Geil et al., 2001; Torres de Los Santos et al., 2011). Moreover, the effect of fungal
137 colonization on the level of various plant hormones such as cytokinins, ABA, JA, SA and the
138 ethylene precursor 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) has been examined in
139 some detail with (Martinez-Medina et al., 2010, 2011). In this regard, less well understood
140 about the interaction of both plant hormones ethylene and gibberellin in mycorrhizal
141 development under control conditions as well as under salinity conditions.

142 Ethylene mutants have been powerful tools in genetic and biochemical research to elucidate
143 ethylene modulation during stress. In this study, three genotypes of tomato (*Solanum*
144 *esculentum* Mill cv. Micro-Tom, MT) and the tomato mutant *Never-ripe* (*Nr*) which is
145 blocked in ethylene perception (Lanahan et al., 1994) and *Epinastic* (*Epi*) mutant that
146 overproduce ethylene do not necessarily show premature leaf senescence (Wang et al., 2005)
147 were used to elucidate the role of ethylene in the interaction between foliar GA₃ and AMF
148 inoculation in salinized tomato. Such studies are crucial, not only to the development of an

149 integrated understanding of the mechanism of cross-talk between gibberellin-ethylene and
150 other hormones in the presence of salt stress and/or mycorrhiza, but also for the development
151 of rational strategies for improving salt tolerance using both exogenous plants growth and
152 beneficial microorganisms.

153 **2. Material and Methods**

154 **2.1. Plant material and growth conditions**

155 Seeds of three genotypes of tomato (*Solanum esculentum* Mill cv. Micro-Tom, MT) and the
156 tomato mutants *Never-ripe* (*Nr*) with low ethylene sensitivity and *Epinastic* (*Epi*) ethylene
157 overproducer (provided kindly by Prof. Lázaro Pereira-Peres from the University of Sao
158 Paulo), were sterilized by immersion in 5% sodium hypochlorite. Three weeks after sowing
159 (at the stage of three true-leaves) plants were transferred to 1 L plastic pots filled with
160 autoclaved vermiculite. Half of the plants were inoculated with 5 g of *Rhizophagus irregularis*
161 per plant. The fungus was obtained from the collection of the experimental field station of
162 Zaidín, Granada (EEZ 6). The AM fungal inoculum consisted of a mixture of rhizospheric
163 soil from pot cultures (*Sorghum* sp.) containing spores, hyphae and mycorrhizal root
164 fragments, with a potential infectivity of ~35 infective propagules per gram inoculum (Kohler
165 et al., 2008). The inoculum was placed adjacent to the root of the seedling. The same amount
166 of the autoclaved inoculum was added to the non-inoculated (NAM) plants, and supplemented
167 with a filtrate of the culture to provide the microbial populations accompanying the
168 mycorrhizal fungi.

169 Plants were irrigated regularly with half-strength Hoagland nutrient solution
170 (Hoagland and Arnon, 1950), and grown in a growth chamber under 16 h daylight periods.
171 The air temperature ranged from 25 to 28 C° during the day. Relative humidity was
172 maintained at 70 ± 5% during the night and at 50 ± 5% during the day. Light intensity at the
173 top of the canopy was approximately 245 μmoles m⁻² s⁻¹. After two weeks, the seedlings of

174 the three genotypes of tomato inoculated or not with *Rhizophagus irregularis* were exposed to
175 different treatments with gibberellic acid (GA₃) and/or salt as follows: 0 M GA₃ + 0 mM
176 NaCl, 10⁻⁶ M GA₃ + 0 mM NaCl, 0 M GA₃ + 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M GA₃ + 100 mM NaCl
177 during thirty days after starting treatment. The GA₃ was applied by spraying the shoot every
178 two days while the control plants were sprayed with an equal amount of distilled water. The
179 NaCl was added to the nutrient solution and periodically leached and replaced with fresh
180 solution to avoid any concentration effect. The experiment lasted 30 days and six plants per
181 treatment were evaluated in each genotype.

182 **2.2. Plant growth parameters and leaf area**

183 Plant growth parameters were recorded and samples harvested at the end of the experiment.
184 Leaf area was analyzed with a leaf area meter LI-3100C (Li-Cor, Lincoln, NB, USA).

185 **2.3. Determination of mycorrhizal colonization**

186 AM fungal colonization was determined 6 weeks after inoculation with *Rhizophagus*
187 *irregularis*. Root segments from three randomly selected plants per treatment were sampled at
188 harvest to determine the colonization percentage. Root were cleared with 10% KOH and
189 stained with 0.05% trypan blue in lactophenol as described by (Phillips and Hayman, 1970).
190 The percentage of root length colonised by AM fungi was calculated by the gridline intersect
191 method (Giovannetti and Mosse, 1980). Positive counts for AM colonisation included the
192 presence of vesicles or arbuscules or typical mycelium within the roots.

193 **2.4. Cation concentration analysis**

194 Mature leaves were dried at 65°C for 48h, milled to powder and digested with a HNO₃:HClO₄
195 solution. Digested leaf samples were analysed by using inductively coupled plasma optical
196 emission spectrometry (ICP-OES, Thermo ICAP 6000 SERIES, ThermoFisher Scientific).

197 **2.4. Hormone analysis**

198 Cytokinins (*trans*-zeatin, *tZ*, zeatin riboside, ZR and isopentenyl adenine, iP), gibberellins
199 (GA₁, GA₄ and GA₃), indole-3-acetic acid (IAA), abscisic acid (ABA), salicylic acid (SA),
200 jasmonic acid (JA) and the ethylene precursor 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC)
201 were analysed in mature leaves according to [Albacete et al. \(2008\)](#) with some modifications.
202 Ten µl of extracted sample were injected in a U-HPLC-MS system consisting of an Accela
203 Series U-HPLC (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, USA) coupled to an Exactive mass
204 spectrometer (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, USA) using a heated electrospray
205 ionization (HESI) interface. Mass spectra were obtained using the Xcalibur software version
206 2.2 (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, USA). For quantification of the plant hormones,
207 calibration curves were constructed for each analysed component (1, 10, 50, and 100 µg l⁻¹)
208 and corrected for 10 µg l⁻¹ deuterated internal standards. Recovery percentages ranged
209 between 92 and 95%.

210 **2.5. Statistics**

211 Analysis of variance and correlation analysis were performed using SPSS for Windows
212 (version 20.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA). Means of different treatments were compared
213 using the Student-Newman-Keuls or the Tukey test at the 0.05 of confidence level.

214 **3. Results**

215 **3.1. Mycorrhizal colonization**

216 *Rhizophagus irregularis* successfully colonized roots in the three tomato genotypes evaluated
217 under control conditions, whereas AM fungal colonization was not detected in NAM plants
218 (Table 1). The application of 100 mM NaCl to the root medium decreased the percentage of
219 root colonization by 60% in the *Nr* and *Epi* mutants compared to control conditions, but no
220 effect of salt on AM root colonization was observed in the MT plants (Table 1). Importantly,
221 AM root colonization significantly decreased in GA₃ treated MT and *Epi* plants under both
222 control and salinity conditions. In contrast, GA₃ treatment increased AM colonization in the
223 ET-insensitive *Nr* mutant, especially under salinity conditions (Table 1).

224 3.2. Plant growth parameters

225 Under control conditions, shoot FW increased significantly (30%) by foliar GA₃ application
226 in the three genotypes, MT, *Nr* and *Epi*, analyzed, while AMF inoculation provoked an
227 additional increase in shoot FW only in the *Epi* mutant (2-fold increase compared to non-
228 treated plants, Figure 1A, B). Although salinity significantly reduced shoot FW, the
229 application of GA₃ recovered growth in the three genotypes evaluated, whereas AMF
230 colonization only had a positive effect in *Epi* plants (Figure 1A, B). Root FW was
231 significantly increased by the exogenous GA₃ application or by the inoculation with AM in
232 the three genotypes tested under both control and salinity conditions (Figure 1C, D). Total
233 FW showed similar trend to that of shoot FW (Figure 1E, F). Spraying with GA₃ was found to
234 enhance total FW in the three genotypes evaluated, but AMF colonization only increased total
235 FW in interaction with GA₃ application in the ET-overproducer *Epi* mutant (Figure 1E, F).

236 Interestingly, the application of GA₃ increased significantly the leaf area in the MT and
237 the *Epi* mutant under control conditions, while the inoculation with AM increased leaf area in
238 the same genotypes, especially in the *Epi* mutant treated with GA₃ (Figure 2A, B). Salinity
239 caused a reduction in the leaf area of the three genotypes analyzed, although the low ET-

240 sensitive (*Nr*) mutant was not significantly affected in the NAM plants. Importantly, as under
241 control conditions, foliar GA₃ application or AM inoculation increased leaf area especially in
242 *Epi* plants (Figure 2A, B).

243 3.3. Cation accumulation

244 Under control conditions, the exogenous GA₃ application or the inoculation with AM
245 increased K concentration in MT and ET-overproducer *Epi* plants, but decreased it in ET-
246 insensitive *Nr* mutant (Table 2). K/Na was also increased only in MT plants treated with GA₃
247 or inoculated with AM. Further, Ca and Fe concentrations were increased by AM inoculation
248 in ET-insensitive *Nr* plants, but they showed a decrease in ET-overproducer *Epi* plants. P and
249 Mg decreased also by foliar GA₃ application or by the AM inoculation as compared to non
250 treated plants. Importantly, spraying with GA₃ was found to increase Na concentration in ET-
251 sensitive *Nr* mutant and ET-overproducer *Epi* mutant, while AM inoculation provoked an
252 additional increase in Na concentration in both mutants (*Nr* and *Epi*).

253 Although salinity decreased leaf K concentration in the three genotypes analysed,
254 foliar GA₃ application or AM inoculation provoked an increase in K content in MT and *Epi*
255 plants, while in *Nr* plants K concentration increased with exogenous GA₃ application but
256 decreased with AM inoculation as compared to non-treated plants (Table 2). Interestingly,
257 K/Na increased with foliar GA₃ application or by AM inoculation in MT plants under salinity
258 conditions. Spraying with GA₃ was found to decrease Mg as well Fe concentrations, while
259 AM inoculation provoked an additional decrease of those cations in MT plants. Importantly,
260 Na concentration increased significantly by foliar GA₃ application in the three genotypes
261 analysed, while the AM inoculation decreased leaf Na concentration in MT and ET-
262 insensitive *Nr* mutant, but increased it in *Epi* plants (Table 2).

263

264 **3.4. Hormonal profiling**

265 *Gibberelins*

266 The endogenous concentration of GA₃, but also GA₁ and total GAs (calculated as
267 GA₁+GA₃+GA₄) increased with the foliar GA₃ application in the three genotypes under both
268 control and salinity conditions as compared to non-treated plants (Figure 3A, B, G and H).
269 Additionally, under control conditions, the inoculation with AMF decreased GA₃ as well as
270 total GA concentration in MT and Nr plants but increased it in ET-overproducer *Epi* mutant.
271 However, under salinity conditions, AM inoculation increased GA₃ as well as total GA
272 content in the MT and *Epi* plants (Figure 3A, B, G and H). Likewise, under control
273 conditions, AM inoculation decreased GA₁ concentration in the *Nr* mutant but increased its
274 concentration in the *Epi* mutant, while under salinity conditions, AM inoculation increased
275 GA₁ in MT and in *Nr* plants but decreased GA₁ in *Epi* mutant (Figure 3C, D). Furthermore,
276 under control conditions, GA₄ concentration decreased with exogenous GA₃ application in
277 MT plants non-inoculated with AM, but increased in the *Nr* NAM-plants. Importantly, the
278 inoculation with AM had a negative effect on GA₄ concentration in the low ET-insensitive *Nr*
279 mutant under control and salinity conditions, but increased GA₄ concentration in MT plants
280 under salinity conditions (Figure 3E, F).

281 *Cytokinins*

282 Under control conditions, tZ as well as CKs (calculated as tZ+iP) were significantly increased
283 by foliar GA₃ application in the *Nr* and *Epi* NAM-plants (Figure 4A, C). The inoculation with
284 AMF increased tZ and total CK content in MT and ET-overproducer *Epi* mutant, while the
285 GA₃ application had an additional positive effect in this two genotypes, specially in the MT
286 plants (3-fold higher than non-treated plants). In contrast, both AMF inoculation and GA₃
287 application decreased the tZ and total CK concentrations in ET-insensitive *Nr* mutant.

288 Surprisingly, salinity provoked an increase tZ and total CKs in the three genotypes analyzed in
289 both NAM and AM plants, except for the *Nr* AMF-inoculated plants, while GA₃ application
290 decreased tZ and total CK concentration, except for the *Nr* mutant inoculated with AMF
291 (Figure 4A, B, E and F). The other active CK, iP, increased dramatically with salinity in the
292 MT plants (Figure 4C, D).

293 *1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid*

294 Although it was expected that, under control conditions, the concentration of the ET
295 precursor, ACC, increased in the ET-overproducer *Epi* mutant, it was rather found that ACC
296 decreased in this mutant with respect to the MT plants independently of AMF colonization
297 (Figure 5A, B). Interestingly, ACC was dramatically decreased by AM colonization in the *Nr*
298 mutant. Additionally, GA₃ application increased ACC concentration in the three genotypes
299 evaluated under control conditions. Salinity stress increased ACC concentration, while GA₃
300 application decreased ACC in the MT and *Nr* mutant. Importantly, *Epi* plants inoculated with
301 AMF and treated with GA₃ showed the highest ACC concentration (4-fold respect to non-
302 treated MT plants under control conditions) (Figure 5 A, B).

303 *Indoleacetic acid*

304 Under control conditions, the application of GA₃ increased IAA concentration in the *Nr*
305 and *Epi* mutants (Figure 5C, D). AMF inoculation only affected IAA in the *Nr* mutant
306 plants growing under salinity conditions, where IAA concentration increased significantly
307 with respect to the non-inoculated plants.

308 *Abscisic acid*

309 Under optimal growing conditions, ABA concentration was significantly increased by the
310 exogenous GA₃ application in three genotypes studied, whereas the colonization of the root

311 system with AMF had an additional positive effect especially in MT and in ET-insensitive *Nr*
312 mutant (Figure 5E, F). Salinity increased ABA concentration in the three genotypes, and
313 foliar GA₃ application provoked an additional increase in ABA concentration. However, AMF
314 effect on ABA was only significant for the *Nr* mutant which, in fact, showed the highest ABA
315 concentrations (Figure 5F).

316 *Jasmonic acid*

317 Under control conditions, exogenous GA₃ application increased JA concentration in the three
318 genotypes evaluated. AM inoculation provoked an additional increase particularly in MT but
319 a decrease in ET-overproducer *Epi* plants (Figure 5G, H). Salinity provoked a general
320 decrease in JA concentration, while foliar GA₃ application increased JA concentration in
321 NAM plants, specially in the *Epi* mutant.

322 *Salicylic acid*

323 Under control conditions, the application of GA₃ by spraying increased SA concentration in
324 the three genotypes, while the colonization of the roots with AM increased the concentration
325 of this hormone in MT plants and in the low ET-insensitive *Nr* mutant but decreased SA
326 concentration in the ET-overproducer *Epi* mutant (Figure 5I, J). Furthermore, GA₃ treatment
327 in salinized plants did not had a significant effect on SA concentration, except for ET-
328 insensitive *Nr* AM-plants.

329 **3.5. Principal component analysis**

330 In order to emphasize variation and bring out patterns within this complex dataset, we
331 perform a PCA for each genotype evaluated, MT, *Nr* and *Epi*, with all the variables
332 determined in this study. The prevailing patterns of the physiological variables covariation are
333 shown in the Figure 6, where Eigen vectors represent the strength (given by the length of the

334 vector) and direction of the trait relative to the first two principal components (PCs).
335 Importantly, those PCs accounted for 100% of the total variance in the three genotypes and
336 the pattern of variable distribution in the PCA was different in the three genotypes. In the MT
337 plants, ACC was associated to the growth parameters shoot FW and total FW within the PC2,
338 while CKs, IAA and SA were associated to leaf area in the PC1 (Figure 6A). However, in the
339 *Nr* mutant, the productivity parameters shoot FW, total FW and leaf area were significantly
340 explained by the main PC1, and associated to ACC, GAs and JA (Figure 6B). Interestingly,
341 most ionic traits and ABA of the *Nr* mutant were negatively associated to the productivity
342 parameters. In the ET-overproducer *Epi* mutant, shoot FW and total FW were orthogonal to
343 the leaf area and explained by the PC1 and PC2, respectively. CKs, SA and JA were
344 positively associated to leaf area in the PC1, while ionic parameters K and K/Na, and the
345 hormone parameters ACC and GAs were negatively associated the shoot FW and total FW in
346 the PC2 (Figure 6C).

347 **4. Discussion**

348 The involvement of plant hormones in the AM-plant symbiosis under control conditions
349 stress has been stated by analysis of the endogenous levels of plant hormones and/or
350 exogenous application (Bothe et al., 1994; Hause et al., 2007). We have previously
351 demonstrated that the interaction between AMF inoculation and GA₃ application improved
352 growth in salinized tomato plants, by modifying the hormonal balance (Khalloufi et al., 2017).
353 Although ET was not considered the primary factor controlling growth, these authors found
354 that the AMF-GA interplay increased the ET precursor ACC under salinity conditions,
355 suggesting that ET could interact with GAs to control AMF colonization under stress. In fact,
356 the ET is a stress hormone that has been negatively correlated to mycorrhiza colonization
357 (Kloppholz et al., 2011; Foo et al., 2013) and salinity tolerance (Barnawal et al., 2014). In the
358 present study, we have found that the application of 100 mM NaCl to the root medium

359 decreased the percentage of root colonization in the ET *Nr* and *Epi* mutants compared to
360 control conditions, but no effect of salt on AM root colonization was observed in the MT
361 plants (Table 1). This indicates that ET imbalances in tomato have significant effects on AM
362 colonization, as previously suggested by Zsögön et al. (2008): In *Epi* and *Nr* tomato mutants
363 inoculated with *Glomus clarum*, these authors found that ET plays an important role in
364 controlling intraradical arbuscular mycorrhizal fungal growth (Zsögön et al., 2008). Therefore,
365 the reduction of AM colonization observed in different ET contexts (low sensitivity and high
366 production) is consistent with other early reports demonstrating that although ET is highly
367 inhibitory for colonization (Geil et al., 2001), but, at low concentrations, it may also reduce
368 the fungal growth (Ishii et al., 1996). Furthermore, Torres de los Santos et al. (2011) found
369 that the *RIN* mutant, with a deletion in *MADS-ripening inhibitor* which fails to trigger
370 climateric respiration and ripening-related ET biosynthesis, increased AMF colonization,
371 while decreased in the ET insensitive *Nr* mutant. Importantly, AM root colonization
372 significantly decreased in GA₃-treated MT and *Epi* plants under both control and salinity
373 conditions. In contrast, GA₃ application increased AM colonization in the ET-insensitive *Nr*
374 mutant, especially under salinity conditions (Table 1). This suggests that there is a negative
375 crosstalk effect between ET and GAs on AM colonization under salinity conditions.

376 We have found that spraying with GA₃ enhanced the shoot FW and thus total FW in
377 the three genotypes evaluated under salinity conditions, while AMF colonization increased
378 shoot FW and thus total FW only in ET-overproducer *Epi* mutant (Figure 1). Khalloufi et al.
379 (2017) suggested that ET is not a primary factor controlling growth under salinity conditions
380 in salinized AMF tomato plants treated with GA₃ subjected to salinity but other previous
381 studies encountered that exogenous application of ethylene or ACC could improve growth
382 and plant tolerance to high salinity (Cao et al., 2007). Nevertheless, our data indicated that ET

383 does not interact with GAs in growth improvement under salinity, but seems to have a
384 positive crosstalk effect with AMF to recovered growth in salinized tomato plants.

385 ET, has been involved in ion homoeostasis under salinity stress by regulating the H⁺-ATPase
386 gene expression (Lockhart et al., 2013; Amjad et al., 2014), which catalyzes the only pump
387 that generates a proton gradient and removes Na from the cell, thus enhanced ET
388 concentration is important in determining salt tolerance (Cao et al., 2006, 2007). We have
389 found that GA₃ application increased K and Na concentrations in the three genotypes
390 evaluated under salinity stress, while AM inoculation decreased K in the ET-insensitive *Nr*
391 mutant and increased Na in the ET-overproducer *Epi* mutant, and both ions were inversely
392 associated to the productivity parameters in the PCA (Table 2, Figure 6). This suggests that
393 GAs does not interact with ET for ion homeostasis under salinity but ET signaling is
394 important for the ionic balance in AMF plants under salinity. Jiang et al. (2013) and Yang et
395 al. (2013) illustrated a key role for ET in salt tolerance by relating its ability to retain K rather
396 than decreasing Na in roots and shoots of *Arabidopsis thaliana*. Although this founding
397 observed, the crosstalk effect of ethylene on K in AM-plants require further investigation.

398 In addition, Besmer and Koide, (1999) showed that mycorrhizal colonization can
399 decrease ethylene concentration in flowers in two hybrid snapdragons differing in sensitivity
400 to ethylene. snapdragons (*Antirrhinum majus* L.), which might explain the increased vase-life
401 of cut flowers. In the present study, we found that salinity stress increased ACC
402 concentration, while GA₃ application decreased ACC in the MT and *Nr* mutant. In this regard,
403 some previous reports have shown that ACC concentration increased with the inoculation
404 with AMF, or with the exogenous GA₃ application but notably by their interplay in salinized
405 tomato plants under salinity conditions (Khalloufi et al., 2017). Importantly, the combination
406 between AMF inoculation and GA₃ application increased the ACC concentration notably in
407 *Epi* plants inoculated with AMF and treated with GA₃ which showed the highest ACC

408 concentration (Figure 5 A, B). Cruz et al, 2000 showed that both ACC and ethylene levels
409 were lower in AM than in non-AM roots of papaya plants under water stress, suggesting that
410 AM colonization may act as an inhibitor of ethylene biosynthesis by influencing ACC
411 conversion to ethylene. Also we found in the MT plants that ACC was associated to the
412 growth parameters within the PC2 (Figure 6A), however, in the *Nr* mutant, both productivity
413 parameters total FW (TFW) and leaf area (LA) were significantly explained by the main PC1,
414 and associated to ACC, GAs and JA (Figure 6B). Taken together, the crosstalk positive effect
415 between ET and GAs on the ACC level was found at the high production of ethylene (*Epi*
416 mutant), which in fact present the highest shoot FW and thus total FW under salinity
417 conditions (Figure 1). This suggests that the improvement of growth of tomato plants require
418 a positive crosstalk effect between GAs and ET under salinity conditions.

419 Exogenous application of ET and GA has been related to salt tolerance in plants, but
420 whether they act independently or are dependent on each other is matter of debate (Iqbal et
421 al., 2012). In fact, a negative interaction between both hormones on growth in Arabidopsis
422 plants was shown (Achard et al., 2003), and at least part of the inhibitory effect of ET on
423 growth and its interaction with GAs was demonstrated to be mediated by DELLA proteins.
424 However, De Grauwe et al. (2008) reported that a functional GA response pathway is required
425 for the increased ET biosynthesis, since the double mutant *eto2-1/gai* (ET-overproducing/GA-
426 insensitive) in Arabidopsis did not overproduce ET, showing dependence of ET on GAs. In
427 the present study, the endogenous concentration of GA₃, but also GA₁ and total GAs
428 increased with the foliar GA₃ application in the three genotypes evaluated under salinity
429 conditions while AM inoculation increased GA₃ as well as total GA content in the MT and
430 *Epi* plants (Figure 3), suggesting a positive interaction between ET content and AMF on the
431 endogenous levels of GAs in tomato plants grown under salinity conditions.

432 Another interaction between the ET precursor ACC with other hormones like CKs and
433 ABA also seems involved in salt tolerance response in tomato (Albacete et al., 2009). In the
434 present study, salinity provoked an increase in tZ and total CKs in the three genotypes
435 analyzed in both NAM and AM plants, except for the *Nr* AMF-inoculated plants, while GA₃
436 application decreased tZ and total CKs concentrations, except for the *Nr* mutant inoculated
437 with AMF (Figure 4A, B, E and F). Recently, Khalloufi et al. (2017) have shown that
438 inoculation with AMF or the exogenous GA₃ application increased the concentration of tZ
439 and total CKs concentration in tomato plants, suggesting that GAs could interact with CKs to
440 recover growth under salinity conditions, and AMF inoculation has an additional positive
441 effect on growth. This suggests that there is a crosstalk negative effect between ET and GAs
442 on the CKs levels in the growth improvement in salinized tomato plants, since the CKs was
443 inversely associated to leaf area (LA) in the PC1, PC3 (Figure 6A).

444 Ethylene and auxin synergistically regulate plant growth and developmental processes
445 (Wang et al., 2013). Indeed, Kamil et al. (2007) reported that one ethylene-auxin interaction
446 mode occurs at the hormone biosynthesis level: auxin induces ethylene biosynthesis by
447 upregulation of ACC synthase, the key enzyme in ethylene production (Abel et al., 1995). By
448 contrast, ethylene might influence auxin levels because ethylene has been shown to regulate
449 the expression of two *WEAK ETHYLENE INSENSITIVE* (*WEI2* and *WEI7*) genes that encode
450 subunits of anthranilate synthase, a rate-limiting enzyme in Trp biosynthesis (Stepanova et al.,
451 2005), from which pathway auxin is at least partially derived (Woodward and Bartel, 2005).
452 In the present study, the application of GA₃ increased IAA concentration in the *Nr* and *Epi*
453 mutants under control conditions (Figure 5C, D). In this regard, Khalloufi et al. (2017)
454 reported that GA₃ application with spraying increased the IAA concentration in tomato plants
455 under control and salinity conditions. We have found also that AMF inoculation increased
456 IAA concentration only in the *Nr* mutant plants growing under salinity conditions. This data

457 indicated that ET seems to have a positive crosstalk effect with AMF on IAA content to
458 recovered growth in salinized tomato plants only at the low concentration of ethylene.

459 Recent studies have indicated that ABA mediates root growth by promoting ethylene
460 biosynthesis in *Arabidopsis* (Luo et al., 2014), while early studies reported that endogenous
461 ABA limits ethylene production (Tal, 1979; Rakitina et al., 1994; LeNoble et al., 2004) and
462 ethylene can inhibit ABA biosynthesis (Hoffmann-Benning and Kende, 1992). In our study
463 salinity increased leaf ABA concentration in the three genotypes analysed, while foliar GA₃
464 application provoked an additional increase in ABA concentration. In this regard, Yin et al.
465 (2015) reported that ethylene and ABA seem to act synergistically or antagonistically to
466 control plant growth and development. In *Arabidopsis thaliana*, the *etr1-1* and *ein2* roots are
467 resistant to both ethylene and ABA, whereas the roots of the ABA resistant mutant *abi1-1* and
468 the ABA-deficient mutant *aba2* have normal ethylene responses. They suggested that the
469 ABA inhibition of root growth requires a functional ethylene signaling pathway but that the
470 ethylene inhibition of root growth is ABA independent (Beaudoin et al., 2000; Ghassemian et
471 al., 2000; Cheng et al., 2009). The results of the present data suggest that GAs does not
472 interact with ET on ABA concentration under salinity but ABA level is important for the
473 improvement of growth of salinized tomato plants. The AMF effect on ABA was only
474 significant for the *Nr* mutant which, in fact, showed the highest ABA concentrations (Figure
475 5F). We found also that most ionic traits and ABA of the *Nr* mutant were negatively
476 associated to the productivity parameters. This suggests that there is a crosstalk positive effect
477 between ET and AM on ABA content under salinity conditions at the low concentration of
478 ethylene. Khalloufi et al. (2017) found that ABA concentration increased under salinity
479 conditions, particularly in the plants inoculated with AMF and treated with GA₃, which
480 significantly recovered growth respect to the non-treated plants, they suggested that GA

481 application could act by modifying leaf ABA levels in AMF plants, leading to improved
482 growth tomato under stress conditions.

483 Ethylene in combination with other phytohormones such as JA and SA often acts
484 cooperatively. These are considered the main players involved in regulating plant defense
485 against pests and pathogens (Kazan et al., 2015). In our study, salinity provoked a general
486 decrease in JA concentration, while foliar GA₃ application increased leaf JA concentration in
487 NAM plants, specially in the *Epi* mutant. This suggests that there is a crosstalk positive effect
488 between ET and GAs on JA concentration under salinity conditions, since the productivity
489 parameters leaf area (LA) and total FW in the ET-overproducer *Epi* mutant were orthogonal
490 and explained by the PC1 and PC2, respectively. Recently, Khalloufi et al. (2017) showed
491 that JA was found to be correlated with the growth parameters in the tomato plants treated
492 with GA₃, suggesting that GA interacts with JA in the control of plant growth under salinity
493 conditions. According also to Heinrich et al. (2013) increased levels of JA repress the
494 biosynthesis of GA by inhibiting the transcription of several GA biosynthetic genes, including
495 *GA20ox*, which encodes a key enzyme catalyzing the formation of bioactive GAs. Indeed, a
496 recent report indicated the synergistic as well the antagonistic cross-talks between GA and JA
497 depending of the process in which these hormones are involved, and that cross-talks can differ
498 dramatically between different plants organs (Wasternack and Hause, 2013; Song et al.,
499 2014).

500 Recently, it has been demonstrated that exogenous SA application improved osmotic
501 adjustment in salinized tomato plants but did not increase plant growth (Gharbi et al., 2016).
502 While Khalloufi et al. 2017, reported that AMF inoculated tomato plants treated with GA₃
503 showed the highest SA concentrations under salinity conditions, but no correlation was found
504 between SA and the growth-related parameters. Our results showed that GA₃ treatment in

505 salinized tomato plants did not had a significant effect on SA concentration, except for ET-
506 insensitive *Nr* AM-plants (Figure I, J).

507 **5. Conclusions**

508 This study shows that spraying with GA₃ enhanced the shoot FW and thus total FW in
509 the three genotypes evaluated under salinity conditions, while AMF colonization increased
510 growth only in ET-overproducer *Epi* mutant, indicating that the growth improvement
511 observed was related to the positive crosstalk effect between ET and AMF, and that ionic
512 balance of salinized AMF-plants depend on the ET signaling under salinity conditions. Our
513 data revealed also that ET and GA act independently on each other for the improvement of
514 growth of tomato plants under salinity conditions, but there are a crosstalk positive effect
515 between both hormones on the ACC level notably in *Epi* mutant and on JA concentration.
516 However, ET seems interact negatively with GA on CKs levels does not interact with GAs on
517 ABA concentration in the growth improvement under salinity. Furthermore, there is a
518 crosstalk positive effect between ET content and AM on the endogenous levels of GAs; and
519 IAA and ABA concentrations to recovered growth in salinized tomato plants only at the low
520 concentration of ethylene. Hence this work is an important step towards to understand the role
521 of ET in improvement of growth of tomato plants under salinity conditions.

522 **Acknowledgements**

523 We thank Mrs. María del Puerto Sánchez-Iglesias for technical assistance with plant hormone
524 analyses. Research funded by the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness-FEDER
525 (projects AGL2014-59728-R and AGL2014-59197-JIN) and the European Commission
526 (ROOTPOWER Contract # 289365). M.K would like to thank the Tunisian Ministry of

527 Scientific Research and Technology for its support. A.A. is very grateful to CSIC for its
528 support by a postdoctoral research grant.

529 **5. References**

530 Abel, S., Nguyen, M. D., Chow, W., & Theologis, A., 1995. ACS4, a primary indoleacetic
531 acid-responsive gene encoding 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase in *Arabidopsis*
532 *thaliana*: structural characterization, expression in *Escherichia coli*, and expression
533 characteristics in response to auxin. J. Biol. Chem. 270: 19093-19099.

534 Abeles, F. B., Morgan, P. W., & Saltveit, M. E., 1992. Ethylene in plant biology. 2nd edn
535 Academic Press. New York.

536 Achard, P., Baghour, M., Chapple, A., Hedden, P., Van Der Straeten, D., Genschik, P., ... &
537 Harberd, N. P., 2007. The plant stress hormone ethylene controls floral transition via DELLA-
538 dependent regulation of floral meristem-identity genes. Proceedings of the National Academy
539 of Sciences 104, 6484-6489.

540 Achard, P., Cheng, H., De Grauwe, L., Decat, J., & Schoutteten, H. others., 2006. Integration
541 of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. Science 311, 91-94.

542 Achard, P., Vriezen, W. H., Van Der Straeten, D., & Harberd, N. P., 2003. Ethylene regulates
543 Arabidopsis development via the modulation of DELLA protein growth repressor function.
544 The Plant Cell 15, 2816-2825.

545 Albacete, A., Martinez-Andujar, C., Ghanem, M. E., Acosta, M., Sanchez-Bravo, J., Asins,
546 M. J., et al., 2009. Root stock-mediated changes in xylem ionic and hormonal status are
547 correlated with delayed leaf senescence, and increased leaf area and crop productivity in
548 salinized tomato. Plant Cell Environ. 32, 928-938.

549 Alvarez, I., Tomaro, M. L., & Benavides, M. P., 2003. Changes in polyamines, proline and
550 ethylene in sunflower calluses treated with NaCl. *Plant Cell Tiss. Org.* 74, 51-59.

551 Amjad, M., Akhtar, J., Anwar-ul-Haq, M., Yang, A., Akhtar, S. S., & Jacobsen, S. E., 2014.
552 Integrating role of ethylene and ABA in tomato plants adaptation to salt stress. *Sci. Hort.* 172,
553 109-116.

554 Arc, E., Sechet, J., Corbineau, F., Rajjou, L., & Marion-Poll, A., 2013. ABA crosstalk with
555 ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination. *Front. Plant sci.* 4, 63.

556 Beaudoin, N., Serizet, C., Gosti, F., & Giraudat, J., 2000. Interactions between abscisic acid
557 and ethylene signaling cascades. *Plant Cell* 12, 1103-1115.

558 Bothe, H., Klingner, A., Kaldorf, M., Schmitz, O., Esch, H., Hundeshagen, B., & Kernebeck,
559 H., 1994. Biochemical approaches to the study of plant-fungal interactions in arbuscular
560 mycorrhiza. *Experientia*, 50, 919-925.

561 McArthur DAJ, Knowles NR, 1992. Resistance responses of potato to vesicular-arbuscular
562 mycorrhizal fungi under varying abiotic phosphorus levels. *Plant Physiol* 100:341-351.

563 Cao, W. H., Liu, J., He, X. J., Mu, R. L., Zhou, H. L., Chen, S. Y., & Zhang, J. S., 2007.
564 Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses. *Plant Physiol.* 143, 707-
565 719.

566 Cao, W. H., Liu, J., Zhou, Q. Y., Cao, Y. R., Zheng, S. F., Du, B. X., ... & Chen, S. Y., 2006.
567 Expression of tobacco ethylene receptor NTHK1 alters plant responses to salt stress. *Plant,*
568 *Cell Environ.* 29, 1210-1219.

569 Cheng, M. C., Liao, P. M., Kuo, W. W., & Lin, T. P., 2013. The Arabidopsis ETHYLENE
570 RESPONSE FACTOR1 regulates abiotic stress-responsive gene expression by binding to

571 different cis-acting elements in response to different stress signals. *Plant Physiol.* 162, 1566-
572 1582.

573 Cheng, W. H., Chiang, M. H., Hwang, S. G., & Lin, P. C., 2009. Antagonism between
574 abscisic acid and ethylene in *Arabidopsis* acts in parallel with the reciprocal regulation of
575 their metabolism and signaling pathways. *Plant Mol. Biol.* 71, 61-80.

576 Cuartero, J., & Fernández-Muñoz, R., 1999. Tomato and salinity. *Sci. Hort.* 78, 83-125.

577 Dalal, L. P., 2012. Stomatal variation in dicot and monocots-a case study. *Asiatic J.*
578 *Biotechnol. Resour.* 3, 1473-1477.

579 De Grauwe, L., Dugardeyn, J., & Van Der Straeten, D., 2008. Novel mechanisms of ethylene-
580 gibberellin crosstalk revealed by the *gai eto2-1* double mutant. *Plant Signaling & Behavior*, 3,
581 1113-1115.

582 El-Iklil, Y., Karrou, M., & Benichou, M., 2000. Salt stress effect on epinasty in relation to
583 ethylene production and water relations in tomato. *Agronomie* 20, 399-406.

584 Ellouzi, H., Hamed, K. B., Hernández, I., Cela, J., Müller, M., Magné, C., ... & Munné-Bosch,
585 S., 2014. A comparative study of the early osmotic, ionic, redox and hormonal signaling
586 response in leaves and roots of two halophytes and a glycophyte to salinity. *Planta* 240, 1299-
587 1317.

588 Foo, E., McAdam, E. L., Weller, J. L., & Reid, J. B., 2016. Interactions between ethylene,
589 gibberellins, and brassinosteroids in the development of rhizobial and mycorrhizal symbioses
590 of pea. *J. Exp. Bot.*, erw047.

591 Ghanem, M. E., Albacete, A., Martinez-Andujar, C., Acosta, M., Romero-Aranda, R., Dodd,
592 I.C., et al., 2008. Hormonal changes during salinity-induced leaf senescence in tomato
593 (*Solanumlycopersicum* L.). J. Exp. Bot. 59, 3039-3050.

594 Ghassemian, M., Nambara, E., Cutler, S., Kawaide, H., Kamiya, Y., & McCourt, P., 2000.
595 Regulation of abscisic acid signaling by the ethylene response pathway in Arabidopsis. The
596 Plant Cell 12, 1117-1126.

597 Hoffmann-Benning, S., & Kende, H., 1992. On the role of abscisic acid and gibberellin in the
598 regulation of growth in rice. Plant Physiol. 99, 1156-1161.

599 Hu, Y., Vandenbussche, F., & Van Der Straeten, D., 2017. Regulation of seedling growth by
600 ethylene and the ethylene-auxin crosstalk. Planta, 1-23.

601 Hussain, S. S., Kayani, M. A., & Amjad, M., 2011. Transcription factors as tools to engineer
602 enhanced drought stress tolerance in plants. Biotechnol. Progr. 27, 297-306.

603 Inan, G., Zhang, Q., Li, P., Wang, Z., Cao, Z., Zhang, H., Zhang, C., Quist, T.M., Goodwin,
604 S.M., Zhu, J., 2004. Salt cress: a halophyte and cryophyte Arabidopsis related model system
605 and its applicability to molecular genetic analyses of growth and development of
606 extremophiles. Plant Physiol. 135, 1717-1737.

607 Iqbal, N., Khan, N. A., Ferrante, A., Trivellini, A., Francini, A., & Khan, M. I. R., 2017.
608 Ethylene Role in Plant Growth, Development and Senescence: Interaction with Other
609 Phytohormones. Front. Plant Sci. 8.

610 Iqbal, N., Masood, A., & Khan, N. A., 2012. Phytohormones in salinity tolerance: ethylene
611 and gibberellins cross talk. In Phytohormones and Abiotic Stress Tolerance in Plants, 77-98.
612 Springer Berlin Heidelberg.

613 Iqbal, N., Nazar, R., Khan, M. I. R., Masood, A., & Khan, N. A., 2011. Role of gibberellins in
614 regulation of source-sink relations under optimal and limiting environmental conditions. *Curr.*
615 *Sci.* 100, 998-1007.

616 Jeschke, W. D., 1984. K^+Na^+ exchange at cellular membranes, intracellular
617 compartmentation of cations, and salt tolerance. In: Staples, R.C., Toennissen, G.H. (Eds.),
618 *Salinity Tolerance in Plants: Strategies for Crop Improvement*. Wiley, New York, NY, 37-66.

619 Jiang, C., Belfield, E. J., Cao, Y., Smith, J. A. C., & Harberd, N. P., 2013. An Arabidopsis
620 soil-salinity-tolerance mutation confers ethylene-mediated enhancement of sodium/potassium
621 homeostasis. *The Plant Cell* 25, 3535-3552.

622 Jung, J. Y., Shin, R., & Schachtman, D. P., 2009. Ethylene mediates response and tolerance to
623 potassium deprivation in Arabidopsis. *Plant Cell* 21, 607-621.

624 Kazan, K., 2015. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance. *Trends*
625 *Plant sci.* 20, 219-229.

626 Khan, A. A., Akbar, M., & Seshu, D. V., 1987. Ethylene as an indicator of salt tolerance in
627 rice. *Crop Sci.* 27, 1242-1247.

628 Lee, J. S., Chang, W. K., & Evans, M. L., 1990. Effects of ethylene on the kinetics of
629 curvature and auxin redistribution in gravistimulated roots of *Zea mays*. *Plant Physiol.* 94,
630 1770-1775.

631 LeNoble, M. E., Spollen, W. G., & Sharp, R. E., 2004. Maintenance of shoot growth by
632 endogenous ABA: genetic assessment of the involvement of ethylene suppression. *J. Exp.*
633 *Bot.* 55, 237-245.

634 Li, S., Xu, C., Yang, Y., & Xia, G., 2010. Functional analysis of TaDi19A, a salt-responsive
635 gene in wheat. *Plant Cell Environ.* 33, 117-129.

636 Li, Z. G., Chen, H. W., Li, Q. T., Tao, J. J., Bian, X. H., Ma, B., ... & Zhang, J. S., 2015.
637 Three SAUR proteins SAUR76, SAUR77 and SAUR78 promote plant growth in Arabidopsis.
638 *Sci. Rep.* 5, 12477.

639 Lockhart, J., 2013. Salt of the earth: ethylene promotes salt tolerance by enhancing Na/K
640 homeostasis.

641 Luo, X., Chen, Z., Gao, J., and Gong, Z., 2014. Abscisic acid inhibits root growth in
642 Arabidopsis through ethylene biosynthesis. *Plant J.* 79, 44-55.

643 Ma, H., Song, L., Shu, Y., Wang, S., Niu, J., Wang, Z., et al., 2012. Comparative proteomic
644 analysis of seedling leaves of different salt tolerant soybean genotypes. *J. Proteom.* 75, 1529-
645 1546.

646 Morgan, P. W., & Drew, M. C., 1997. Ethylene and plant responses to stress. *Physiol.*
647 *Plantarum* 100, 620-630.

648 Peng, J., Li, Z., Wen, X., Li, W., Shi, H., Yang, L., et al., 2014. Salt- induced stabilization of
649 EIN3/EIL1 confers salinity tolerance by deterring ROS accumulation in Arabidopsis. *PLoS*
650 *Genet.* 10, e1004664.

651 Peng, Z., He, S., Gong, W., Sun, J., Pan, Z., Xu, F., et al., 2014b. Comprehensive analysis of
652 differentially expressed genes and transcriptional regulation induced by salt stress in two
653 contrasting cotton genotypes. *BMC Genomics* 15, 760.

654 Pierik, R., Tholen, D., Poorter, H., Visser, E. J., & Voesenek, L. A., 2006. The Janus face of
655 ethylene: growth inhibition and stimulation. *Trends Plant Sci.* 11, 176-183.

656 Proust, H., Hoffmann, B., Xie, X., Yoneyama, K., Schaefer, D.G. and Yoneyama, K., 2011.
657 Strigolactones Regulate Protonema Branching and Act as a Quorum Sensing-Like Signal in
658 the Moss *Physcomitrella patens*. *Development* 138, 1531-1539.

659 Rai, M. I., Wang, X., Thibault, D. M., Kim, H. J., Bombyk, M. M., Binder, B. M., et al.,
660 2015. The ARGOS gene family functions in a negative feedback loop to desensitize plants to
661 ethylene. *BMC Plant Biol.* 15, 157.

662 Rausch, T., Kirsh, M., Löw, R., Lehr, A., Vierck, R., Zhigang, A., 1996. Salt stress responses
663 of higher plants: the role of proton pumps and Na^+/H^+ antiporters. *J. Plant Physiol.* 148, 425-
664 433.

665 Ross, J. J., O'Neill, D. P., Smith, J. J., Kerckhoffs, L. H. J., Elliott, R. C., 2000. Evidence that
666 auxin promotes gibberellin A1 biosynthesis in pea. *Plant J.* 21, 547-552.

667 Saibo, N. J., Vriezen, W. H., Beemster, G. T., & Van Der Straeten, D., 2003. Growth and
668 stomata development of *Arabidopsis* hypocotyls are controlled by gibberellins and modulated
669 by ethylene and auxins. *The Plant J.* 33, 989-1000.

670 Santisree, P., Nongmaithem, S., Sreelakshmi, Y., Ivanchenko, M., & Sharma, R. 2012. The
671 root as a drill: An ethylene-auxin interaction facilitates root penetration in soil. *Plant signaling*
672 & behavior 7, 151-156.

673 Shi, H., Ishitahi, M., Kim, C., Zhu, J.K., 2000. The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance genes
674 *SOS1* encodes a putative Na^+/H^+ antiporter. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 97, 6896-6901.

675 Stepanova, A. N., Hoyt, J. M., Hamilton, A. A., & Alonso, J. M., 2005. A link between
676 ethylene and auxin uncovered by the characterization of two root-specific ethylene-insensitive
677 mutants in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 17, 2230-2242.

678 Suttle, J. C., 1988. Effect of ethylene treatment on polar IAA transport, net IAA uptake and
679 specific binding of N-1-naphthylphthalamic acid in tissues and microsomes isolated from
680 etiolated pea epicotyls. *Plant Physiol.* 88, 795-799.

681 Tao, J. J., Chen, H. W., Ma, B., Zhang, W. K., Chen, S. Y., & Zhang, J. S., 2015. The role of
682 ethylene in plants under salinity stress. *Front. Plant Sci.* 6, 1059.

683 Torres de Los Santos, R., Vierheilig, H., Ocampo, J. A., & García Garrido, J. M., 2011.
684 Altered pattern of arbuscular mycorrhizal formation in tomato ethylene mutants. *Plant*
685 *signaling & behavior* 6, 755-758.

686 Upreti, K. K., & Sharma, M., 2016. Role of Plant Growth Regulators in Abiotic Stress
687 Tolerance. In *Abiotic Stress Physiology of Horticultural Crops*, 19-46. Springer India.

688 Vandenbussche, F., Vaseva, I., Vissenberg, K., and Van Der Straeten, D., 2012. Ethylene in
689 vegetative development: a tale with a riddle. *New Phytol.* 194, 895-909.

690 Vela, G. M., Molinero-Rosales, N., Ocampo, J. A., & Garrido, J. G., 2007. Endocellulase
691 activity is associated with arbuscular mycorrhizal spread in pea symbiotic mutants but not
692 with its ethylene content in root. *Soil Biol. Biochem.* 39, 786-792.

693 Vrebalov, J., Ruezinsky, D., Padmanabhan, V., White, R., Medrano, D., Drake, R., ... &
694 Giovannoni, J., 2002. A MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato ripening-
695 inhibitor (*rin*) locus. *Science* 296, 343-346.

696 Wang, F., Cui, X., Sun, Y., & Dong, C. H., 2013. Ethylene signaling and regulation in plant
697 growth and stress responses. *Plant Cell Rep.* 32, 1099-1109.

698 Wang, H., Liang, X., Wan, Q., Wang, X., & Bi, Y., 2009. Ethylene and nitric oxide are
699 involved in maintaining ion homeostasis in *Arabidopsis* callus under salt stress. *Planta* 230,
700 293-307.

701 Wang, Y., Bao, Z., Zhu, Y., & Hua, J., 2009. Analysis of temperature modulation of plant
702 defense against biotrophic microbes. *Mol. Plant Microbe In.* 22, 498-506.

703 Wang, Y., Wu, W. H., 2010. Plant sensing and signaling in response to K⁺ deficiency. *Mol.*
704 *Plant* 3, 280-287.

705 Wani, S. H., Kumar, V., Shriram, V., & Sah, S. K., 2016. Phytohormones and their metabolic
706 engineering for abiotic stress tolerance in crop plants. *The Crop J.* 4, 162-176.

707 Waters, B.M., Lucena, C., Romera, F.J., Jester, G.G., Wynn, A.N., Rojas, C.L., Alcántara, E.,
708 Pérez-Vicente, R., 2007. Ethylene involvement in the regulation of the H⁺-ATPase CsHA1
709 gene and of the new isolated ferric reductase CsFRO1 and iron transporter CsIRT1 genes in
710 cucumber plants. *Plant Physiol. Biochem.* 45, 293-301.

711 Wolbang, C. M., Chandler, P. M., Smith, J. J., Ross, J. J., 2004. Auxin from the developing
712 inflorescence is required for the biosynthesis of active gibberellins in barley stems. *Plant*
713 *Physiol.* 134, 769-776.

714 Woodward, A. W., & Bartel, B., 2005. Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann. Bot.*
715 95, 707-735.

716 Xu, J., Li, Y., Wang, Y., Liu, H., Lei, L., Yang, H., et al., 2008. Activation of MAPK kinase 9
717 induces ethylene and camalexin biosynthesis and enhances sensitivity to salt stress in
718 *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* 283, 26996-27006.

719 Xu, Z. S., Chen, M., Li, L. C., & Ma, Y. Z., 2008. Functions of the ERF transcription factor
720 family in plants. *Botany* 86, 969-977.

721 Yamaguchi, S., 2008. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59,
722 225-251.

723 Yang, C., Lu, X., Ma, B., Chen, S. Y., and Zhang, J. S., 2015. Ethylene signaling in rice and
724 Arabidopsis: conserved and diverged aspects. *Mol. Plant* 8, 495-505.

725 Yang, L., Zu, Y. G., & Tang, Z. H., 2013. Ethylene improves Arabidopsis salt tolerance
726 mainly via retaining K⁺ in shoots and roots rather than decreasing tissue Na⁺ content. *Environ.*
727 *Exp. Bot.* 86, 60-69.

728 Yin, C. C., Ma, B., Collinge, D. P., Pogson, B. J., He, S. J., Xiong, Q., ... & Wang, Y. Q.,
729 2015. Ethylene responses in rice roots and coleoptiles are differentially regulated by a
730 carotenoid isomerase-mediated abscisic acid pathway. *Plant Cell* 27, 1061-1081.

731 Zhang, M., Zhai, Z., Tian, X., Duan, L., & Li, Z., 2008. Brassinolide alleviated the adverse
732 effect of water deficits on photosynthesis and the antioxidant of soybean (*Glycine max* L.).
733 *Plant Growth Reg.* 56, 257-264.

734 Zhao, X. C., & Schaller, G. E., 2004. Effect of salt and osmotic stress upon expression of the
735 ethylene receptor ETR1 in Arabidopsis thaliana. *Febs Letters* 562, 189-192.

736 Zhu, J., Verslues, P. E., Zheng, X., Lee, B. H., Zhan, X., Manabe, Y., ... & Hasegawa, P. M.,
737 2005. HOS10 encodes an R2R3-type MYB transcription factor essential for cold acclimation
738 in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*
739 102, 9966-9971.

740 **Figure 1.** Shoot FW (A), root FW (B) and total FW (C) in three genotypes of tomato
741 inoculated (AM Plants) or not (NAM Plants) with *Rhizophagus irregularis*: Micro-Tom
742 (MT), Never ripe (*Nr*) with low ethylene sensitivity and Epinastic (*Epi*) overproduces of
743 ethylene after 4 weeks of treatment with: 0 M GA₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M GA₃+ 0 mM NaCl, 0
744 M GA₃+ 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M GA₃+100 mM NaCl. Data are means of six plants ±
745 standard error. Different letters and asterisks indicate that difference between genotype &
746 treatment are significant according to Tukey's test at P<0.05 respectively.

747 **Figure 2.** Leaf area per plant (cm²) in three genotypes of tomato inoculated (AM Plants) or
748 not (NAM Plants) with *Rhizophagus irregularis*: Micro-Tom (MT), Never ripe (*Nr*) with low
749 ethylene sensitivity and Epinastic (*Epi*) overproduces of ethylene after 4 weeks of treatment
750 with: 0M GA₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M GA₃+ 0mM NaCl, 0 M GA₃+ 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M
751 GA₃+100 mM NaCl. Different letters and asterisks indicate that difference between genotype
752 & treatment are significant according to Tukey's test at P<0.05 respectively.

753 **Figure 3.** Concentration of gibberellin A3 (GA₃) (A), gibberellin A1 (GA₁) (B), gibberellin
754 A4 (GA₄) (C) and total GAs (GA₁+ GA₃+ GA₄) (D) in leaves of three genotypes of tomato
755 inoculated (AM Plants) or not (NAM Plants) with *Rhizophagus irregularis*: Micro-Tom
756 (MT), Never ripe (*Nr*) with low ethylene sensitivity and Epinastic (*Epi*) overproduces of
757 ethylene after four weeks of treatment with: 0M GA₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M GA₃+ 0 mM
758 NaCl, 0 M GA₃+ 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M GA₃+100 mM NaCl. Different letters and
759 asterisks indicate that difference between genotype & treatment are significant according to
760 Tukey's test at P<0.05 respectively.

761 **Figure 4.** Concentration of *trans*-Zeatin (tZ) (A), isopentenyladenine (iP) (B) and total CKs
762 (tZ+iP) (C) in leaves of three genotypes of tomato inoculated (AM Plants) or not (NAM
763 Plants) with *Rhizophagus irregularis*: Micro-Tom (MT), Never ripe (*Nr*) with low ethylene
764 sensitivity and Epinastic (*Epi*) overproduces of ethylene after four weeks of treatment with:

765 0M GA₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M GA₃+ 0 mM NaCl, 0 M GA₃+ 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M
766 GA₃+100 mM NaCl. Different letters and asterisks indicate that difference between genotype
767 & treatment are significant according to Tukey's test at P<0.05 respectively.

768 **Figure 5.** Concentration of of indole-3-acetic acid (IAA) (A), abscisic acid (ABA) (B), 1-
769 aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) (C), jasmonic acid (JA) (D) and salicylic acid
770 (SA) (E) in leaves of three genotypes of tomato inoculated (AM Plants) or not (NAM Plants)
771 with *Rhizophagus irregularis*: Micro-Tom (MT), *Never ripe* (*Nr*) with low ethylene
772 sensitivity and *Epinastic* (*Epi*) overproduces of ethylene after four weeks of treatment with:
773 0M GA₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M GA₃+ 0 mM NaCl, 0 M GA₃+ 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M
774 GA₃+100 mM NaCl. Different letters and asterisks indicate that difference between genotype
775 & treatment are significant according to Tukey's test at P<0.05 respectively.

776 **Figure 6.** Two axes of a principal component analysis PCA for each genotype evaluated, MT,
777 *Nr* and *Epi*, with all the variables determined, the eigen vectors represent the strength (given
778 by the length of the vector) and direction of the trait correlation relative to the first two
779 principal components (PCs). The circles enclose those variables that fall into the same cluster
780 (75% confidence level). Abbreviations for the variables are given thus: SFW: shoot fresh
781 weight, RFW: root fresh weight, TFW: total fresh weight, LA: leaf area; t-Z, trans-zeatin; iP,
782 isopentenyladenine, CKs; total cytokinins; ACC, 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid;
783 ABA, abscisic acid; SA, salicylic acid; JA, jasmonic acid; GA1, gibberellin A1; GA4,
784 gibberellin A4; GAs, total gibberellins; K, potassium in the leaf; Na, sodium in the leaf; P,
785 phosphorus in the leaf; Mg, magnesium in the leaf; Ca, calcium in the leaf, Na/K ratio; Fe,
786 iron in the leaf and PM, percent AM colonization.

787

788

789 **Table 1.** The arbuscular mycorrhizal (AM) root colonization (in percentage) in three
790 genotypes of tomato inoculated (AM Plants) or not (NAM Plants) with *Rhizophagus*
791 *irregularis*: Micro-Tom (MT), Never ripe (*Nr*) with low ethylene sensitivity and Epinastic
792 (*Epi*) overproduces of ethylene after 4 weeks of treatment with: 0 M GA₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶
793 M GA₃+ 0 mM NaCl, 0 M GA₃+ 100 mM NaCl and 10⁻⁶ M GA₃+100 mM NaCl. Data are
794 means of three plants ±standard error. Different letters indicate statistical differences between
795 genotype & treatments according to Tukey’s test at P<0.05.

% AM colonization	0 M GA ₃ + 0 mM NaCl	10 ⁻⁶ M GA ₃ + 0 mM NaCl	0 M GA ₃ + 100 mM NaCl	10 ⁻⁶ M GA ₃ + 100 mM NaCl
NAM	0	0	0	0
MT	16 ± 0.10 a	9 ± 0.51 c	15 ± 0.39 a	12 ± 0.28 b
AM				
<i>Nr</i>	14 ± 0.88 ab	16 ± 1.21 a	6 ± 0.44 c	12 ± 0.21 b
<i>Epi</i>	33 ± 0.00 a	25 ± 0.76 b	13 ± 0.00 c	10 ± 0.39 d

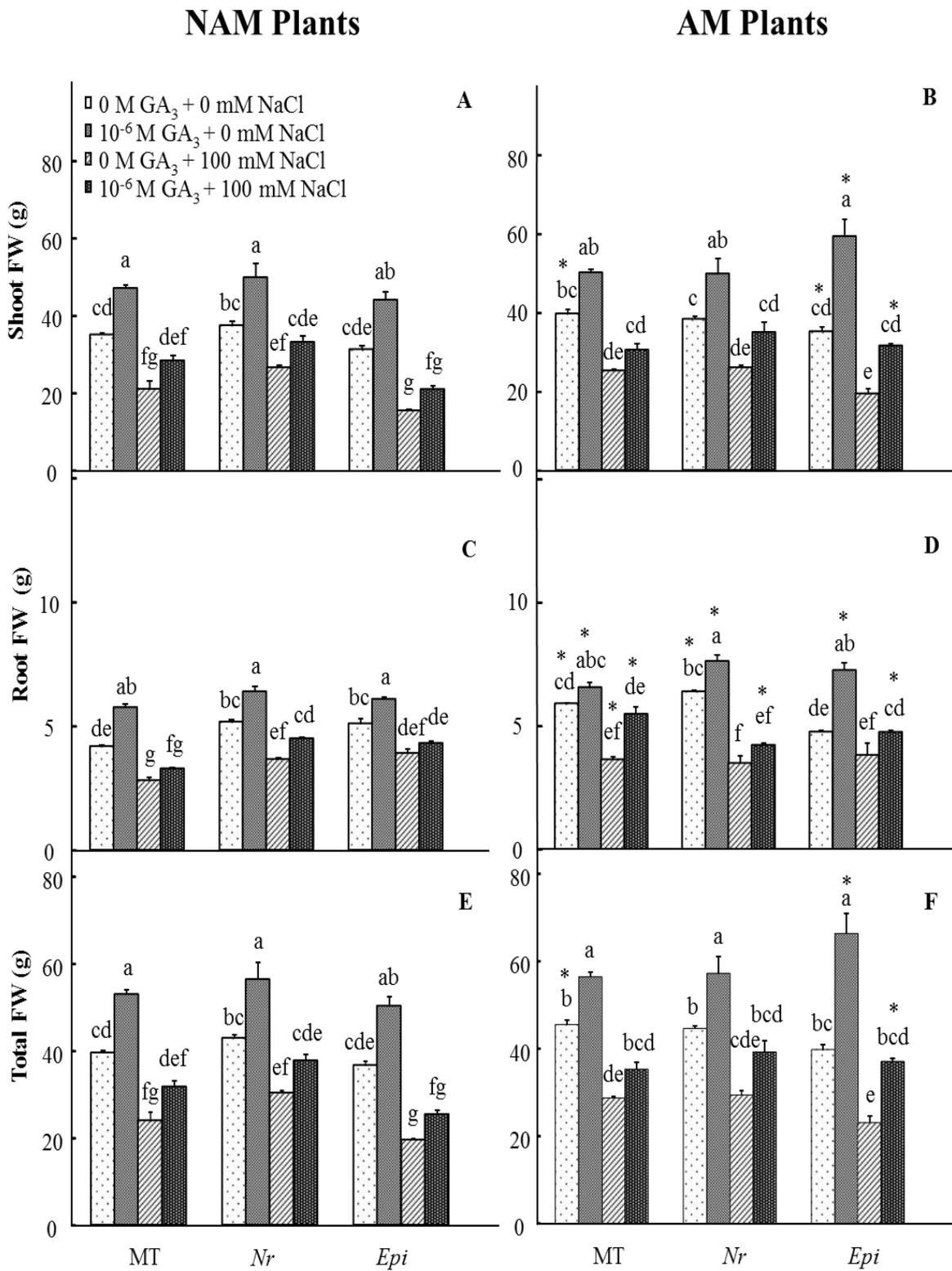
796 **Table 2.** Concentration of potassium (K), phosphorus (P) calcium (Ca), magnesium (Mg),
797 iron (Fe), sodium (Na) and K/Na ratio in leaves of three genotypes of tomato inoculated (AM
798 Plants) or not (NAM Plants) with *Rhizophagus irregularis*: Micro-Tom (MT), Never ripe (*Nr*)
799 with low ethylene sensitivity and Epinastic (*Epi*) overproduces of ethylene after four weeks of
800 treatment with: 0M GA₃+ 0 mM NaCl, 10⁻⁶ M GA₃+ 0 mM NaCl, 0 M GA₃+ 100 mM NaCl
801 and 10⁻⁶ M GA₃+100 mM NaCl. Different letters and asterisks indicate that difference
802 between genotype & treatment are significant according to Tukey’s test at P<0.05
803 respectively.

804

805

			K (mg.g ⁻¹)	P (mg.g ⁻¹)	Ca (mg.g ⁻¹)	Mg (mg.g ⁻¹)	Fe (mg.g ⁻¹)	Na (mg.g ⁻¹)	K/Na
0 M GA ₃ + 0 mM NaCl	MT	NAM	28.02 ± 0.13 ef	20.38 ± 0.14 bc	17.72 ± 0.69 b	16.70 ± 0.62 f	0.17 ± 0.00 cd	12.07 ± 0.02 d	2.32 ± 0.01 ef
		AM	38.45 ± 0.59 d	5.05 ± 0.46 def	20.42 ± 0.01 b *	21.55 ± 0.99 b *	0.21 ± 0.00 cd	9.75 ± 0.05 d *	3.94 ± 0.05 c *
	Nr	NAM	31.75 ± 0.03 d	16.38 ± 0.23 d	15.30 ± 0.15 c	17.80 ± 0.15 def	0.18 ± 0.01 bc	6.32 ± 0.34 h	5.05 ± 0.27 b
		AM	31.31 ± 0.03 ef	4.39 ± 0.15 efg	21.07 ± 0.34 b *	14.44 ± 0.27 d *	0.26 ± 0.00 a *	7.11 ± 0.06 e *	4.40 ± 0.03 c
	Epi	NAM	36.53 ± 0.21 c	27.86 ± 0.69 a	22.27 ± 0.28 a	18.97 ± 0.53 cde	0.26 ± 0.01 a	6.49 ± 0.04 h	5.62 ± 0.03 a
		AM	55.45 ± 0.36 b	8.69 ± 0.16 a *	18.43 ± 0.36 de	16.57 ± 0.02 c *	0.20 ± 0.00 d *	6.99 ± 0.48 e *	8.00 ± 0.53 a *
10-6 M GA ₃ +0 mM NaCl	MT	NAM	32.40 ± 0.79 d	16.14 ± 0.07 d	18.02 ± 0.07 b	21.57 ± 0.86 b	0.19 ± 0.00 b	12.73 ± 0.44 cd	2.55 ± 0.13 def
		AM	42.83 ± 1.36 c	4.71 ± 0.30 ef *	17.30 ± 0.14 ef	12.94 ± 0.07 d *	0.11 ± 0.01 g *	9.21 ± 0.45 d *	4.68 ± 0.32 bc *
	Nr	NAM	26.78 ± 0.64 f	15.91 ± 0.52 d	18.80 ± 0.43 b	19.26 ± 0.34 cd	0.16 ± 0.00 d	9.63 ± 0.22 f	2.78 ± 0.00 cd
		AM	41.47 ± 0.24 c	4.19 ± 0.18 fg *	23.01 ± 0.33 a *	17.07 ± 0.54 c *	0.21 ± 0.00 cd	7.60 ± 0.02 e *	5.45 ± 0.03 b *
	Epi	NAM	45.29 ± 0.13 a	20.52 ± 0.11 bc	21.66 ± 0.13 a	16.87 ± 0.08 ef	0.24 ± 0.01 a	7.53 ± 0.01 g	6.02 ± 0.02 a
		AM	58.62 ± 0.05 a	5.40 ± 0.06 de *	20.11 ± 0.05 bc	17.31 ± 0.23 c	0.23 ± 0.00 b	7.81 ± 0.24 e	7.51 ± 0.20 a *
0 M GA ₃ + 100 mM NaCl	MT	NAM	20.51 ± 0.09 g	15.98 ± 0.01 d	14.73 ± 0.15 cd	25.49 ± 0.50 a	0.16 ± 0.00 cd	12.73 ± 0.07 b	1.24 ± 0.01 g
		AM	30.49 ± 0.17 f	5.86 ± 0.40 cd *	15.74 ± 0.29 g *	22.66 ± 0.01 b *	0.14 ± 0.00 ef	12.29 ± 0.03 c *	2.48 ± 0.02 d *
	Nr	NAM	29.45 ± 0.12 e	11.79 ± 0.08 f	12.22 ± 0.35 e	17.09 ± 0.34 ef	0.12 ± 0.00 f	10.60 ± 0.07 e	2.78 ± 0.03 cd
		AM	25.31 ± 0.07 g	3.51 ± 0.06 g *	17.78 ± 0.04 e *	22.19 ± 0.19 b *	0.22 ± 0.00 bc	9.80 ± 0.00 d	2.58 ± 0.01 d *
	Epi	NAM	27.89 ± 0.00 ef	21.44 ± 0.12 b	15.63 ± 0.09 c	21.56 ± 0.13 b	0.16 ± 0.00 cd	11.94 ± 0.03 d	2.34 ± 0.01 ef
		AM	38.10 ± 0.27 d	7.52 ± 0.03 b *	15.22 ± 0.27 g	24.79 ± 0.46 a *	0.13 ± 0.00 f *	13.46 ± 0.13 abc	2.83 ± 0.05 d *
10-6 M GA ₃ +100 mM NaCl	MT	NAM	41.05 ± 0.71 b	14.05 ± 0.83 e	14.12 ± 0.01 cd	20.01 ± 0.23 bc	0.13 ± 0.00 ef	19.57 ± 0.07 a	2.10 ± 0.04 f
		AM	33.52 ± 0.17 e	4.68 ± 0.09 ef *	15.43 ± 0.17 g *	18.05 ± 0.51 c *	0.11 ± 0.00 g *	14.26 ± 0.34 a *	2.35 ± 0.07 d
	Nr	NAM	35.18 ± 0.25 c	10.02 ± 0.19 f	13.55 ± 0.04 de	15.80 ± 0.06 f	0.15 ± 0.00 e	13.53 ± 0.09 c	2.60 ± 0.03 cde
		AM	31.42 ± 0.22 ef	5.35 ± 0.11 de *	19.26 ± 0.17 cd	20.62 ± 0.12 b *	0.20 ± 0.00 d *	13.05 ± 0.05 bc	2.41 ± 0.02 d *
	Epi	NAM	40.40 ± 0.07 b	19.05 ± 0.02 c	15.17 ± 0.34 c	20.02 ± 0.20 bc	0.19 ± 0.00 b	13.46 ± 0.08 c	3.00 ± 0.01 c
		AM	41.15 ± 0.15 c	6.87 ± 0.14 bc	16.33 ± 0.15 fg	21.48 ± 0.20 b *	0.15 ± 0.00 e *	14.19 ± 0.09 ab	2.90 ± 0.04 d

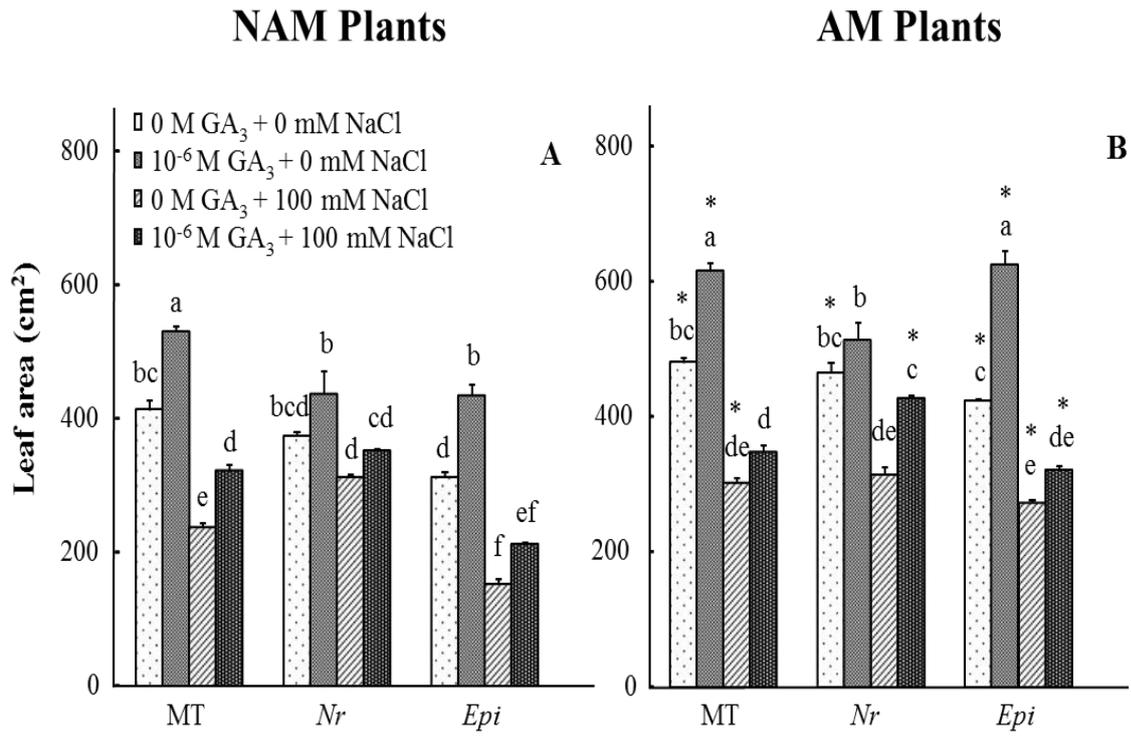
Figure 1



809

810

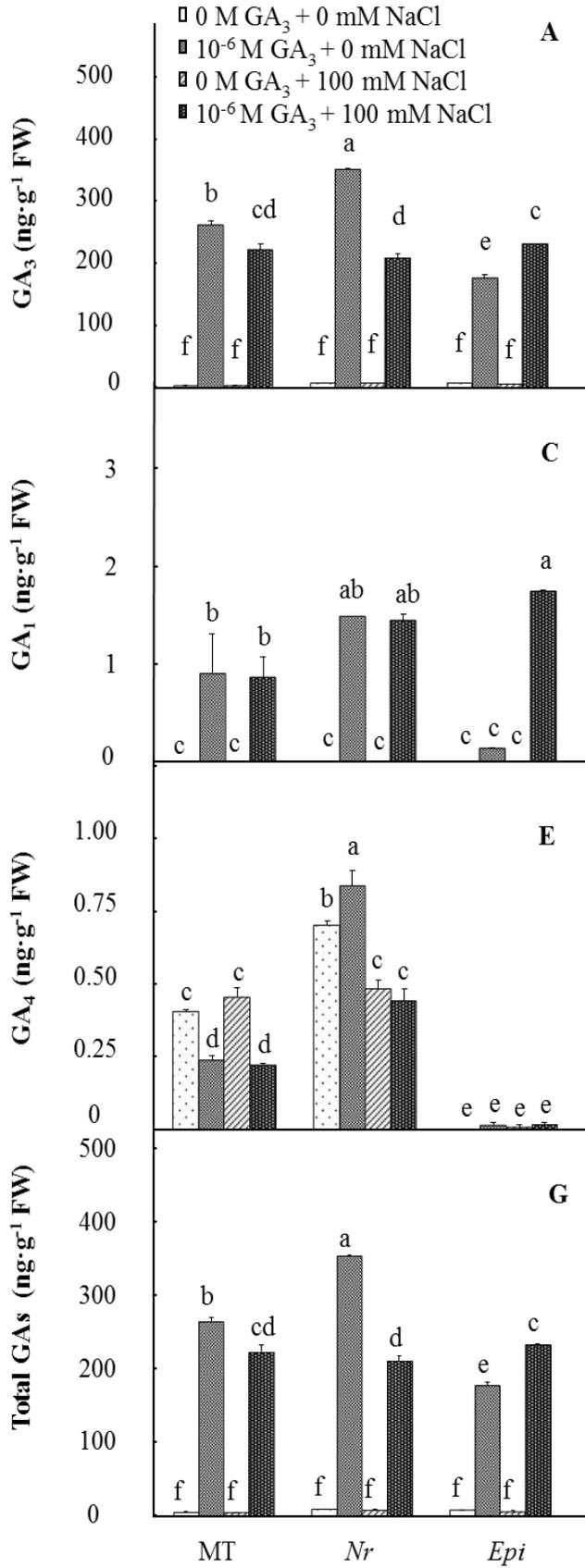
Figure 2



811

812

Figure 3 NAM Plants



AM Plants

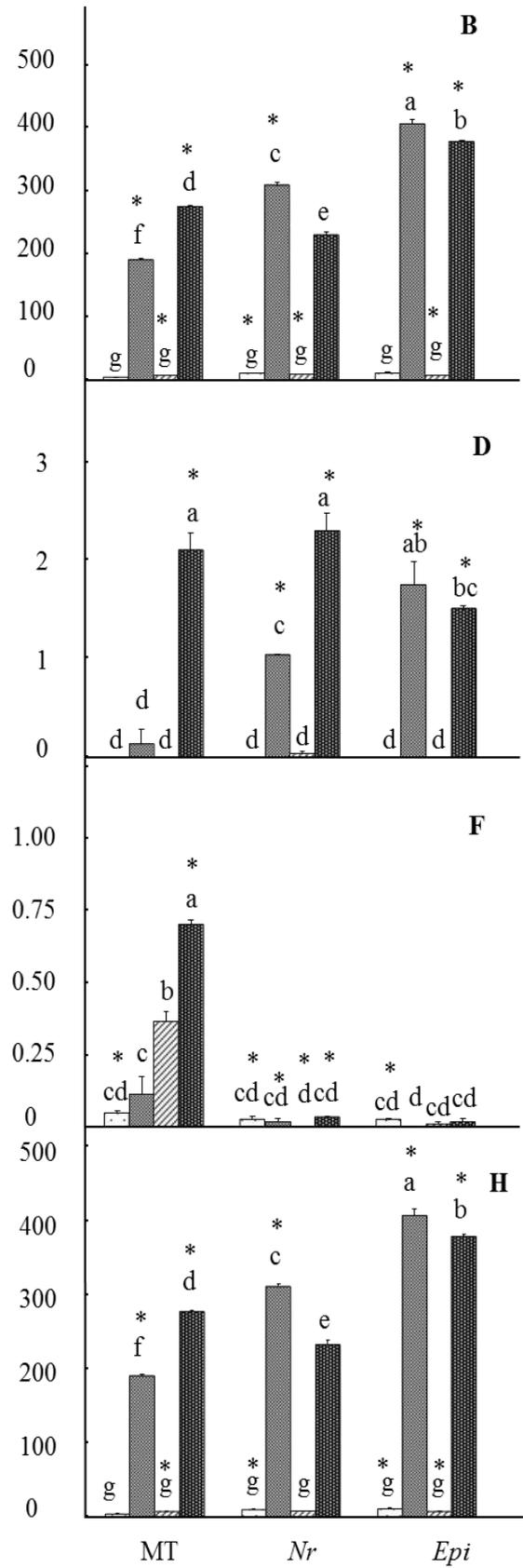
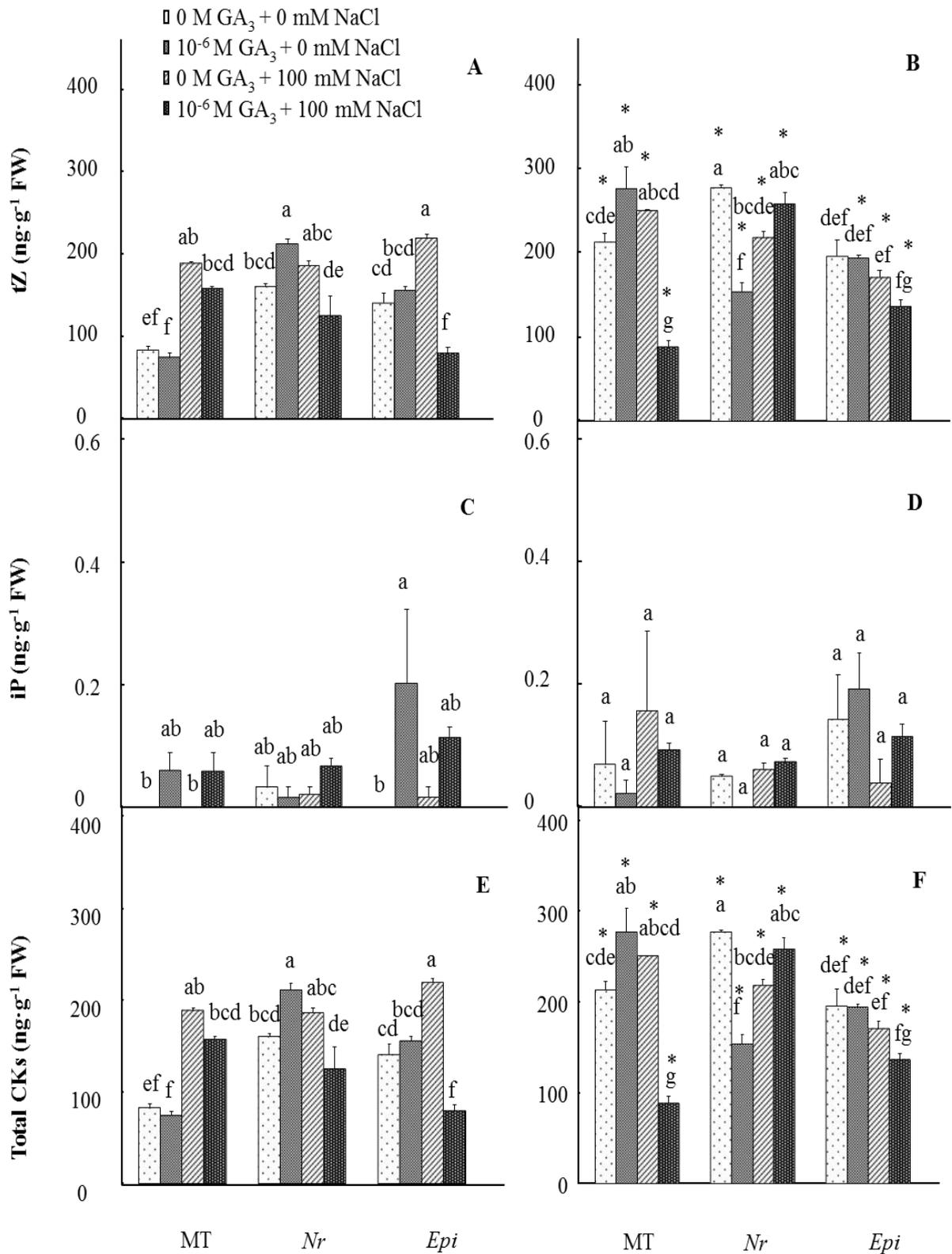


Figure 4

NAM Plants

AM Plants

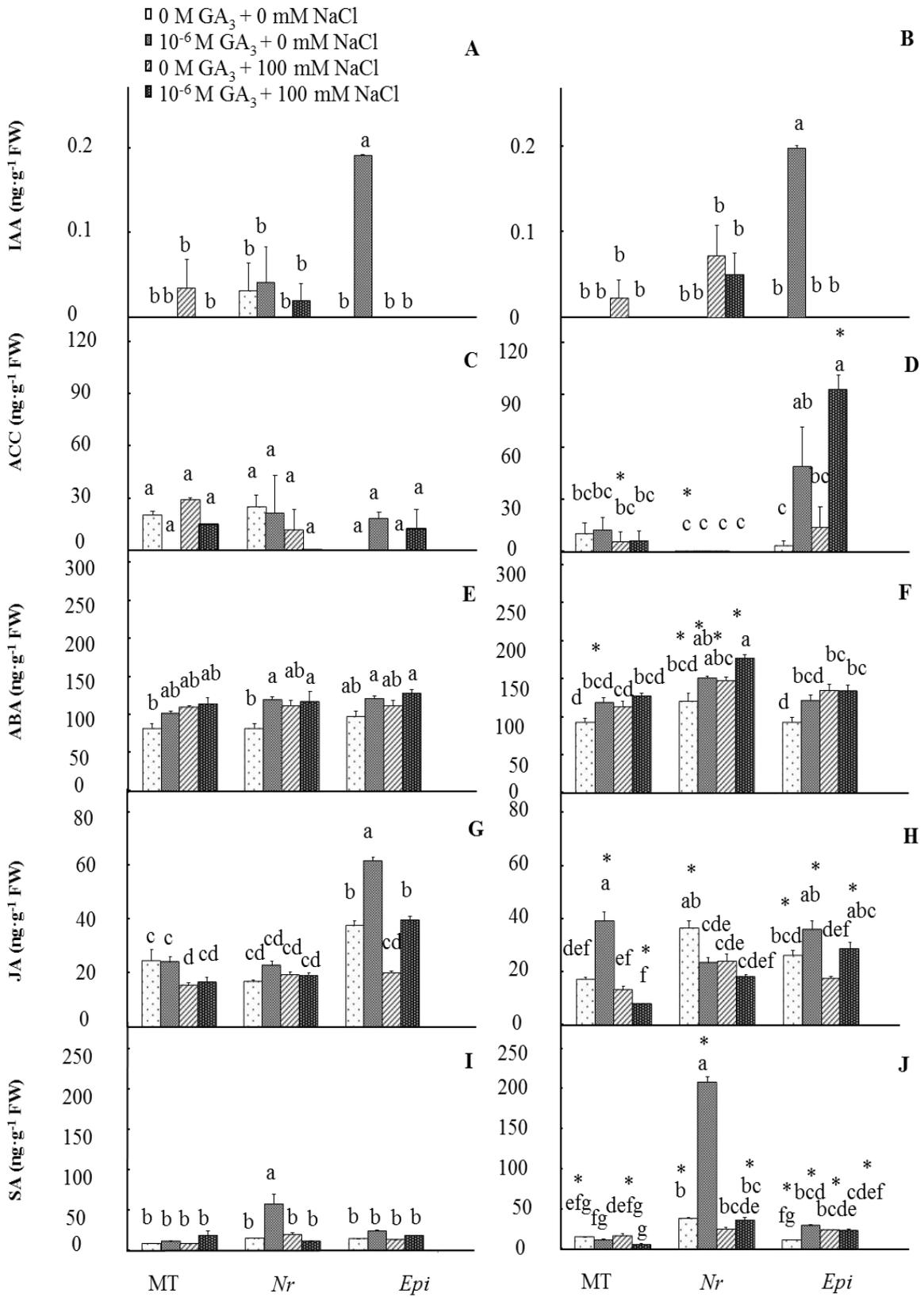


814

815

Figure 5 NAM Plants

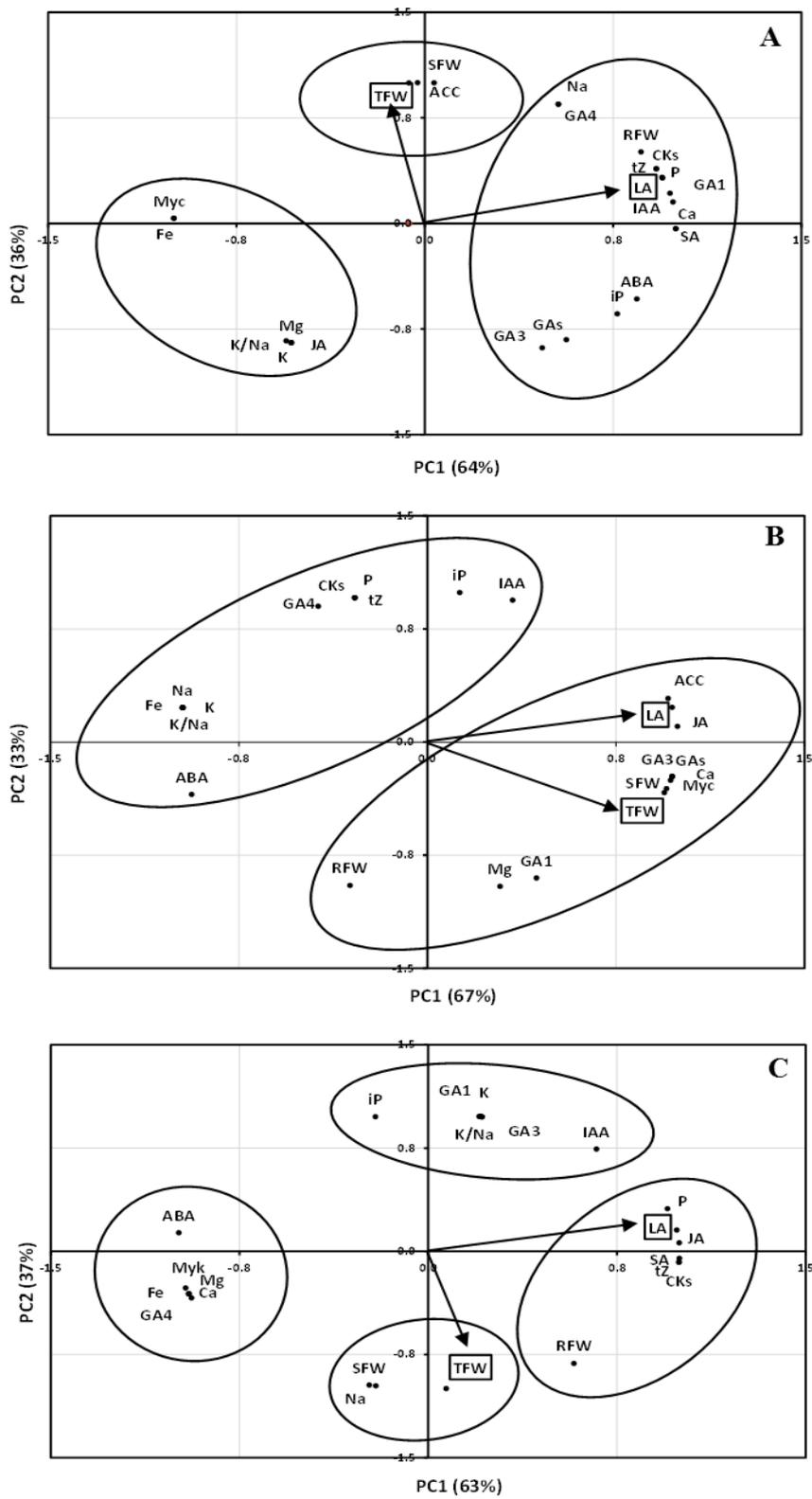
AM Plants



816

817

Figure 6



GENERAL CONCLUSIONS

&

PERSPECTIVES

The research work, the subject of this thesis, is the first to investigate the combined effects of phytohormones and salt on tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.) inoculated or not with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). It has been proposed in the third chapter which had focused on the hybrid TT-115, to study the effect of the interaction between the foliar gibberellic acid (GA₃) application and the inoculation with AMF on the growth of tomato plants (*Solanum lycopersicum* cv. TT-115) treated with salt. In this chapter, we focused on the study of growth and hormonal balance changes. Our results showed that the inoculation with AMF, or the foliar GA₃ application alone, but especially their interaction, improved the growth of tomato plants grown under salinity conditions. Our results also showed that the growth improvement observed in plants inoculated with AMF, under salinity conditions, was mainly associated with ionic factors (higher K concentration and K/Na ratio), while the alleviating effect of GA₃ application and its interaction with AMF appears to be due to the changes in the hormonal balance. In fact, the spraying of tomato plants with GA₃ increased the endogenous levels of GAs. Similarly, the inoculation with AMF, or the application of GA₃ by spraying, but notably their combination increased the total cytokinins (CKs), auxin (IAA) and abscisic acid (ABA) in tomato plants treated with 100 mM NaCl.

In the fourth chapter, our work was focused on the fixed variety Rio Grande. Since few data are available on the effect of the exogenous GA₃ application and/or the inoculation with AMF on the photosynthetic capacity of the tomato plants, several parameters, such as gas exchange and chlorophyll fluorescence, as well phytohormones concentrations were determined in the leaves of tomato plants grown under high salinity level (200 mM NaCl).

The results revealed that under high salinity 200 mM NaCl, the inoculation with AMF improved the total FW of tomato plants, whereas foliar GA₃ application decreased it as compared to non-treated plants. The results of this study also showed that spraying with GA₃ or the inoculation with AMF increased the K concentration in leaves of plants at high salinity 200 mM NaCl. However, plants inoculated or both sprayed with GA₃ and inoculated decreased Na content. Similarly, the inoculation with AM and/or foliar GA₃ application, but notably their interaction decreased Mg and Ca concentrations as compared to non-treated plants.

On the other hand, it was found in this study that saline decreased all photosynthetic parameters except the transpiration in the leaves of tomato plants compared to control plants. However, the inoculation with AMF or its interaction with the exogenous GA₃ application increased Pn (net assimilation rate of CO₂) and WUE (water use efficiency) of tomato plants compared to non-traited plants, under high salinity level. Besides, the analysis of chlorophyll fluorescence showed that treatment with 200 mM NaCl resulted in a decrease in the PSII quantum yield whereas the inoculation with AM or the foliar GA₃ application, but notably their interaction increased this parameter as compared to non-traited plants.

In the present study, we found also that foliar GA₃ application increased the endogenous GA₃ concentration under 200 mM NaCl. In addition, our results showed that high salinity (200 mM NaCl) resulted in a reduction of tZ and total CKs concentrations in plant as compared to control plants ; however, the inoculation with AMF or the exogenous GA₃ application increased these concentrations as compared to non-traited plants. The levels of IAA have been reduced by the AM inoculation, or by the exogenous GA₃ application, but especially their interaction as compared to non-traited plants. We also found that the AM inoculation alone or its interaction with GA₃ application increased ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid) concentration under salt stress (200 mM NaCl). We also found that foliar GA₃ application alone decreased the ABA concentration under salt stress, whereas the inoculation with AMF, or the exogenous GA₃ application, but their interaction increased the AJ content. In addition, plants sprayed with GA₃ alone showed the highest values of AS (salicylic acid) levels under salinity conditions. In conclusion, the results of this study underlined that the effect of the exogenous GA₃ application could not play its role in attenuating the negative effects of salt stress, and only the AMF could improve the growth under high salinity level.

The fifth chapter examined the role of ethylene in the interaction between foliar GA₃ application and the AMF inoculation in three genotypes (WT, *Nr* and *Epi*) grown under salt stress (100 mM NaCl). In this chapter we focused on the role of ethylene in the interaction between GA₃ and the AMF and its influence on hormonal balance under salt stress. The results showed that spraying with GA₃ improved shoot FW and thus total FW of the three genotypes (WT, *Nr* and *Epi*), while the AMF colonization increased shoot FW and therefore total FW only in the ethylene-sensitive mutant (*Epi*) under salinity conditions (100 mM NaCl). It was also found that the foliar GA₃ application increased the endogenous total GAs concentrations in the three genotypes (WT, *Nr* and *Epi*) and JA content only in the éthylène-

sensitive (*Epi*) mutant, but decreased tZ as well total CKs in the three genotypes studied with the exception of ethylene-sensitive AM-plants (*Epi*). While the inoculation with AMF provoked an increase in GA₃ only in éthylène-sensitive plants (*Epi*) and MT plants. IAA and ACC were not affected by the application of GA₃ in the three genotypes evaluated, whereas the AM inoculation resulted in an additional positive effect on ACC, in particular in éthylène-sensitive AM-plants (*Epi*) grown under salinity conditions (100 mM NaCl).

In perspective, it would be interesting:

- To study this work in order to better characterize the physiological behavior of the tomato under salinity conditions, by varying the concentration of NaCl in the culture medium and in different plant development stage, or by the inoculation with other mycorrhizae and/or varying the amounts.
- To deepen the results of hormonal interactions by using other tomato mutants with different mutations.
- To elucidate the relationships between the various hormones and their roles on tomato growth.
- It will be interesting to study and compare on the molecular and genetic scale the role of GA₃ in halophytes as tolerant plants to high salinity, in order to compare them with glycophytes.
- Verify the validity of the results obtained under control conditions, by carrying out large scale tests (field cropping), a mandatory stage to confirm the agronomic potential of tomato plants.

CONCLUSIONES GENERALES

&

PERSPECTIVAS

El trabajo de investigación, objeto de esta tesis, es el primero que se interesó en estudiar los efectos combinados de las fitohormonas y de la sal sobre las plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) inoculadas o no por unas micorrizas arbusculares (AMF). Nos hemos propuesto en el tercer capítulo, que trata de la variedad híbrida TT-115, estudiar el efecto de la interacción entre la aplicación foliar del ácido giberélico (AG₃) y la inoculación por la AMF sobre el crecimiento de las plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* cv. TT-115) tratadas por el NaCl. En este capítulo, nos hemos concentrado en el crecimiento y el estudio de la modificación del equilibrio hormonal. Nuestros resultados han demostrado que la inoculación por la AMF o la aplicación foliar del AG₃ solo, y sobre todo su interacción, mejoraron el crecimiento de las plantas de tomate cultivadas en presencia de NaCl. Nuestros resultados han demostrado también que la mejoría del crecimiento observada en las plantas inoculadas por la AMF en condiciones de salinidad estaba asociada principalmente a los factores iónicos (contenidos más elevados en K y una buena relación K/Na), mientras que el efecto aliviador de la aplicación del AG₃ y de su interacción con la AMF parece que se debe a unos cambios en el equilibrio hormonal. En efecto, la pulverización de las plantas de tomate con el AG₃ aumentó los contenidos foliares en GAs. Igualmente, la inoculación con la AMF o la pulverización por el AG₃ o su combinación aumentaron los contenidos foliares en citoquininas totales (CKs), en auxina (AIA) y en ácido abscísico (ABA) en las plantas de tomate tratadas por 100 mM NaCl.

En el cuarto capítulo, nuestro trabajo trata de la variedad fijada Río Grande. Como hay pocos datos disponibles sobre el efecto de la aplicación exógena del AG₃ y/o la inoculación con la AMF sobre la capacidad fotosintética del tomate, varios parámetros, tales como los intercambios gaseosos y la fluorescencia clorofílica, así que las fitohormonas han sido determinados en las hojas de las plantas de tomate con una fuerza de salinidad de 200 mM NaCl. El análisis de los resultados ha descubierto que la fuerte salinidad 200 mM NaCl, la inoculación con la AMF de las plantas de tomate mejoró la biomasa fresca total, mientras que

la aplicación foliar del AG₃ la disminuyó en comparación con las plantas no inoculadas y no pulverizadas por medio del AG₃. Los resultados de este estudio han mostrado también que la pulverización por medio del AG₃ o la inoculación con la AMF aumentó los contenidos foliares en K en las partes aéreas en la fuerte salinidad 200 mM NaCl. Sin embargo, las plantas inoculadas o pulverizadas e inoculadas a la vez disminuyeron los contenidos foliares en Na. Igualmente, la inoculación por medio de la AM y/o la aplicación foliar de la AG₃, y su interacción disminuyeron los contenidos en Mg y en Ca con respecto a las plantas no inoculadas y no pulverizadas por medio de la AG₃.

En este estudio, hemos constatado que la salinidad disminuyó todos los parámetros fotosintéticos excepto la transcripción en las hojas de las plantas de tomate con respecto a las plantas testigo sin sal. Sin embargo, la inoculación por medio de la AM o su interacción con la aplicación exógena del AG₃ aumentó el Pn (porcentaje neto de asimilación del CO₂) y el WUE (la eficacia de la utilización del agua) de las plantas de tomate con respecto a las plantas no inoculadas y no pulverizadas por el AG₃ a la fuerte salinidad. El análisis de la fluorescencia calorífica ha mostrado que el tratamiento por 200 mM NaCl provocó una disminución del rendimiento cuántico del PSII mientras que la inoculación por la AM o la aplicación foliar del AG₃, o sus interacciones aumentaron ese parámetro con respecto a las plantas no inoculadas y no pulverizadas por el AG₃. El análisis de la fluorescencia calorífica ha mostrado que el tratamiento por 200 mM NaCl provocó una disminución del rendimiento cuántico del PSII mientras que la inoculación por medio de la AM o la aplicación foliar del AG₃, o sus interacciones aumentaron ese parámetro con respecto a las plantas no inoculadas y no pulverizadas por el AG₃.

En el presente estudio, hemos constatado también que la aplicación foliar de AG₃ aumentó los contenidos endógenos en AG₃ a 200 mM NaCl. Además, nuestros resultados han mostrado que la fuerte salinidad (200 mM NaCl) provocó una reducción de los contenidos en tZ y en CKs totales en las hojas de las plantas en comparación con las de las plantas testigos no tratadas por la sal; sin embargo, la inoculación por la AMF o aplicación exógena de AG₃ aumentaron estos contenidos con respecto a las plantas no inoculadas y no pulverizadas por el AG₃. Los contenidos foliares en AIA sufrieron una disminución por la inoculación por de la AM, o la aplicación exógena del AG₃ o su interacción con respecto a las plantas no inoculadas y no pulverizadas por el AG₃. Hemos constatado también que la inoculación por la AM sola o su interacción con la aplicación de AG₃ aumentaron los contenidos en ACC (ácido 1-

aminociclopropano 1 carboxílico), en presencia de 200 mM NaCl. Hemos encontrado también que la aplicación foliar de AG₃ disminuyó los tenores foliares en ABA bajo restricción, mientras que la inoculación por la AMF o la aplicación foliar de AG₃, o su interacción aumentó los contenidos en AJ. Por otra parte, las plantas pulverizadas con el AG₃ sola mostraron los valores más elevados de los contenidos en As (ácido salicílico) en condiciones de salinidad. En conclusión, los resultados de este estudio subrayaron que el efecto de la aplicación exógena de AG₃ a la fuerte salinidad no podría jugar su papel de mitigación de los efectos nefastos de estrés salino, mientras que la inoculación por la AMF mejoró el crecimiento a la fuerte salinidad.

El quinto capítulo se interesó en estudiar el papel del etileno en la interacción entre la aplicación foliar del AG₃ y la inoculación por la AMF en las plantas de tomate mutadas o no cultivadas en presencia de la sal (100 mM NaCl). En este capítulo, nos hemos concentrado en el papel del etileno en la interacción entre el AG₃ y la AMF y su influencia en el equilibrio hormonal bajo restricción salina. Los resultados revelaron que la pulverización con el AG₃ mejoró la biomasa fresca de las partes aéreas y entonces la biomasa total en los tres genotipos (MT, *Nr* y *Epi*), mientras que la colonización por la AM aumentó la biomasa fresca de las partes aéreas y, por consiguiente, la biomasa total únicamente en el mutante etileno-sensible (*Epi*), en condiciones de salinidad (100 mM NaCl). Hemos constatado también que la aplicación foliar de AG₃ aumentó los contenidos endógenos en GAs totales en los tres genotipos (MT, *Nr* y *Epi*) y los contenidos en AJ únicamente en el mutante etileno-sensible (*Epi*), pero disminuyó la tZ así que los CKs totales en los tres genotipos estudiados excepto los AM-plantas etileno sensible (*Epi*). Mientras que la inoculación con la AMF provocó un aumento de AG₃ solo en las plantas etileno sensible (*Epi*) y las plantas MT. Los contenidos en AIA, en ACC no han sido afectados por la aplicación de AG₃ por pulverización en los tres genotipos analizados, mientras que la inoculación por el AM provocó un efecto positivo suplementario sobre el ACC, en particular en los AM-plantas etileno sensible (*Epi*) cultivadas en condiciones de salinidad (100 mM NaCl).

En perspectiva, sería interesante:

- Estudiar este trabajo con el fin de caracterizar mejor el comportamiento fisiológico del tomate en condiciones de salinidad, haciendo variar la concentración en NaCl en el

medio de cultivo, y en diferentes estadios de desarrollo de la planta, y haciendo la inoculación por otros hongos y en cantidad variable.

- Profundizar los resultados de las interacciones hormonales utilizando otros mutantes de tomate con diferentes mutaciones.
- Elucidar las relaciones entre las diferentes hormonas y sus papeles sobre el crecimiento en el tomate.
- Sería interesante estudiar y comparar a escala molecular y genética el papel de AG₃ en los halófitos siendo unas plantas tolerantes a la fuerte salinidad y cuyo objetivo es compararlas con los glicófitos.
- Verificar la validez de los resultados obtenidos en condiciones controladas, procediendo a unos ensayos a escala más grande (cultivo en campo), una etapa obligatoria para confirmar el potencial agronómico de las plantas del tomate.

CONCLUSIONS GENERALES

&

PERSPECTIVES

Le travail de recherche, objet de cette thèse, est le premier qui s'est intéressé à l'étude des effets combinés des phytohormones et du sel sur des plantes de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) inoculées ou non par des mycorhizes à arbuscules (AMF). On s'est proposé dans le troisième chapitre qui a porté sur la variété hybride TT-115, d'étudier l'effet de l'interaction entre l'application foliaire de l'acide gibbérellique (AG₃) et l'inoculation par l'AMF sur la croissance des plantes de tomate (*Solanum lycopersicum* cv. TT-115) traitées par le NaCl. Dans ce chapitre, nous nous sommes concentrés sur la croissance et l'étude de la modification de l'équilibre hormonal. Nos résultats ont montré que l'inoculation par l'AMF ou l'application foliaire de l'AG₃ seule, et surtout leur interaction, ont amélioré la croissance des plantes de tomate cultivées en présence de NaCl. Nos résultats ont montré aussi que l'amélioration de la croissance observée chez les plantes inoculées par l'AMF en conditions de salinité était principalement associée aux facteurs ioniques (teneurs plus élevées en K et un bon rapport K/Na), tandis que l'effet allégeant de l'application de l'AG₃ et de son interaction avec l'AMF semble être dû à des changements dans l'équilibre hormonal. En effet, la pulvérisation des plantes de tomate avec l'AG₃ a augmenté les teneurs foliaires en GAs. De même, l'inoculation avec l'AMF ou la pulvérisation par l'AG₃ ou leur combinaison ont augmenté les teneurs foliaires en cytokinines totales (CKs), en auxine (AIA) et en acide abscissique (ABA) chez les plantes de tomate traitées par 100 mM NaCl.

Dans le quatrième chapitre, notre travail a porté sur la variété fixée Rio Grande. Comme peu des données sont disponibles sur l'effet de l'application exogène de l'AG₃ et/ou l'inoculation avec l'AMF sur la capacité photosynthétique de la tomate, plusieurs paramètres, tels que les échanges gazeux et la fluorescence chlorophyllienne, ainsi que les phytohormones ont été déterminés dans les feuilles des plantes de tomate à une forte salinité 200 mM NaCl. L'analyse des résultats a révélé qu'à la forte salinité 200 mM NaCl, l'inoculation avec l'AMF des plantes de tomate a amélioré la biomasse fraîche totale, alors que l'application foliaire de l'AG₃ l'a diminué par comparaison aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. Les résultats de cette étude ont montré aussi que la pulvérisation par l'AG₃ ou l'inoculation

avec l'AMF ont augmenté les teneurs foliaires en K dans les parties aériennes à la forte salinité 200 mM NaCl. Cependant, les plantes inoculées ou à la fois pulvérisées et inoculées ont diminué les teneurs foliaires en Na. De même, l'inoculation par l'AM et/ou l'application foliaire de l'AG₃, et leur interaction ont diminué les teneurs en Mg et en Ca par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃.

Dans cette étude, on a constaté que la salinité a diminué tous les paramètres photosynthétiques sauf la transpiration dans les feuilles des plantes de tomate par rapport aux plantes témoins sans sel. Cependant, l'inoculation par l'AM ou son interaction avec l'application exogène de l'AG₃ ont augmenté Pn (taux net d'assimilation du CO₂) et le WUE (l'efficacité de l'utilisation de l'eau) des plantes de tomate par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃ à la forte salinité. L'analyse de la fluorescence chlorophyllienne a montré que le traitement par 200 mM NaCl a entraîné une diminution du rendement quantique du PSII alors que l'inoculation par l'AM ou l'application foliaire de l'AG₃, ou leurs interactions ont augmenté ce paramètre par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃.

Dans la présente étude, nous avons constaté aussi que l'application foliaire d'AG₃ a augmenté les teneurs endogènes en AG₃ à 200 mM NaCl. De plus, nos résultats ont montré que la forte salinité (200 mM NaCl) a entraîné une réduction des teneurs en tZ et en CKs totales dans les feuilles des plantes par comparaison à celles des plantes témoins non-traitées par le sel ; cependant, l'inoculation par l'AMF ou l'application exogène d'AG₃ ont augmenté ces teneurs par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. Les teneurs foliaires en AIA ont subi une diminution par l'inoculation par l'AM, ou l'application exogène de l'AG₃ ou leur interaction par rapport aux plantes non-inoculées et non-pulvérisées par l'AG₃. Nous avons constaté aussi que l'inoculation par l'AM seule ou son interaction avec l'application d'AG₃ ont augmenté les teneurs en ACC (acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique), en présence de 200 mM NaCl. Nous avons également trouvé que l'application foliaire d'AG₃ seule a diminué les teneurs foliaires en ABA sous contrainte saline, tandis que l'inoculation par l'AMF ou l'application foliaire d'AG₃, ou leur interaction ont augmenté les teneurs en AJ. Par ailleurs, les plantes pulvérisées avec l'AG₃ seul ont montré les valeurs les plus élevées des teneurs en AS (acide salicylique) en conditions de salinité. En conclusion, les résultats de cette étude ont souligné que l'effet de l'application exogène d'AG₃ à la forte salinité ne pourrait pas jouer son rôle d'atténuation des effets néfastes du stress salin, alors que l'inoculation par l'AMF a amélioré la croissance à la forte salinité.

Le cinquième chapitre s'est intéressé à l'étude de rôle de l'éthylène dans l'interaction entre l'application foliaire de l'AG₃ et l'inoculation par l'AMF chez des plantes de tomate mutés ou non cultivées en présence du sel (100 Mm NaCl). Dans ce chapitre, nous nous sommes concentrés sur le rôle de l'éthylène dans l'interaction entre l'AG₃ et l'AMF et son influence sur l'équilibre hormonal sous contrainte saline. Les résultats ont révélé que la pulvérisation avec l'AG₃ a amélioré la biomasse fraîche des parties aériennes et donc la biomasse totale chez les trois génotypes (MT, *Nr* et *Epi*), tandis que la colonisation par l'AM a augmenté la biomasse fraîche des parties aériennes et par conséquent la biomasse totale uniquement chez le mutant éthylène-sensible (*Epi*), en conditions de salinité (100 mM NaCl). On a constaté aussi que l'application foliaire d'AG₃ a augmenté les teneurs endogènes en GAs totales chez les trois génotypes (MT, *Nr* et *Epi*) et les teneurs en AJ uniquement chez le mutant éthylène-sensible (*Epi*), mais a diminué la tZ ainsi que les CKs totales chez les trois génotypes étudiés à l'exception des AM-plantes éthylène-sensible (*Epi*). Alors que l'inoculation avec l'AMF a provoqué une augmentation d'AG₃ seulement chez les plantes éthylène-sensible (*Epi*) et les plantes MT. Les teneurs en AIA, en ACC n'ont pas été affectées par l'application d'AG₃ par pulvérisation chez les trois génotypes analysés, tandis que l'inoculation par l'AM a provoqué un effet positif supplémentaire sur l'ACC, en particulier chez les AM-plantes éthylène-sensible (*Epi*) cultivées en conditions de salinité (100 mM NaCl).

En perspective, il serait intéressant :

- D'étudier ce travail afin de mieux caractériser le comportement physiologique de la tomate en conditions de salinité, en faisant varier, la concentration en NaCl dans le milieu de culture, et à différents de développement de la plante, et en faisant l'inoculation par d'autres champignons et en quantité variable.
- D'approfondir les résultats des interactions hormonales en utilisant d'autre mutants de tomate avec différentes mutations.
- D'élucider les relations entre les différentes hormones et leurs rôles sur la croissance chez la tomate.
- Il sera intéressant d'étudier et comparer à l'échelle moléculaire et génétique le rôle d'AG₃ chez les halophytes comme étant des plantes tolérantes à la forte salinité et dont le but de les comparer avec les glycophytes.

- Vérifier la validité des résultats obtenus en conditions contrôlées, en procédant à des essais à plus grande échelle (culture en champ), étape obligatoire pour confirmer le potentiel agronomique des plantes de la tomate.

Références Bibliographiques

Abdel-Hamid, A. M. E., Mohamed, H. I., 2014. The effect of the exogenous gibberellic acid on two salt stressed barley cultivars. *Eur. Sci. J.* 10, 228-245.

Abdel-Latef, A. A. H., Chaoxing, H., 2011. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, antioxidant enzymes activity and fruit yield of tomato grown under salinity stress. *Sci. Hort.* 127, 228-233.

Abdel-Latef, A. A. H., Chaoxing., 2014. "Does inoculation with *Glomus mosseae* improve salt tolerance in pepper plants?." *J. Plant Growth Regul.* 33, 644-653.

Abdoli, M., Saeidi, M., Azhand, M., Jalali-Honarmand, S., Esfandiari, E., Shekari, F., 2013. The effects of different levels of salinity and indole-3-acetic acid (IAA) on early growth and germination of wheat seedling. *J. Stress Physiol. Biochem.* 9, 329-38.

Abeles, F. B., Morgan, P.W., Saltveit, M. E. Jr., 1992. *Ethylene in plant biology*, 2nd edn. Academic, San Diego.

Achard, P., Baghour, M., Chapple, A., Hedden, P., Van Der Straeten, D., et al., 2007. The plant stress hormone ethylene controls floral transition via DELLA-dependent regulation of floral meristem-identity genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 6484-6489.

Achard, P., Cheng, H., De Grauwe, L., Decat, J., Schoutteten, H. and Moritz, T., 2006. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science*, 311, 91-94.

Achard, P., Vriegen, W. H., Van Der Straeten D., Harberd, N. P., 2003. Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor function. *Plant Cell* 15, 816-825.

Afzal, I., Basra, S. M. A., and Iqbal, A., 2005. The effects of seed soaking with plant growth regulators on seedling vigour of wheat under salinity stress. *J. Stress Physiol. Biochem.* 1, 6-14.

Agrios, G. N., 2005. *Plant Pathology* 5th ed. Elsevier, Burlington, MA, USA.

Albacete, A., Ghanem, M. E., Martínez-Andújar, C., Acosta, M., Sánchez-Bravo, J., Martínez, V., Lutts, S., Dodd, I. C., Pérez-Alfocea, F., 2008. Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *J. Exp. Bot.* 59, 4119-4131.

Albacete, A., Martínez-Andujar, C., Ghanem, M. E., Acosta, M., Sánchez-Bravo, J., Asins, M. J., Cuartero, J., Dodd, I. C., Pérez-Alfocea, F., 2009. Rootstock-mediated changes in xylem ionic and hormonal status are correlated with delayed leaf senescence and increased leaf area and crop productivity in salinised tomato. *Plant Cell Environ.* 32, 928-938.

Al-Karaki, G. N., 2000. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza* 10, 51-54.

Allah, E. F. A., Hashem, A., Alqarawi, A. A., Bahkali, A. H., Alwhibi, M. S., 2015. Enhancing growth performance and systemic acquired resistance of medicinal plant *Sesbania sesban* (L.) Merr using arbuscular mycorrhizal fungi under salt stress. *Saudi J. Biol. Sci.* 22, 274-283.

Alonso-Ramírez, A., Rodríguez, D., Reyes, D., Jiménez, J. A., Nicolás, G., López-Climent, M., ... & Nicolás, C., 2009. Evidence for a role of gibberellins in salicylic acid-modulated early plant responses to abiotic stress in *Arabidopsis* seeds. *Plant Physiol.* 150, 1335-1344.

Amjad, M., Akhtar, J., Anwar-ul-Haq, M., Yang, A., Akhtar, S. S., & Jacobsen, S. E., 2014. Integrating role of ethylene and ABA in tomato plants adaptation to salt stress. *Sci. Hort.* 172, 109-116.

Argueso, C. T., Ferreira, F. J., & Kieber, J. J., 2009. Environmental perception avenues: the interaction of cytokinin and environmental response pathways. *Plant, Cell Environ.* 32, 1147-1160.

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

Aroca, R., Ruiz-Lozano, J. M., Zamarreño, Á. M., Paz, J. A., García-Mina, J. M., Pozo, M. J., & López-Ráez, J. A., 2013. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants. *J. Plant Physiol.* 47-55.

Arshi, A., Abdin, M. Z., & Iqbal, M., 2005. Ameliorative effects of CaCl₂ on growth, ionic relations, and proline content of senna under salinity stress. *J. Plant nutrition*, 28, 101-125.

Ashraf, M., Karim, F., & Rasul, E., 2002. Interactive effects of gibberellic acid (GA₃) and salt stress on growth, ion accumulation and photosynthetic capacity of two spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. *Plant Growth Regul.* 36, 49-59.

Augé, R. M., Toler, H. D., Sams, C. E., & Nasim, G., 2008. Hydraulic conductance and water potential gradients in squash leaves showing mycorrhiza-induced increases in stomatal conductance. *Mycorrhiza*, 18, 115-121.

Augé, R. M., Toler, H. D., Saxton, A. M., 2014. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and osmotic adjustment in response to NaCl stress: a meta-analysis. *Front. Plant Sci.* 5, article 562.

Bach Allen, E. D. I. T. H., Cunningham, G. L., 1983. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Distichlis spicata* under three salinity levels. *New Phytol.* 93, 227-236.

Baker, N. R., 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 89-113.

Bandurska, H., and Stroiński, A., 2005. The effect of salicylic acid on barley response to water deficit. *Acta Physiol. Plant.* 27, 379-386.

Barker, S. J., Tagu, D., 2000. The roles of auxins and cytokinins in mycorrhizal symbioses. *J. Plant Growth Regul.* 19, 144-154.

Beaudoin, N., Serizet, C., Gosti, F., and Giraudat, J., 2000. Interactions between abscisic acid and ethylene signaling cascades. *Plant Cell* 12, 1103-1115.

Beckers, G. J., Spoel, S. H., 2006. Fine-tuning plant defence signalling: salicylate versus jasmonate. *Plant Biol.* 8, 1-10.

Bitterlich, M., Krügel, U., Boldt-Burisch, K., Franken, P., & Kühn, C., 2014. The sucrose transporter SISUT2 from tomato interacts with brassinosteroid functioning and affects arbuscular mycorrhiza formation. *The Plant J.* 78, 877-889.

- Blaha, G., Stelzl, U., Spahn, C. M., Agrawal, R. K., Frank, J., & Nierhaus, K. H., 2000. [19] Preparation of functional ribosomal complexes and effect of buffer conditions on tRNA positions observed by cryoelectron microscopy. *Method Enzymol.* 317, 292-309.
- Bonfante, P., and A. Genre., 2010. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nat. Commun.* 1, 1-11.
- Borsani, O., Valpuesta, V., & Botella, M. A., 2001. Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiol.* 126, 1024-1030.
- Bostock, R. M., Karban, R., Thaler, J. S., Weyman, P. D., & Gilchrist, D., 2001. Signal interactions in induced resistance to pathogens and insect herbivores. *Euro. J. Plant Pathol.* 107, 103-111.
- Brogliè, L. A. D., Guérout, D., & Buchard, S., 2005. Tomates d'hier et d'aujourd'hui. Hoëbeke.
- Bucher, M., Hause, B., Krajinski, F., & Küster, H., 2014. Through the doors of perception to function in arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 204, 833-840.
- Buée, L., Bussiere, T., Buée-Scherrer, V., Delacourte, A., & Hof, P. R., 2000. Tau protein isoforms, phosphorylation and role in neurodegenerative disorders. *Brain Res. Rev.* 33, 95-130.
- Cabot, C., Sibole, J.V., Barcelo, J., and Poschenrieder, C., 2009. Abscisic Acid decreases leaf Na⁺ exclusion in salt-treated *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Growth Regul.* 28, 187-192.
- 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.
- Chatrath, A., Mandal, P. K., & Anuradha, M., 2000. Effect of secondary salinization on photosynthesis in fodder oat (*Avena sativa* L.) genotypes. *J. Agron. Crop Sci.* 184, 13-16.
- Chaves, M. M., Flexas, J., & Pinheiro, C., 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann. Bot.* 103, 551-560.

- Cheng, W. H., Chiang, M. H., Hwang, S. G., and Lin, P. C., 2009. Antagonism between abscisic acid and ethylene in *Arabidopsis* acts in parallel with the reciprocal regulation of their metabolism and signaling pathways. *Plant Mol. Biol.* 71, 61-80.
- Cohen, J. D., & Bandurski, R. S., 1982. Chemistry and physiology of the bound auxins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 403-430.
- Colebrook, E. H., Thomas, S. G., Phillips, A. L., & Hedden, P., 2014. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *J. Exp. Biol.* 217, 67-75.
- Colla, G., Roupael, 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. *Biology and Fertility of Soils*, 44, 501-509.
- Cosme, M., & Wurst, S., 2013. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi, rhizobacteria, soil phosphorus and plant cytokinin deficiency change the root morphology, yield and quality of tobacco. *Soil Biol. Biochem.* 57, 436-443.
- Cosme, M., Ramireddy, E., Franken, P., Schmülling, T., Wurst, S., 2016. Shoot-and root-borne cytokinin influences arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 26, 709-720.
- Coupe, S.A., Palmer, B.G., Lake, J.A., Overy, S.A., Oxborough, K. and Woodward, F.I., 2006. Systemic signalling of environmental cues in *Arabidopsis* leaves. *J. Exp. Bot.* 57, 329-341.
- Cramer, G.R. and Quarrie, S.A., 2002. Abscisic Acid is correlated with the leaf growth inhibition of four genotypes of maize differing in their response to salinity. *Funct. Plant Biol.* 29, 111-115.
- Danneberg, G., Latus, C., Zimmer, W., Hundeshagen, B., Schneider-Poetsch, H. J., & Bothe, H., 1993. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.). *J. Plant Physiol.* 141, 33-39.
- Dar, T. A., Uddin, M., Khan, M. M. A., Hakeem, K. R., & Jaleel, H., 2015. Jasmonates counter plant stress: a review. *J. Environ. Exp. Bot.* 115, 49-57.

- De Grauwe, L., Dugardeyn, J., & Van Der Straeten, D., 2008. Novel mechanisms of ethylene-gibberellin crosstalk revealed by the *gai eto2-1* double mutant. *Plant Signaling & Behavior*, 3, 1113-1115.
- Derksen, H., Rampitsch, C., & Daayf, F., 2013. Signaling cross-talk in plant disease resistance. *Plant Sci.* 207, 79-87.
- Dodd, A. N., Salathia, N., Hall, A., Kévei, E., Tóth, R., Nagy, F., ... & Webb, A. A., 2005. Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science*, 309, 630-633.
- Drüge, U., & Schonbeck, F., 1992. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection on transpiration, photosynthesis and growth of flax (*Linum usitatissimum* L.) in relation to cytokinin levels. *J. Plant Physiol.* 141, 40-48.
- Du, H., Liu, H., & Xiong, L., 2013. Endogenous auxin and jasmonic acid levels are differentially modulated by abiotic stresses in rice. *Front. Plant Sci.* 4, 397.
- Du, Z., Hu, B., Shi, A., Ma, X., Cheng, Y., Chen, P., ... & Ruan, R., 2012. Cultivation of a microalga *Chlorella vulgaris* using recycled aqueous phase nutrients from hydrothermal carbonization process. *Bioresource Technol.* 126, 354-357.
- Dunlap, J. R., & Binzel, M. L., 1996. NaCl reduces indole-3-acetic acid levels in the roots of tomato plants independent of stress-induced abscisic acid. *Plant Physiol.* 112, 379-384.
- Eklöf, S., Astot, C., Blackwell, J., Moritz, T., Olsson, O., & Sandberg, G., 1997. Auxin-cytokinin interactions in wild-type and transgenic tobacco. *Plant and Cell Physiol.* 38, 225-235.
- El-Iklil, Y., Karrou, M., & Benichou, M., 2000. Salt stress effect on epinasty in relation to ethylene production and water relations in tomato. *Agronomie*, 20, 399-406.
- Estrada, B., Aroca, R., Maathuis, F. J., Barea, J. M., & Ruiz-Lozano, J. U. A. N., 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.
- Estrada-Luna, A. A., Davies, F. T., 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi influence water relations, gas exchange, abscisic acid and growth of micropropagated chile ancho pepper (*Capsicum annuum*) plantlets during acclimatization and post acclimatization. *J. Plant Physiol.* 160, 1073-1083.

- Etemadi, M., Gutjahr, C., Couzigou, J. M., Zouine, M., Lauressergues, D., Timmers, A., ... & Combiér, J. P., 2014. Auxin perception is required for arbuscule development in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiol.* 166, 281-292.
- Evelin, H., Giri, B., & Kapoor, R., 2012. Contribution of *Glomus intraradices* inoculation to nutrient acquisition and mitigation of ionic imbalance in NaCl-stressed *Trigonella foenum-graecum*. *Mycorrhiza* 22, 203-217.
- Evelin, H., Kapoor, R., & Giri, B., 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review. *Ann. Bot.* 104, 1263-1280.
- Fahad, S., & Bano, A., 2012. Effect of salicylic acid on physiological and biochemical characterization of maize grown in saline area. *Pak. J. Bot.* 44, 1433-1438.
- Fahad, S., Hussain, S., Bano, A., Saud, S., Hassan, S., Shan, D., ... & Tabassum, M. A., 2015. Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment. *Environ. Sci. Pollution Res.* 22, 4907-4921.
- Feng, G., Zhang, F., Li, X., Tian, C., Tang, C., & Rengel, Z., 2002. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza*, 12, 185-190.
- Feng, J., & Barker, A. V., 1992. Ethylene evolution and ammonium accumulation by nutrient-stressed tomato plants. *J. Plant Nut.* 15, 137-153.
- Fernández, I., Merlos, M., López-Ráez, J. A., Martínez-Medina, A., Ferrol, N., Azcón, C., ... & Pozo, M. J., 2014. Defense related phytohormones regulation in arbuscular mycorrhizal symbioses depends on the partner genotypes. *J. Chem. Ecol.* 40, 791-803.
- Fleet, C. M., & Sun, T. P., 2005. A DELLAcate balance: the role of gibberellin in plant morphogenesis. *Curr. Opin Plant Biol.* 8, 77-85.
- Floss, D. S., Levy, J. G., Lévesque-Tremblay, V., Pumplin, N., Harrison, M. J., 2013. DELLA proteins regulate arbuscule formation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 110, E5025-E5034.
- Foo, E., Ross, J. J., Jones, W. T., & Reid, J. B., 2013. Plant hormones in arbuscular mycorrhizal symbioses: an emerging role for gibberellins. *Ann. Bot.* 111, 769-779.

Frigerio, M., Alabadí, D., Pérez-Gómez, J., García-Cárcel, L., Phillips, A. L., Hedden, P., & Blázquez, M. A., 2006. Transcriptional regulation of gibberellin metabolism genes by auxin signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 142, 553-563.

Fuentes, S., Ljungb, K., Sorefana, K., Alveya, E., Harberdc, N. P., Stergaard, L., 2012. Fruit growth in *Arabidopsis* occurs via DELLA-dependent and DELLA-independent gibberellin responses. *Plant Cell* 24, 3982-3996.

Fujisawa, M., Shima, Y., Higuchi, N., Nakano, T., Koyama, Y., Kasumi, T., Ito, Y., 2012. Direct targets of the tomato-ripening regulator *RIN* identified by transcriptome and chromatin immunoprecipitation analyses. *Planta* 235, 1107-1122.

Fusconi, A., 2014. Regulation of root morphogenesis in arbuscular mycorrhizae: what role do fungal exudates, phosphate, sugars and hormones play in lateral root formation?. *Ann. Bot.* 113, 19-33.

Gamalero, E., & Glick, B. R., 2012. Ethylene and abiotic stress tolerance in plants. In environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change, 395-412. Springer New York.

García-Hurtado, N., Carrera, E., Ruiz-Rivero, O., López-Gresa, M. P., Hedden, P. F., and García-Martínez, J. L., 2012. The characterization of transgenic tomato overexpressing gibberellin 20-oxidase reveals induction of parthenocarpic fruit growth, higher yield, and alteration of the gibberellin biosynthetic pathway. *J. Exp. Bot.* 63, 5803-5813.

Ghanem, M. E., Albacete, A., Martínez-Andújar, C., Acosta, M., Romero-Aranda, R., Dodd, I. C., Lutts, S., Pérez-Alfocea, F., 2008. Hormonal changes during salinity-induced leaf senescence in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *J. Exp. Bot.* 59, 3039-3050.

Gharbi, E., Martínez, J. P., Benahmed, H., Fauconnier M. L., Lutts, S., Quinet, M., 2016. Salicylic acid differently impacts ethylene and polyamine synthesis in the glycophyte *Solanum lycopersicum* and the wild-related halophyte *Solanum chilense* exposed to mild salt stress. *Physiol. Plant.* 158, 152-167.

Ghosh, S., Mitra, S., & Paul, A., 2015. Physiochemical studies of sodium chloride on mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek) and its possible recovery with spermine and gibberellic acid. *Sci. World J.* 2015.

Giovannetti, M., & Mosse, B., 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New phytol.* 84, 489-500.

Giri, B., & Mukerji, K. G., 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.

Giri, B., Kapoor, R., & Mukerji, K. G., 2003. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and salinity on growth, biomass, and mineral nutrition of *Acacia auriculiformis*. *Biol. 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. *Microb. Ecol.* 54, 753-760.

Gomez-Cadenas, A., Arbona, V., Jacas, J., Primo-Millo, E., & Talon, M., 2003. Abscisic acid reduces leaf abscission and increases salt tolerance in citrus plants. *J. Plant Growth Regul.* 21, 234-240.

Gómez-Cadenas, A., Tadeo, F. R., Primo-Millo, E., & Talon, M., 1998. Involvement of abscisic acid and ethylene in the responses of citrus seedlings to salt shock. *Physiol. Plant.* 103, 475-484.

Gonai, T., Kawahara, S., Tougou, M., Satoh, S., Hashiba, T., Hirai, N., ... & Yoshioka, T., 2004. Abscisic acid in the thermoinhibition of lettuce seed germination and enhancement of its catabolism by gibberellin. *J. Exp. Bot.* 55, 111-118.

Grasselly, D., Letard, M., Navez, B., Bertin, N., & Aubert, C., 2000. *Tomate: Pour un produit de qualité.* CTIFL.

Groen, S. C., & Whiteman, N. K., 2014. The evolution of ethylene signaling in plant chemical ecology. *J. Chem. Ecol.* 40, 700-716.

Gupta, R., & Chakrabarty, S. K., 2013. Gibberellic acid in plant: still a mystery unresolved. *Plant Signaling & Behavior*, 8, (e) 25504.

- Gurmani, A. R., Bano, A., Khan, S. U., Din, J., & Zhang, J. L., 2011. Alleviation of salt stress by seed treatment with abscisic acid (ABA), 6-benzylaminopurine (BA) and chlormequat chloride (CCC) optimizes ion and organic matter accumulation and increases yield of rice (*Oryza sativa* L.). *Aust. J. Crop Sci.* 5, 1278.
- Gutjahr C., 2014. Phytohormone signaling in arbuscular mycorrhiza development. *Curr. Opin. Plant Biol.* 20, 26-34.
- Gutjahr, C., Gobbato, E., Choi, J., Riemann, M., Johnston, M. G., Summers, W., ... & Acosta, I., 2015. Rice perception of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi requires the karrikin receptor complex. *Science*, 350, 1521-1524.
- Hachicha, M., Job, J. O., & Mtimet, A., 1994. Saline soil and salinization in Tunisia. *Soil of Tunisia*, 15, 271-341.
- Hajiboland, R., 2013. Role of arbuscular mycorrhiza in amelioration of salinity. In *salt stress in plants*, 301-354. Springer New York.
- 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 Soil* 331, 313-327.
- Hamayun, M., Khan, S. A., Khan, A. L., Shin, J. H., Ahmad, B., Shin, D. H., & Lee, I. J., 2010. Exogenous gibberellic acid reprograms soybean to higher growth and salt stress tolerance. *J. Agr. Food chem.* 58, 7226-7232.
- Hammer, E. C., Nasr, H., Pallon, J., Olsson, P. A., & Wallander, H., 2011. Elemental composition of arbuscular mycorrhizal fungi at high salinity. *Mycorrhiza*, 21, 117-129.
- Hanlon, M. T., & Coenen, C., 2011. Genetic evidence for auxin involvement in arbuscular mycorrhiza initiation. *New Phytol.* 189, 701-709.
- Hasegawa, T., Takeuchi, A., Miyaishi, O., Hengyi, X. I. A. O., Jalin, M. A. O., & ISOBE, K. I., 2000. PTRF (polymerase I and transcript-release factor) is tissue-specific and interacts with the BFCOL1 (binding factor of a type-I collagen promoter) zinc-finger transcription factor which binds to the two mouse type-I collagen gene promoters. *Biochem. J.* 347, 55-59.
- Hause, B., & Fester, T., 2005. Molecular and cell biology of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Planta* 221, 184-196.

Hause, B., Mrosk, C., Isayenkov, S., & Strack, D., 2007. Jasmonates in arbuscular mycorrhizal interactions. *Phytochemistry* 68, 101-110.

Hause, B., Stenzel, I., Miersch, O., Maucher, H., Kramell, R., Ziegler, J., & Wasternack, C., 2000. Tissue-specific oxylipin signature of tomato flowers: allene oxide cyclase is highly expressed in distinct flower organs and vascular bundles. *The Plant J.* 24, 113-126.

Hayat, Q., Hayat, S., Irfan, M. and Ahmad, A., 2010. Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: A review. *Environ. Exp. Bot.* 68, 14-25.

Hedden, P., & Phillips, A. L., 2000. Gibberellin metabolism: new insights revealed by the genes. *Trends in plant science* 5, 523-530.

Hedden, P., & Thomas, S. G., 2012. Gibberellin biosynthesis and its regulation. *Biochem. J.* 444, 11-25.

Heinrich, B., 2013. *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation.* Springer Science & Business Media.

Heinrich, M., Hettenhausen, C., Lange, T., Wünsche, H., Fang, J., Baldwin, I. T., Wu, J., 2013. High levels of jasmonic acid antagonize the biosynthesis of gibberellins and inhibit the growth of *Nicotiana attenuata* stems. *Plant J.* 73, 591-606.

Helliwell, C. A., Sullivan, J. A., Mould, R. M., Gray, J. C., Peacock, W. J., & Dennis, E. S., 2001. A plastid envelope location of Arabidopsis ent-kaurene oxidase links the plastid and endoplasmic reticulum steps of the gibberellin biosynthesis pathway. *The Plant J.* 28, 201-208.

Herrera-Medina J., Gagnon, H., Piché, Y., Ocampo, J. A., Garcí, J. M., & Vierheilig, H., 2003. Root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi is affected by the salicylic acid content of the plant. *Plant Sci.* 164, 993-998.

Herrera-Medina, M. J., Tamayo, M. I., Vierheilig, H., Ocampo, J. A., & García-Garrido, J. M., 2008. The jasmonic acid signalling pathway restricts the development of the arbuscular mycorrhizal association in tomato. *J. Plant Growth Reg.* 27, 221.

Hoagland, D. R., Aron, D., 1950. The water culture method for growing plants without soil. *Circ. Calif. Agric. Exp. Stn.* 347, 32pp.

- Hoffmann-Benning, S., & Kende, H., 1992. On the role of abscisic acid and gibberellin in the regulation of growth in rice. *Plant Physiol.* 99, 1156-1161.
- Hou, P., Li, Y., Zhang, X., Liu, C., Guan, J., Li, H., ... & Ge, J., 2013. Pluripotent stem cells induced from mouse somatic cells by small-molecule compounds. *Science*, 341, 651-654.
- Hou, X., Ding, L., Yu, H., 2013. Crosstalk between GA and JA signaling mediates plant growth and defence. *Plant Cell Rep.* 32, 1067-1074.
- Iqbal, M., & Ashraf, M., 2010. Changes in hormonal balance: a possible mechanism of pre-sowing chilling-induced salt tolerance in spring wheat. *J. Agr. Crop sci.* 196, 440-454.
- Iqbal, M., & Ashraf, M., 2013. Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. *Environ. Exp. Bot.* 86, 76-85.
- Iqbal, M., & Ashraf, M., 2013. Salt tolerance and regulation of gas exchange and hormonal homeostasis by auxin-priming in wheat. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 48, 1210-1219.
- Iqbal, N., Nazar, R., Khan, M. I. R., Masood, A., & Khan, N. A., 2012. Role of gibberellins in regulation of source-sink relations under optimal and limiting environmental conditions. *Curr. Sci.* 100, 998-1007.
- Iqbal, N., Umar, S., Khan, N. A., & Khan, M. I. R., 2014. A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: regulation of proline metabolism. *Environ. Exp. Bot.* 100, 34-42.
- Jahromi, F., Aroca, R., Porcel, R., Ruiz-Lozano, J. M., 2008. Influences of salinity on the in vitro development of *Glomus intraradices* and on the in vivo physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. *Microb. Ecol.* 55, 45-53.
- Javid, M. G., Sorooshzadeh, A., Moradi, F., Sanavy, S. A. M. M., & Allahdadi, I., 2011. The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. *Aust. J. Crop Sci.* 5, 726.
- Javid, M. G., Sorooshzadeh, A., Sanavy, S. A. M. M., Allahdadi, I., & Moradi, F., 2011. Effects of the exogenous application of auxin and cytokinin on carbohydrate accumulation in grains of rice under salt stress. *Plant Growth Reg.* 65, 305-313.

- Jiang, C., Belfield, E. J., Cao, Y., Smith, J. A. C., & Harberd, N. P., 2013. An Arabidopsis soil-salinity-tolerance mutation confers ethylene-mediated enhancement of sodium/potassium homeostasis. *The Plant Cell* 25, 3535-3552.
- Jones, J., Clairmont, L., Macdonald, E. S., Weiner, C. A., Emery, R. J., & Guinel, F. C., 2015. E151 (sym15), a pleiotropic mutant of pea (*Pisum sativum* L.), displays low nodule number, enhanced mycorrhizae, delayed lateral root emergence, and high root cytokinin levels. *J. Exp. Bot.* 66, 4047-4059.
- 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.
- Kanai, S., Moghaieb, R. E., El-Shemy, H. A., Panigrahi, R., Mohapatra, P. K., Ito, J., ... & Fujita, K., 2011. Potassium deficiency affects water status and photosynthetic rate of the vegetative sink in green house tomato prior to its effects on source activity. *Plant Sci.* 180, 368-374.
- Kapoor, R., Evelin, H., Mathur, P., & Giri, B., 2013. Arbuscular mycorrhiza: approaches for abiotic stress tolerance in crop plants for sustainable agriculture. In *plant acclimation to environmental stress*, 359-401. Springer New York.
- 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. *Sci. Hort.* 121, 1-6.
- Kaya, C., Tuna, A. L., & Yokaş, I., 2009. The role of plant hormones in plants under salinity stress. In *salinity and water stress*, 45-50. Springer Netherlands.
- Kazan, K., & Lyons, R., 2014. Intervention of phytohormone pathways by pathogen effectors. *The Plant Cell* 26, 2285-2309.
- Kazan, K., 2015. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance. *Trends in plant science*, 20, 219-229.
- Keskin, B. C., Saikaya, A. T., Yuksel, B., Memoh, A. R., 2010. Abscisic acid regulated gene expression in bread wheat. *Aust. J. Crop Sci.* 4, 617-625.
- Khalloufi, M., Martínez-Andújar, C., Lachaâl, M., Karray-Bouraoui, N., Pérez-Alfocea, F., & Albacete, A., 2017. The interaction between foliar GA3 application and arbuscular

mycorrhizal fungi inoculation improves growth in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants by modifying the hormonal balance. *J. Plant Physiol.* 214, 134-144.

Khan, A. A., Akbar, M., & Seshu, D. V., 1987. Ethylene as an indicator of salt tolerance in rice. *Crop Sci.* 27, 1242-1247.

Kieber, J. J., & Schaller, G. E., 2014. Cytokinins. *The Arabidopsis Book*, 12, ed 168.

Kilian, J., Whitehead, D., Horak, J., Wanke, D., Weini, S., Batistic, O., D'Angelo, C., Bornberg-Bauer, E., Kudla, J., and Harter, K., 2007. The AtGenExpress global stress expression data set: protocols, evaluation and model data analysis of UV-B light, drought and cold stress responses. *Plant J.* 50, 347-363.

Kloppholz, S., Kuhn, H., & Requena, N., 2011. A secreted fungal effector of *Glomus intraradices* promotes symbiotic biotrophy. *Curr. Biol.* 21, 1204-1209.

Kohler, J., Hernandez, J. A., Caravaca, F., Roldán, A., 2008. PGPR and AM fungi modify alleviation biochemical mechanisms in water-stressed plants. *Funct. Plant Biol.* 35, 141-151.

Kumar, V., Irfan, M., Ghosh, S., Chakraborty, N., Chakraborty, S., Datta, A., 2016. Fruit ripening mutants reveal cell metabolism and redox state during ripening. *Protoplasma* 253, 581-594.

LeNoble, M. E., Spollen, W. G., and Sharp, R. E., 2004. Maintenance of shoot growth by endogenous ABA: genetic assessment of the involvement of ethylene suppression. *J. Exp. Bot.* 55, 237-245.

Leslie, C. A., & Romani, R. J., 1986. Salicylic acid: a new inhibitor of ethylene biosynthesis. *Plant Cell Rep.* 5, 144-146.

Li, H., Johnson, P., Stepanova, A., Alonso, J. M., and Ecker, J. R., 2004. Convergence of signaling pathways in the control of differential cell growth in Arabidopsis. *Dev. Cell* 7, 193-204.

Li, S., Xu, C., Yang, Y., & Xia, G., 2010. Functional analysis of TaDi19A, a salt-responsive gene in wheat. *Plant, Cell & Environ.* 33, 117-129.

Llanes, A., Andrade, A., Alemano, S., Luna, V., 2016. Alterations of Endogenous Hormonal Levels in Plants under Drought and Salinity. *Am. J. Plant Sci.* 7, 1357.

- Lockhart, J., 2013. Salt of the earth: ethylene promotes salt tolerance by enhancing Na/K homeostasis. *Plant Cell* 25, 3150.
- Ludwig-Müller, J., 2011. Auxin conjugates: their role for plant development and in the evolution of land plants. *J. Exp. Bot.* 62, 1757-1773.
- Ludwig-Müller, J., Auer, S., Jülke, S., & Marschollek, S., 2017. Manipulation of auxin and cytokinin balance during the *plasmodiophora brassicae-Arabidopsis thaliana* interaction. *Auxins and cytokinins in Plant Biology: Methods and Protocols*, 41-60.
- Ludwig-Müller, J., Epstein, E., & Hilgenberg, W., 1996. Auxin-conjugate hydrolysis in *Chinese cabbage*: Characterization of an amidohydrolase and its role during infection with clubroot disease. *Physiol. Plant.* 97, 627-634.
- Luo, X., Chen, Z., Gao, J., & Gong, Z., 2014. Abscisic acid inhibits root growth in *Arabidopsis* through ethylene biosynthesis. *Plant J.* 79, 44-55.
- Maathuis, F. J., 2009. Physiological functions of mineral macronutrients. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12, 250-258.
- Maggio, A., Barbieri, G., Raimondi, G., & De Pascale, S., 2010. Contrasting effects of GA₃ treatments on tomato plants exposed to increasing salinity. *J. Plant Growth Reg.* 29, 63-72.
- Martel, C., Vrebalov, J., Tafelmeyer, P., Giovannoni, J. J., 2011. The tomato MADS-Box transcription factor RIPENING INHIBITOR interacts with promoters involved in numerous ripening processes in a COLORLESS NON RIPENING-dependent manner. *Plant Physiol.* 157, 1568-1579.
- Martín Rodríguez, J. A., Morcillo, R. L., Vierheiliga, H., Ocampo, J. A., Ludwig-Müller, J., García-Garrido, J. M., 2010. Mycorrhization of the *notabilis* and *sitiens* tomato mutants in relation to abscisic acid and ethylene contents. *J. Plant Physiol.* 167, 606-613.
- Martínez-Medina, A., Pascual, J. A., Pérez-Alfocea, F., Albacete, A., and Roldán, A., 2010. *Trichoderma harzianum* and *Glomus intraradices* modify the hormone disruption induced by *Fusarium oxysporum* infection in melon plants. *Phytopathology* 100, 682-688.

- Martín-Rodríguez, J. A., Huertas, R., Ho-Plágaro, T., Ocampo, J. A., Turečková, V., Tarkowská, D., Ludwig-Müller, J., García-Garrido, J. M., 2016. Gibberellin-Abscisic Acid balances during arbuscular mycorrhiza formation in tomato. *Front. Plant Sci.* 7, Article 1273.
- Martín-Rodríguez, J. Á., León-Morcillo, R., Vierheilig, H., Ocampo, J. A., Ludwig-Müller, J., & García-Garrido, J. M., 2011. Ethylene-dependent/ethylene-independent ABA regulation of tomato plants colonized by arbuscular mycorrhiza fungi. *New Phytol.* 190, 193-205.
- Martín-Rodríguez, J. A., Ocampo, J. A., Molinero-Rosales, N., Tarkowská, D., Ruíz-Rivero, O., García-Garrido, J. M., 2014. Role of gibberellins during arbuscular mycorrhizal formation in tomato: new insights revealed by endogenous quantification and genetic analysis of their metabolism in mycorrhizal roots. *Physiol. Plant.* 154, 66-81.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N., 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51, 659-668.
- Meixner, C., Ludwig-Müller, J., Miersch, O., Gresshoff, P., Staehelin, C., Vierheilig, H., 2005. Lack of mycorrhizal autoregulation and phytohormonal changes in the supernodulating soybean mutant *nts1007*. *Planta* 222, 709-715.
- Mengual, V. A., Serra, M. F., Marín, P. E., Casanova, A. M., Miret, J. J., & Cadenas, A. G., 2003. Influence of abscisic acid and other plant growth regulators on citrus defense mechanisms to salt stress. *Spanish J. Agr. Res.* 1, 59-65.
- Minguet, E. G., Alabadí, D., Blázquez, M. A., 2014. Gibberellin implication in plant growth and stress responses. In: L. S. P., Tran and S. Pal, (Eds.), *Phytohormones: A window to metabolism, signaling and biotechnological applications*. New York, pp. 119-161.
- Miransari, M., Abrishamchi, A., Khoshbakht, K., & Niknam, V., 2014. Plant hormones as signals in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Crit. Rev. Biotechnol.* 34, 123-133.
- Misratia, K. M., Ismail, M. R., Hakim, M. A., Musa, M. H., & Puteh, A., 2013. Effect of salinity and alleviating role of gibberellic acid (GA3) for improving the morphological, physiological and yield traits of rice varieties. *Aust. J. Crop Sci.* 7, 1682.
- Munné-Bosch, S., & Alegre, L., 2004. Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Functional Plant Biol.* 31, 203-216.

- Munns, R., & Tester, M., 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 651-681.
- Munteanu, V., Gordeev, V., Martea, R., & Duca, M., 2014. Effect of gibberellin cross talk with other phytohormones on cellular growth and mitosis to endoreduplication transition. *Int. J. Adv. Res. Biol. Sci.* 1, 136-153.
- Murkute, A. A., Sharma, S., & Singh, S. K., 2006. Studies on salt stress tolerance of citrus rootstock genotypes with arbuscular mycorrhizal fungi. *Sci. Hort.* 33, 70-76.
- Nadeem, S. M., Ahmad, M., Zahir, Z. A., Javaid, A., & Ashraf, M., 2014. The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. *Biotechnol. Adv.* 32, 429-448.
- Naqvi S. S. M., 1999. Plant hormone and stress phenomena. In *handbook of plant and crop stress*, New York, 709-730.
- Nemhauser, J. L., Hong, F., & Chory, J., 2006. Different plant hormones regulate similar processes through largely nonoverlapping transcriptional responses. *Cell*, 126, 467-475.
- O'Neill, D. P., Davidson, S. E., Clarke, V. C., Yamauchi, Y., Yamaguchi, S., Kamiya, Y., ... & Ross, J. J., 2010. Regulation of the gibberellin pathway by auxin and DELLA proteins. *Planta*, 232, 1141-1149.
- O'Brien, J. A., & Benková, E., 2013. Cytokinin cross-talking during biotic and abiotic stress responses. *Front. Plant Sci.* 4, 451.
- Peleg, Z., & Blumwald, E., 2011. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 14, 290-295.
- Pérez-Alfocea, F., Ghanem, M. E., Gómez-Cadenas, A., Dodd, I. C., 2011. Omics of root-to-shoot signaling under salt stress and water deficit. *Omics* 15, 893-901.
- Phillips, J., Hayman, D., 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *T. Brit. Mycol. Soc.* 55, 158-161.
- Pierik, R., Tholen, D., Poorter, H., Visser, E. J., & Voesenek, L. A., 2006. The janus face of ethylene: growth inhibition and stimulation. *Trends in Plant Sci.* 11, 176-183.

- Porcel, R., Aroca, R., & Ruiz-Lozano, J. M., 2012. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. *Rev. Agr. Sustainable Devel.* 32, 181-200.
- Porrás-Soriano, A., Soriano-Martín, 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. *J. Plant Physiol.* 166, 1350-1359.
- Pospíšilová, J., 2003. Participation of phytohormones in the stomatal regulation of gas exchange during water stress. *Biol. Plant.* 46, 491-506.
- Pozo, M. J., López-Ráez, J. A., Azcón-Aguilar, C., & García-Garrido, J. M., 2015. Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 205, 1431-1436.
- Pozo, M. J., Verhage, A., García-Andrade, J., García, J. M., & Azcón-Aguilar, C., 2009. Priming plant defence against pathogens by arbuscular mycorrhizal fungi. In *mycorrhizas-functional processes and ecological impact*, 123-135. Springer Berlin Heidelberg.
- Prakash, L., & Prathapasanan, G., 1990. NaCl-and gibberellic acid-induced changes in the content of auxin and the activities of cellulase and pectin lyase during leaf growth in rice (*Oryza sativa*). *Ann. Bot.* 65, 251-257.
- 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.
- Rahman, A., Amakawa, T., Goto, N., & Tsurumi, S., 2001. Auxin is a positive regulator for ethylene-mediated response in the growth of *Arabidopsis* roots. *Plant and Cell Physiol.* 42, 301-307.
- Rakitina, T. Y., Vlasov, P. V., Jalilova, F. K., & Kefeli, V. I., 1994. Abscisic acid and ethylene in mutants of *Arabidopsis thaliana* differing in their resistance to ultraviolet (UV-B) radiation stress. *Russ. J. Plant Physiol.* 41, 599-603.
- Reid, J. B., Davidson, S. E., & Ross, J. J., 2011. Auxin acts independently of DELLA proteins in regulating gibberellin levels. *Plant Signaling & Behavior*, 6, 406-408.
- Requena, N., Serrano, E., Ocón, A., & Breuninger, M., 2007. Plant signals and fungal perception during arbuscular mycorrhiza establishment. *Phytochemistry*, 68, 33-40.

Riefler, M., Novak, O., Strnad, M., & Schmülling, T., 2006. Arabidopsis cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism. *The Plant Cell*, 18, 40-54.

Rivero, R. M., Kojima, M., Gepstein, A., Sakakibara, H., Mittler, R., Gepstein, S., & Blumwald, E., 2007. Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 19631-19636.

Ross, J. J., O'Neill, D. P., Smith, J. J., Kerckhoffs, L. H. J., & Elliott, R. C., 2000. Evidence that auxin promotes gibberellin A1 biosynthesis in pea. *The Plant J.* 21, 547-552.

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.

Ruiz-Lozano, J. M., Azcon, R., & Gomez, M., 1996. Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species in *Lactuca sativa* plants. *Physiol. Plant.* 98, 767-772.

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.

Růžička, K., Ljung, K., Vanneste, S., Podhorská, R., Beeckman, T., Friml, J., & Benková, E., 2007. Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution. *The Plant Cell*, 19, 2197-2212.

Saeed, T., Hassan, I., Abbasi, N. A., & Jilani, G., 2014. Effect of gibberellic acid on the vase life and oxidative activities in senescing cut gladiolus flowers. *Plant Growth Reg.* 72, 89-95.

Saeedipour, S., 2011. Salinity tolerance of rice lines related to endogenous abscisic acid (ABA) level synthesis under stress. *Afr. J. Plant Sci.* 5, 628-633.

Saibo, N. J., Vriezen, W. H., Beemster, G. T., & Van Der Straeten, D., 2003. Growth and stomata development of Arabidopsis hypocotyls are controlled by gibberellins and modulated by ethylene and auxins. *The Plant J.* 33, 989-1000.

Sakhabutdinova, A. R., Fatkhutdinova, D. R., Bezrukova, M. V., & Shakirova, F. M., 2003. Salicylic acid prevents the damaging action of stress factors on wheat plants. *Bulg. J. Plant Physiol.* 21, 314-319.

Sannazzaro, A. I., Echeverría, M., Albertó, E. O., Ruiz, O. A., & Menéndez, A. B., 2007. Modulation of polyamine balance in *Lotus glaber* by salinity and arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiol. Biochem.* 45, 39-46.

Sannazzaro, A. I., Ruiz, O. A., Albertó, E. O., & Menéndez, A. B., 2006. Alleviation of salt stress in *Lotus glaber* by *Glomus intraradices*. *Plant Soil*, 285, 279-287.

Sauer, M., Robert, S., kleine-Vehn, J., 2013. Auxin: simply complicated. *J. Exp. Bot.* 64, 2565-2577.

Sawada, H., Shim, I. S., & Usui, K., 2006. Induction of benzoic acid 2-hydroxylase and salicylic acid biosynthesis-modulation by salt stress in rice seedlings. *Plant Sci.* 171, 263-270.

Sawada, Y., Tamada, M., Dubin-Thaler, B. J., Cherniavskaya, O., Sakai, R., Tanaka, S., & Sheetz, M. P., 2006. Force sensing by mechanical extension of the Src family kinase substrate p130 Cas. *Cell* 127, 1015-1026.

Selosse, M. A., Bessis, A., & Pozo, M. J., 2014. Microbial priming of plant and animal immunity: symbionts as developmental signals. *Trends Microbiol.* 22, 607-613.

Seo, M., Nambara, E., Choi, G., & Yamaguchi, S., 2009. Interaction of light and hormone signals in germinating seeds. *Plant Mol. Biol.* 69, 463.

Shaddad, M. A. K., HM, A. E. S., & Mostafa, D., 2013. Role of gibberellic acid (GA3) in improving salt stress tolerance of two wheat cultivars. *Int. J. Plant Physiol. Biochem.* 5, 50-57.

Shakirova, F. M., Sakhabutdinova, A. R., Bezrukova, M. V., Fatkhutdinova, R. A., & Fatkhutdinova, D. R., 2003. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. *Plant Sci.* 164, 317-322.

Sharp, R. E., 2002. Interaction with ethylene: changing views on the role of abscisic acid in root and shoot growth responses to water stress. *Plant, Cell Environ.* 25, 211-222.

Shaul-Keinan, O., Gadkar, V., Ginzberg, I., Grünzweig, J. M., Chet, I., Elad, Y., Wininger, S., Belausov, E., Eshed, Y., Ben, Tal. Y., Kapulnik, Y., 2002. Hormone concentrations in tobacco roots change during arbuscular mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices*. *New Phytol.* 154, 501-507.

- Sheng, M., Tang, M., Chen, 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.
- Singh, P., & Blanke, M. M., 2000. Deficiency of potassium but not phosphorus enhances root respiration. *Plant Growth Regul.* 32, 77-81.
- Song, S., Qi, T., Wasternack, C., & Xie, D., 2014. Jasmonate signaling and crosstalk with gibberellin and ethylene. *Curr. Opin. Plant Biol.* 21, 112-119.
- Stumpe, M., Carsjens, J. G., Stenzel, I., Göbel, C., Lang, I., Pawlowski, K., ... & Feussner, I., 2005. Lipid metabolism in arbuscular mycorrhizal roots of *Medicago truncatula*. *Phytochemistry*, 66, 781-791.
- Takatsuji, H., & Jiang, C. J., 2014. Plant hormone crosstalks under biotic stresses. In *phytohormones: a window to metabolism, signaling and biotechnological applications*, 323-350. Springer New York.
- Takeda, N., Handa, Y., Tsuzuki, S., Kojima, M., Sakakibara, H., and Kawaguchi, M., 2015. Gibberellins interfere with symbiosis signaling and gene expression and alter colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in *Lotus japonicas*. *Plant Physiol.* 167, 545-557.
- Tal, M., Katz, A., Heikin, H., & Dehan, K. (1979). Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato: proline accumulation in *Lycopersicum esculentum* mill., *L. Peruvianum* mill. L. and *Solanum pennelli* cor. treated with NaCl and polyethylene glycole. *New Phytol.* 82, 349-355.
- Tardieu, F., Parent, B., Simonneau, T., 2010. Control of leaf growth by abscisic acid: hydraulic or non-hydraulic processes? *Plant Cell Environ.* 33, 636-647.
- Tejeda-Sartorius, M., Martínez de la Vega, O., & Délano-Frier, J. P., 2008. Jasmonic acid influences mycorrhizal colonization in tomato plants by modifying the expression of genes involved in carbohydrate partitioning. *Physiol. Plant.* 133, 339-353.
- Tsuchisaka, A., & Theologis, A., 2004. Unique and overlapping expression patterns among the *Arabidopsis* 1-amino-cyclopropane-1-carboxylate synthase gene family members. *Plant Physiol.*, 136, 2982-3000.

Upreti, K. K., & Sharma, M., 2016. Role of plant growth regulators in abiotic stress tolerance. In *Abiotic Stress Physiology of Horticultural Crops*, 19-46. Springer India.

Van Rhijn, P., Goldberg, R. B., and Hirsch, A. M., 1998. *Lotus corniculatus* nodulation specificity is changed by the presence of a soybean lectin gene. *Plant Cell* 10, 1233-1249.

Vandenbussche, F., Vancompernelle, B., Rieu, I., Ahmad, M., Phillips, A., Moritz, T., ... & Van Der Straeten, D., 2007. Ethylene-induced Arabidopsis hypocotyl elongation is dependent on but not mediated by gibberellins. *J. Exp. Bot.* 58, 4269-4281.

Vandenbussche, F., Vriezen, W. H., Smalle, J., Laarhoven, L. J., Harren, F. J., & Van Der Straeten, D., 2003. Ethylene and auxin control the Arabidopsis response to decreased light intensity. *Plant Physiol.* 133, 517-527.

Velitchkova, M., & Fedina, I., 1998. Response of photosynthesis of *Pisum sativum* to salt stress as affected by methyl jasmonate. *Photosynthetica*, 35, 89-97.

Vierheilig, H., & Piche, Y., 2002. Signalling in arbuscular mycorrhiza: facts and hypotheses. In *flavonoids in cell function*, 23-39. Springer US.

Wang, H., Liang, X., Wan, Q., Wang, X. and Bi, Y., 2009. Ethylene and Nitric Oxide Are Involved in Maintaining Ion Homeostasis in *Arabidopsis callus* under Salt Stress. *Planta*, 230, 293-307.

Wang, K. L. C., Li, H., & Ecker, J. R., 2002. Ethylene biosynthesis and signaling networks. *The Plant Cell* 14, 131-151.

Wang, Y., & Wu, W. H., 2013. Potassium transport and signaling in higher plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 64, 451-476.

Wang, Y., Bao, Z., Zhu, Y., & Hua, J., 2009. Analysis of temperature modulation of plant defense against biotrophic microbes. *Mol. Plant-Microbe Interactions*, 22, 498-506.

Wang, Y., Mopper, S., & Hasenstein, K. H., 2001. Effects of salinity on endogenous ABA, IAA, JA, and SA in *Iris hexagona*. *J. Chem. Ecol.* 27, 327-342.

Wańkiewicz, A., Gładysz, O., Goliński, P., 2016. Participation of Phytohormones in Adaptation to Salt Stress. In *Plant Hormones under Challenging Environmental Factors*, 75-115. Springer Netherlands.

Wasternack, C., & Hause, B., 2013. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*. *Ann. Bot.* 111, 1021-1058.

Wasternack, C., 2014. Action of jasmonates in plant stress responses and development-applied aspects. *Biotechnol. Adv.* 32, 31-39.

Weiss, D., Ori, N., 2007. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones. *Plant Physiol.* 144, 1240-1246.

Wellburn, F. A., Wellburn, A. R., Stoddart, J. L., & Treharne, K. J., 1973. Influence of gibberellic and abscisic acids and the growth retardant, CCC, upon plastid development. *Planta* 111, 337-346.

Wen, F. P., Zhang, Z. H., Bai, T., Xu, Q., & Pan, Y. H., 2010. Proteomics reveals the effects of gibberellic acid (GA3) on salt-stressed rice (*Oryza sativa* L.) shoots. *Plant Sci.* 178, 170-175.

Werner, T., & Schmülling, T., 2009. Cytokinin action in plant development. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12, 527-538.

Weston, D. E., Elliott, R. C., Lester, D. R., Rameau, C., Reid, J. B., Murfet, I. C., & Ross, J. J., 2008. The pea DELLA proteins LA and CRY are important regulators of gibberellin synthesis and root growth. *Plant Physiol.* 147, 199-205.

Weston, D. E., Reid, J. B., & Ross, J. J., 2009. Auxin regulation of gibberellin biosynthesis in the roots of pea (*Pisum sativum*). *Functional Plant Biol.* 36, 362-369.

Wolbang, C. M., Chandler, P. M., Smith, J. J., & Ross, J. J., 2004. Auxin from the developing inflorescence is required for the biosynthesis of active gibberellins in barley stems. *Plant Physiol.* 134, 769-776.

Wu, Q. S., Zou, Y. N., & He, X. H., 2010. Contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of citrus seedlings under salt stress. *Acta Physiol. Plant.* 32, 297-304.

Yamaguchi, S., 2008. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 225-251.

- Yang, Z., Eticha, D., Albacete, A., Rao, I. M., Roitsch, T., and Horst, W. J., 2012. Physiological and molecular analysis of the interaction between aluminium toxicity and drought stress in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *J. Exp. Bot.* 63, 3109-3125.
- Yao, Q., Zhu, H. H., & Chen, J. Z., 2005. Growth responses and endogenous IAA and iPAs changes of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) seedlings induced by arbuscular mycorrhizal fungal inoculation. *Sci. Hort.* 105, 145-151.
- Yaxley, J. R., Ross, J. R., Sherriff, L. J., and Reid, J. B., 2001. Gibberellin biosynthesis mutations and root development in pea. *Plant Physiol.* 125, 627-633.
- Yin, C. C., Ma, B., Collinge, D. P., Pogson, B. J., He, S. J., Xiong, Q., ... & Wang, Y. Q., 2015. Ethylene responses in rice roots and coleoptiles are differentially regulated by a carotenoid isomerase-mediated abscisic acid pathway. *The Plant Cell* 27, 1061-1081.
- Yu, N., Luo, D., Zhang, X., Liu, J., Wang, W., Jin, Y., ... & Zeng, L., 2014. A DELLA protein complex controls the arbuscular mycorrhizal symbiosis in plants. *Cell Res.* 24, 130.
- Yuan, K., Rashotte, A. M., Wysocka-Diller, J. W., 2011. ABA and GA signaling pathways interact and regulate seed germination and seedling development under salt stress. *Acta Physiol. Plant* 33, 261-271.
- Zhang, J., Jia, W., Yang, J., & Ismail, A. M., 2006. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Res.* 97, 111-119.
- Zhao, X. C., & Schaller, G. E., 2004. Effect of salt and osmotic stress upon expression of the ethylene receptor ETR1 in *Arabidopsis thaliana*. *Febs Letters*, 562, 189-192.
- Zheng, X. Y., Spivey, N. W., Zeng, W., Liu, P. P., Fu, Z. Q., Klessig, D. F., ... & Dong, X., 2012. Coronatine promotes *Pseudomonas syringae* virulence in plants by activating a signaling cascade that inhibits salicylic acid accumulation. *Cell Host & Microbe*, 11, 587-596.
- Zörb, C., Geilfus, C. M., Mühlhling, K. H., & Ludwig-Müller, J., 2013. The influence of salt stress on ABA and auxin concentrations in two maize cultivars differing in salt resistance. *J. Plant Physiol.* 170, 220-224.
- Zuccarini, P., & Okurowska, P., 2008. Effects of mycorrhizal colonization and fertilization on growth and photosynthesis of sweet basil under salt stress. *J. Plant Nut.* 31, 497-513.