



Revoir

# Interactions bénéfiques plante-microbe et tolérance au stress dans le maïs

Saroj Burlakoti , Ananta R. Devkota, Shital Poudyal et Amita Kaundal \*

Département des plantes, des sols et du climat, Collège d'agriculture et de sciences appliquées, Université d'État de l'Utah, Logan, UT 84332, États-Unis ; saroj.burlakoti@usu.edu (SB); ananta.devkota@usu.edu (ARD); shital.poudyal@usu.edu (SP)

\* Correspondance : amita.kaundal@usu.edu

**Résumé :** Les microbes bénéfiques sont essentiels pour améliorer l'adaptation et la croissance des cultures sous divers stress. Ils améliorent l'absorption des nutriments, améliorent les réponses immunitaires des plantes et aident les plantes à tolérer des stress tels que la sécheresse, la salinité et la chaleur. Le potentiel de rendement de toute culture est considérablement influencé par les microbiomes associés et leur potentiel à améliorer la croissance dans différents environnements stressés. Il est donc crucial et passionnant de comprendre les mécanismes des interactions plantes-microbes.

Le maïs (*Zea mays* L.) est l'un des principaux aliments de base dans le monde, avec le blé et le riz.

Le maïs est également une culture industrielle à l'échelle mondiale, contribuant à 83 % de sa production pour être utilisée dans les industries de l'alimentation animale, de l'amidon et des biocarburants. Le maïs nécessite une fertilisation azotée importante pour atteindre une croissance et un rendement optimaux. Les plants de maïs sont très sensibles aux stress liés à la chaleur, à la salinité et à la sécheresse et nécessitent des méthodes innovantes pour atténuer les effets néfastes des stress environnementaux et réduire l'utilisation d'engrais chimiques. Cette revue résume notre compréhension actuelle des interactions bénéfiques entre les plants de maïs et des microbes spécifiques. Ces microbes bénéfiques améliorent la résilience des plantes au stress et augmentent la productivité. Par exemple, ils régulent le transport des électrons, régulent négativement la catalase et régulent positivement les antioxydants. Nous examinons également le rôle des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) dans l'amélioration de la tolérance au stress du maïs. De plus, nous explorons l'application de ces microbes dans la production de maïs et identifions les principales lacunes dans les connaissances qui doivent être comblées pour utiliser pleinement le potentiel des microbes bénéfiques.

**Mots clés :** stress abiotique et biotique ; microbes bénéfiques; tolérance au stress; maïs; les rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) ; AMF ; mycorhize



Référence : Burlakoti, S. ; Devkota, AR ; Poudyal, S. ; Kaundal, A. Bénéfique Interactions plantes-microbes et stress Tolérance dans le maïs. Appl. Microbiol. 2024, 4, 1000-1015. <https://doi.org/10.3390/applmicrobiol4030068>

Rédactrice académique : Sabina Fijan

Reçu : 4 juin 2024

Révisé : 18 juin 2024

Accepté : 20 juin 2024

Publié : 25 juin 2024



Copyright : © 2024 par les auteurs. Licencié MDPI, Bâle, Suisse.

Cet article est un article en libre accès distribué selon les termes et conditions des Creative Commons

Licence d'attribution (CC BY) (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

## 1. Introduction

Le maïs (*Zea mays* L.), aux côtés du blé et du riz, constitue l'un des principaux aliments de base dans le monde, avec une production mondiale de 1 147,7 millions de tonnes en 2020 [1].

Le maïs est devenu une culture industrielle de premier plan à l'échelle mondiale, avec 83 % de sa production destinée aux industries de l'alimentation animale, de l'amidon et des biocarburants. Parmi les 125 pays en développement, environ 75 considèrent le maïs comme une culture de base, contribuant à 70 % de la production mondiale de maïs provenant de ces pays [2]. Le maïs est une culture gourmande en azote qui nécessite une quantité importante de fertilisation azotée pour atteindre une croissance et un rendement optimaux, en particulier pendant ses stades végétatifs et précoces de reproduction, qui sont plus sensibles aux besoins en azote. Un apport insuffisant d'azote au cours de ces phases limite le développement des plantes, réduit l'efficacité photosynthétique et, finalement, diminue le rendement en grains [3,4]. De plus, les cultures de maïs sont extrêmement sensibles aux stress liés à la chaleur, à la salinité et à la sécheresse. Le rendement mondial du maïs devrait diminuer de 20 à 40 % dans un scénario de réchauffement de 2 °C et de 40 à 60 % dans un scénario de réchauffement de 4 °C [5]. La variabilité de la production mondiale de maïs entre 1980 et 2013 peut être attribuée au stress thermique et à la sécheresse [5]. Le stress dû à la salinité exacerbe encore les problèmes en diminuant le taux de germination du maïs. Il provoque un stress osmotique, inhibant l'absorption d'eau par les graines, retardant ainsi la germination [6]. En stress de salinité, le

l'accumulation de  $\text{Na}^+$  entre en compétition avec  $\text{K}^+$ , conduisant à une inhibition de la synthèse protéique [7]. Ce stress provoque une toxicité ionique, une génération d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) et un stress osmotique [8]. Outre les stress abiotiques, entre 6 % et 19 % de la production mondiale de maïs est perdue chaque année à cause des dommages causés par les insectes et autres herbivores. Les principaux ravageurs du maïs sont les pucerons des feuilles (*Rhopalosiphum maidis*), les thrips (*Frankliniella williamsi*) [9], la légionnaire d'automne (*Spodoptera frugiperda*), les vers-gris noirs (*Agrotis ipsilon*), le ver de la capsule du coton (*Helicoverpa armigera*), le ver de l'épi du maïs (*Helicoverpa zea*). ) [10], le foreur des tiges (*Elasmopalpus lignosellus*) et la chenille légionnaire (*Spodoptera* spp.).

Les microbiomes végétaux sont des micro-organismes qui vivent dans et autour des plantes, formant un écosystème microbien complexe, et peuvent jouer un rôle important dans la croissance et le développement des plantes. Ces microbiomes comprennent des bactéries, des champignons, des nématodes, des archées et des virus qui habitent différentes parties des plantes. Ces parties comprennent la rhizosphère (sol entourant les racines), la phyllosphère (parties aériennes comme les feuilles et les tiges), l'endosphère (tissus internes) et la spermosphère (surfaces des graines) [11,12]. Les interactions bénéfiques plante-microbien affectent de manière significative la croissance et le développement des plantes et atténuent les stress environnementaux [13,14]. Les plantes sont intimement associées aux microbes au cours de leur croissance et de leur survie ; ils jouent un rôle important dans la disponibilité et l'absorption des nutriments par les plantes et dans la tolérance au stress des plantes [15]. Des études ont rapporté la présence de rhizobactéries favorisant la croissance des plantes provenant de la plante indigène *Ceanothus velutinus*, qui contient plusieurs rhizobactéries possédant des caractéristiques favorisant la croissance des plantes telles que la production d'IAA, de sidérophore, de protéase, de catalase, la capacité de fixer l'azote et la solubilisation du phosphate [16]. De plus, l'inoculation du sol natif de *Ceanothus velutinus* avec un mélange de propagation a amélioré la propagation par bouture, et les isolats producteurs d'IAA de la rhizosphère ont favorisé la croissance d'*Arabidopsis* [17]. Il est donc crucial d'explorer comment les microbiomes végétaux peuvent améliorer le rendement du maïs et l'aider à résister à différents stress biotiques et abiotiques. Cette revue se concentre sur les interactions bénéfiques plante-microbe dans le maïs pour améliorer le rendement et atténuer les stress environnementaux. L'objectif est d'identifier de nouvelles stratégies à fort potentiel de mise en œuvre pour renforcer l'économie agricole et répondre à la demande de pratiques atténuant les effets de la sécheresse et d'autres facteurs de stress dans la production de maïs. Mettre l'accent sur la relation entre le maïs et son microbiome offre un domaine de recherche prometteur pour augmenter la productivité et le rendement.

## 2. Stress abiotiques et leur impact sur la productivité des cultures

Pour répondre à la forte demande de consommation de maïs, ils sont souvent cultivés dans des zones arides où le maïs peut subir un stress lié à la sécheresse. Le cycle de vie du maïs comporte différentes étapes de croissance distinctes, notamment l'émergence et le développement des plantules, la croissance végétative, la floraison et la pollinisation, le remplissage des grains et la maturation. La sécheresse et les températures élevées peuvent avoir un impact négatif sur les cultures de maïs tout au long de ces stades de croissance, avec les effets les plus significatifs pendant les stades végétatifs et de remplissage des grains et lorsque les plantes atteignent le stade de la huitième feuille [18]. Dans les régions où l'eau est rare pendant la saison de croissance, la production de maïs peut diminuer jusqu'à 15 % [19]. Dans les principales régions productrices de maïs de Chine, environ 60 % des cultures sont confrontées à un stress hydrique et thermique, entraînant une réduction de 30 % du rendement annuel [20]. De même, différentes études ont montré qu'une augmentation de température de 6 °C au-dessus de 35 °C pendant 3 jours pendant la période d'apparition des soies réduisait le rendement de 13 % aux USA [21] ; une température de 33 à 36 °C pendant les phases de pré- et post-floraison a réduit le rendement de 10 à 45 % chez l'Argentine [22] ; et chaque degré supérieur à 30 °C au stade de reproduction diminuait le rendement de 1 à 1,7 % en Afrique [23]. Toutefois, la perspective la plus inquiétante est celle de l'avenir. Avec le changement climatique en cours et l'évolution des conditions météorologiques à l'échelle mondiale, les stress hydriques et thermiques devraient diminuer l'approvisionnement mondial en maïs de 15 à 20 % par an [18]. Des températures élevées dépassant 35 °C peuvent entraver la reproduction et la croissance végétative de la culture de maïs, depuis la germination des graines jusqu'au remplissage des grains, l'étape finale [24]. Parallèlement, lorsque le maïs est confronté à des stress hydriques et thermiques pendant ses phases de reproduction, il devient encore plus vulnérable [25]. L'impact du stress dû à la sécheresse sur le maïs comprend une surface foliaire réduite, une faible efficacité d'utilisation de l'eau, une moindre absorption des nutriments, une diminution de l'efficacité photosynthétique, une accumulation réduite de biomasse et une productivité moindre. Des études ont montré que le stress hydrique pendant la croissance végéta

**A**

**B**

**Abiotic stresses**  
Drought,  
Salinity, Heat  
and Chilling,  
Waterlogged  
Heavy metals

**Biotic stresses**  
Insects, bacteria,  
viruses, fungi

- ROS production
- Osmotic stress
- Stomatal conductance and Photosynthesis inhibition
- Ionic and Nutrient imbalance
- Signal transduction disruption
- Altered hormone levels
- Protein denaturation
- Overall growth inhibition

**C**

- Antioxidant defense system activation
- Stomatal Regulation
- Enhanced ROS scavenging
- Activation of stress signaling pathways (MAPK)
- Production of stress protective proteins

- Increased root surface area
- Increased IAA and cytokinin
- Stabilized soil pH
- Ion homeostasis
- osmotic adjustment
- Accumulation of osmolytes and inorganic ions such as  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$

**D**

- Improved nutrient uptake
- Enhanced water uptake
- Regulation of root exudates
- Promotion of plant growth

- Induces systemic resistance
- Production of antimicrobial compounds
- Phytohormones modulation
- Biofilm production
- Nutrient mobilization

Figure 4 présente les plans de travail pour l'année 2019-2020. L'année 2019-2020 est affectée par les stress abiotiques et biotiques, (C) les mécanismes de tolérance aux stress abiotiques dont osmomotique, activité antioxydante et régulation stomatique, et (D) mécanismes de tolérance au stress biotique tels que activation des protéines liées à la pathogenèse et des barrières structurales.

### 3. Mécanisme de tolérance au stress abiotique chez le maïs

Les plantes ont développé divers mécanismes pour faire face à divers stress abiotiques, qui sont décrit ci-dessous pour trois stress abiotiques majeurs chez le maïs.

#### 3.1. Stress dû à la

sécheresse Pour faire face au stress dû à la sécheresse, les plants de maïs ont développé divers mécanismes largement classés en stratégies de fuite, d'évitement et de tolérance [38]. La fuite contre la sécheresse fait référence au raccourcissement du cycle de vie d'une culture pour éviter le stress dû à la sécheresse, ce qui est particulièrement crucial pendant les étapes de croissance reproductrice. Des caractères tels que les jours précédant le semis, la floraison et la maturité sont génétiquement héréditaires, permettant des ajustements phénologiques en réponse à la disponibilité de l'eau [38]. Le développement de cultivars à maturation précoce aide à échapper au stress terminal de la sécheresse [39]. Cependant, cette stratégie peut réduire les rendements, car la durée de la culture est directement corrélée au rendement [40]. Grâce à la sélection, les cultures ajustent leur période de croissance en fonction de l'humidité disponible, complétant ainsi leur cycle de vie avant le début de la sécheresse. Les plants de maïs tentent de terminer leur phase de reproduction avant que la sécheresse ne devienne plus répandue. Le maïs, étant très sensible à la sécheresse, bénéficie considérablement de ce mécanisme de fuite [41].

La prévention de la sécheresse dans le maïs est évaluée en mesurant l'état hydrique des tissus, généralement indiqué par le potentiel hydrique de turgescence dans des conditions de stress hydrique. L'évitement consiste à maintenir l'état hydrique des plantes en réduisant les taux de transpiration ou en augmentant l'absorption d'eau [42]. Divers traits physiologiques et morphologiques sont des critères de sélection essentiels pour éviter la sécheresse chez le maïs, notamment l'enroulement des feuilles, le déclenchement des feuilles, la température du couvert, la fermeture des stomates, les attributs des feuilles et les caractéristiques des racines [43]. Les stomates régulent la transpiration et les échanges gazeux, régissant la photosynthèse et la respiration. Les plantes réduisent la perte d'eau en fermant leurs stomates, en préservant l'état de l'eau et en évitant mie La tolérance à la sécheresse pour la combinaison de stress thermique et de sécheresse implique le maintien de la croissance et du développement grâce à des adaptations cellulaires et biochimiques. Outre le maintien d'une croissance physique moyenne, la tolérance à la sécheresse est également associée à la stabilité des rendements dans des conditions de stress hydrique, un processus complexe dans lequel les cultures ont développé divers mécanismes naturels pour s'adapter et tolérer le stress hydrique [44]. Ces adaptations incluent l'accumulation d'osmolytes compatibles comme la proline, la glycine bêtaïne, les sucres solubles et via des ions inorganiques ( $K^+$ , divers,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Cl^-$  et  $NO_3^-$ ) pour soutenir l'état hydrique des plantes  $Na^+$  ajustement osmotique [44,45].

De plus, les systèmes antioxydants enzymatiques et non enzymatiques, notamment la superoxyde dismutase (SOD), la catalase (CAT), la peroxydase (POD) et l'ascorbate peroxydase (APX), sont activés pour atténuer les dommages oxydatifs. Les régulateurs de croissance comme l'acide abscissique (ABA) jouent également un rôle [20,28]. De plus, les facteurs de transcription (TF) sont activés pour réguler l'expression des gènes sensibles à la sécheresse et aux températures élevées, tandis que les protéines de stress comme les protéines de choc thermique (HSP), les protéines abondantes d'embryogenèse tardive (LEA) et les aquaporines aident au mouvement de l'eau sous stress [41].

De même, les antioxydants sont des molécules qui protègent les plantes en éliminant les espèces réactives de l'oxygène, prévenant ainsi les dommages oxydatifs. Ils forment un bouclier de défense contre le stress oxydatif. Les antioxydants peuvent être enzymatiques ou non enzymatiques. Les antioxydants enzymatiques comprennent la catalase (CAT), la superoxyde dismutase (SOD), la glutathion réductase (GR), l'ascorbate peroxydase (APX), la peroxydase et la polyphénol oxydase. Les antioxydants non enzymatiques comprennent l' $\alpha$ -tocophérol, l'acide ascorbique, le  $\beta$ -carotène, le glutathion et la cystéine [46]. Ces composants sont essentiels pour neutraliser les espèces réactives de l'oxygène et préserver la santé des plantes dans des conditions de stress oxydatif. Les hormones végétales, également connues sous le nom de régulateurs de croissance des plantes ou phytohormones, jouent un rôle essentiel dans la régulation de la croissance et du développement des plantes, agissant comme des molécules de signalisation qui déclenchent la différenciation cellulaire et fonctionnent localement ou sont transportées vers des cibles distantes.

En réponse au stress dû à la sécheresse, les plantes subissent diverses adaptations, notamment le maintien d'un équilibre hormonal endogène [47]. Différents régulateurs de croissance des plantes confèrent une tolérance à la sécheresse, notamment les auxines, les cytokinines, l'acide abscissique (ABA), les gibbérellines, l'acide salicylique, les brassinostéroïdes, le jasmonate de méthyle, les polyamines, l'éthylène et la zéatine. Ces hormones

interagissent pour réguler les réponses des plantes, les stades de croissance spécifiques, les tissus et les conditions environnementales. Par exemple, les auxines sont impliquées dans les réponses au stress dû à la sécheresse, avec des interactions observées entre l'éthylène, les cytokinines et les auxines affectant leur biosynthèse (48, 49). La concentration d'acide indole acétique (IAA) diminue dans les feuilles de maïs sous l'effet de la sécheresse, tandis que l'accumulation d'ABA augmente, influençant l'équilibre hormonal. L'accumulation d'IAA augmente sous un stress modéré (13,4 %) et diminue sous un stress de sécheresse sévère (63,2 %) dans le maïs [28]. L'acide salicylique aide à maintenir la photosynthèse en conservant une teneur plus élevée en chlorophylle en cas de stress hydrique, contribuant ainsi à la tolérance à la sécheresse (50).

L'ABA et l'éthylène régulent de manière antagoniste la conductance stomatique, le nombre de grains, le taux de remplissage des grains et la croissance de l'apex de la plante, la cytokinine améliorant la croissance et le développement. L'ABA joue un rôle crucial en tant qu'hormone du stress, modulant la croissance, le développement et les réponses au stress via une voie de signalisation impliquant divers composants hautement sensibles à l'ABA. La disponibilité moyenne de l'eau n'induit pas l'accumulation d'ABA, et une sécheresse extrêmement sévère réduit l'accumulation d'ABA en raison de l'arrêt des précurseurs de l'ABA (51). Le système de défense antioxydant détoxifie les ROS et maintient l'homéostasie redox (52). L'équilibre hormonal global des plantes est essentiel pour divers processus de croissance et de développement, les interactions entre hormones jouant un rôle crucial dans l'adaptation des plantes au stress dû à la sécheresse.

### 3.2. Stress lié à la

salinité Un déséquilibre dans le processus d'échange d'ions cellulaire provoque un stress dû à la salinité dans la plante. En raison de ce déséquilibre ionique, l'afflux de  $\text{Na}^+$  et l'efflux de  $\text{K}^+$  via divers transporteurs d'ions dans la membrane cellulaire [53]. La concentration excessive de  $\text{Na}^+$  augmente le stress oxydatif en améliorant la production de ROS (espèces réactives de l'oxygène) [54]. Par conséquent, les membranes cellulaires sont perturbées, entraînant une rupture de l'homéostasie cellulaire. Lors d'un stress de salinité, les gènes et les facteurs de transcription régulant les transports ioniques sont activés, ce qui contribue à atténuer la toxicité ionique dans les cellules. Il s'agit notamment des protéines de la membrane plasmique (PMP), du transporteur à haute affinité du sodium (HKT), de la voie du sel trop sensible (SOS) et des échangeurs  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  (NHX) [55]. ZmCIPK24a et ZmCBL4 plus ZmCBL8 agissent comme SOS2 et SOS3 dans le maïs (56). Pendant le stress de salinité, SOS3 détecte les changements dans le niveau de  $\text{Ca}^{2+}$  cytoplasmique, ce qui active SOS2. Le complexe SOS2-SOS3 phosphoryle ZmSOS1, activant SOS1 et augmentant l'efflux de  $\text{Na}^+$  de la racine vers le sol, améliorant ainsi la tolérance au sel (57). Une étude a identifié des QTL pour le contenu  $\text{K}^+$  (qKC3), qui code pour ZmHKT2, un transporteur  $\text{K}^+$  localisé dans le parenchyme du xylème (58). ZmHKT2 réduit la teneur en  $\text{K}^+$  des pousses en récupérant le  $\text{K}^+$  des vaisseaux du xylème.

Les mutants dépourvus de ZmHKT2 ont une teneur en  $\text{K}^+$  dans les pousses et une tolérance au sel plus élevées (59). Diminuer l'activité de ZmHKT2 est une stratégie viable pour développer des variétés de maïs tolérantes au sel.

### 3.3. Stress thermique

L'ajustement osmotique est un mécanisme qui aide les plants de maïs à faire face aux températures élevées. Cela implique de créer un gradient d'eau pour améliorer l'afflux d'eau, maintenant ainsi la turgescence en réduisant le potentiel osmotique. Cet ajustement contribue à préserver l'état hydrique des tissus en minimisant les effets néfastes de la sécheresse grâce à l'accumulation de solutés dans le cytoplasme cellulaire et les vacuoles. En maintenant le potentiel de turgescence et en soutenant les processus physiologiques, l'ajustement osmotique protège contre les dommages induits par la sécheresse [60]. La teneur relative en eau est un indicateur crucial pour estimer la tolérance à la sécheresse chez les plantes à stomates fermés et l'accumulation réduite de  $\text{CO}_2$  résultant d'une diminution de la teneur relative en eau en cas de stress hydrique [42]. La régulation durable du taux photosynthétique et du potentiel de turgescence assure la translocation des assimilats photosynthétiques vers les grains en développement [61].

Les osmoprotecteurs, y compris les composés azotés comme la proline, les polyols, les polyamines et la glycine bêtaïne, ainsi que les composés hydroxylés comme les alcools polyhydriques, le saccharose et les oligosaccharides, jouent un rôle crucial dans l'ajustement osmotique (62). Ces composés protègent les protéines et les membranes cellulaires contre les effets de la déshydratation et aident à maintenir l'intégrité cellulaire (63). La glycine bêtaïne, par exemple, agit comme un osmoprotecteur important, protégeant les plantes contre divers stress tels que la sécheresse, la salinité, le froid et la chaleur en protégeant l'appareil photosynthétique et en stabilisant les protéines cellulaires (64). Proline,



un autre osmoprotecteur, aide à maintenir l'état hydrique, à protéger les membranes cellulaires et à prévenir la dénaturation des protéines sous stress osmotique [64,65]. Les sucres solubles, accumulés en réponse au stress de sécheresse, jouent de multiples rôles dans le métabolisme et la protection des plantes, notamment en agissant comme substrats pour les processus de biosynthèse et en protégeant les organites cellulaires par la vitrification [66]. Les polyols, tels que le sorbitol, le glycérol et le mannitol, forment des sphères d'hydratation autour des macromolécules, les protégeant de la déshydratation [67]. Ces mécanismes contribuent collectivement à la capacité des plantes à tolérer le stress dû à la sécheresse et à maintenir les processus physiologiques essentiels.

#### 4. Stress biotique et production végétale

Bien que le stress abiotique soit le principal obstacle à l'atteinte du rendement potentiel pour la production de maïs dans le monde, le stress biotique menace également la culture du maïs, entraînant souvent des pertes de rendement substantielles [68]. Les maladies, les insectes et les ravageurs sont les principaux facteurs responsables de ces pertes, avec des agents pathogènes tels que des champignons, des bactéries et des virus provoquant des syndromes tels que la pourriture de l'épi/de la tige/du grain, le nanisme/flétrissement rugueux et la brûlure des feuilles du nord/mosaïque du maïs [69], qui sont les principales maladies qui réduisent le rendement du maïs. L'apparition simultanée de stress abiotiques et biotiques aggrave la situation, entraînant une réduction remarquable de la production mondiale de maïs. Des études indiquent que les principales cultures, y compris le maïs, subissent une réduction de rendement de plus de 50 % en raison des seuls stress abiotiques. En comparaison, environ 10 % de la productivité du maïs est perdue chaque année à cause des stress biotiques dans le monde [70], et 22,5 % de la perte mondiale de maïs est due aux maladies et aux ravageurs. La pyrale du maïs à elle seule a causé jusqu'à 2 milliards de dollars de pertes par an aux États-Unis, tandis qu'une réduction de rendement de 50 % due à la brûlure des feuilles du nord s'est produite dans les régions du nord de la Chine [71]. De même, *Colletotrichum graminicola*, qui provoque l'anthracnose du maïs, constitue une menace majeure responsable de pertes annuelles pouvant atteindre 1 milliard de dollars, tandis que le charançon du maïs (*Sitophilus zeamais*) endommage plus de 30 % des céréales lors du stockage à la ferme [70]. La production d'aflatoxines hautement cancérigènes par *Aspergillus flavus* à elle seule a entraîné une perte stupéfiante de 686,6 millions de dollars dans la culture du maïs aux États-Unis. Ces statistiques ne sont pas de simples statistiques, mais un rappel brutal des ravages économiques provoqués par le stress biotique. D'autres agents pathogènes dépendant du climat, tels que *Fusarium* spp. et *Ustilago maydis*, aggravent encore le problème [72,73]. Parmi les multiples stratégies visant à faire face au stress biotique provoqué par ces agents pathogènes, l'utilisation de polyamines (PA) s'est révélée être une stratégie efficace pour réduire le stress biotique provoqué par divers agents pathogènes dans le maïs. Les AP jouent un rôle crucial dans la production de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, agissant à la fois comme un outil défensif et une molécule de signalisation en réponse au stress biotique [73]. Par exemple, la spermine (Spm), une forme de PA, fonctionne comme une molécule de signalisation dans la défense des agents pathogènes et joue un rôle essentiel dans la résistance aux infections virales [74]. Dans le cas d'*Ustilago maydis*, un champignon dimorphe spécifique de l'hôte, il induit le « huitlacoche » ou charbon commun chez les plants de maïs. L'accumulation de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> dérivé de la polyamine oxydase joue un rôle important dans la formation de tumeurs provoquées par *U. maydis* dans les plants de maïs. Le facteur de transcription des polyamine oxydases de maïs (zMPAO) s'est révélé être régulé négativement dans les tumeurs. Il a été observé que les symptômes de la maladie diminuaient lors de l'application de 1,8-diamino octane (1,8-DO), un puissant inhibiteur de la polyamine oxydase [73]. L'effet du stress abiotique est décrit dans la figure 1B.

#### 5. Interactions bénéfiques plantes-microbes dans le maïs

##### 5.1. Symbiose mycorhizienne arbusculaire

Le maïs forme des associations symbiotiques avec les champignons mycorhiziens arbusculaires (AM). Ce partenariat, établi via la voie mycorhizienne et racinaire, permet aux plantes d'absorber efficacement les nutriments du sol. Dans cette symbiose, les champignons et les plantes s'engagent dans un échange mutuel où les champignons fournissent des nutriments minéraux tandis que les plantes fournissent du carbone (C). Les racines du maïs, en plus de leurs relations bénéfiques avec des microbes tels que les champignons mycorhiziens, jouent un rôle crucial dans l'absorption de nutriments comme le phosphore (P) et l'azote (N). Les résidus de racines de maïs, un sous-produit important de cette symbiose, fournissent de l'azote aux autres plantes dans la rotation des cultures, améliorant ainsi la productivité agricole [75,76]. Cet échange se produit via des arbuscules à l'intérieur des cellules du cortex racinaire, où les champignons AM acquièrent 4 à 20 % de l'énergie photosynthétique tota

carbone fixé par la plante grâce à des relations symbiotiques. Les hyphes fongiques AM utilisent ensuite ce carbone pour générer des exsudats spécialisés, qui attirent et établissent un microbiome d'hyphosphère. Ce microbiome joue un rôle crucial en compensant l'incapacité des champignons à utiliser directement les nutriments organiques. En sécrétant des enzymes et en favorisant la minéralisation des sources de nutriments organiques, le microbiome de l'hyphosphère augmente considérablement la disponibilité de l'azote et du phosphore. Cette fonctionnalité collaborative au sein de l'hobionte améliore considérablement l'accessibilité des nutriments pour tous les organismes en interaction, y compris les plantes, les champignons AM et les bactéries de l'hyphosphère (Figure 1C, D).

Dans le maïs, la colonisation des racines de maïs par les champignons AM commence tôt dans la phase de développement de la plante, qui culmine aux stades de croissance végétative. Les racines de maïs produisent des strigolactones (5-désoxy-strigol et sorghumol), essentielles à l'établissement de la symbiose AM [77,78]. Ces composés agissent comme des chimioattractants et guident les hyphes fongiques vers le système racinaire (79). Au contact des strigolactones, les champignons AM initient des cascades de signalisation qui activent des gènes tels que SYM et RAM1 impliqués dans la colonisation. Comme d'autres plantes telles que les carottes, les racines du maïs forment des appareils de pré-pénétration (PPA) à la surface des racines pour faciliter la pénétration des hyphes fongiques dans les tissus racinaires. Lors de leur pénétration, les hyphes fongiques déclenchent une série d'événements moléculaires, tels que la production de chitine et de lipochitooligosaccharides pour la reconnaissance et la signalisation entre les plantes et les champignons. La transduction du signal conduit également à l'activation de facteurs de transcription et à la formation d'arbuscules. Les protéines dérivées de champignons, telles que les petites protéines effectrices sécrétées (SSEP), sont transportées dans la cellule végétale et joueraient un rôle dans la formation et le fonctionnement des arbuscules (81). L'échange de nutriments entre les champignons et les plants de maïs se produit au sein des arbuscules. En plus des arbuscules, des vésicules se forment dans les cellules racinaires, qui agissent comme structures de stockage des lipides, du glycogène et d'autres métabolites.

Une fois la symbiose entre les champignons AM et les plants de maïs établie, les champignons AM peuvent augmenter le volume des racines, augmentant ainsi la surface d'absorption de l'eau. La D-myo-inositol-3-phosphate synthase (IPS) et la protéine de type 14-3-3 GF14 (14-3GF) jouent un rôle essentiel dans la facilitation de la communication des signaux entre le maïs et l'AMF pendant le stress dû à la sécheresse. Il a été démontré que la co-expression de ces deux gènes améliore considérablement la tolérance du maïs à la sécheresse (82). De même, l'infection par les champignons AM régule positivement le niveau d'expression des homologues de NPF4.5, indiquant une absorption plus élevée de nitrates pendant la symbiose (82). Le transporteur d'ammonium ZmAMT3;1 exprimé dans les cellules corticales du maïs lors d'une infection par des champignons AM absorbe 68 à 70 % de l'azote transporté par les champignons AM vers les plants de maïs (83).

## 5.2. Symbiose fixatrice d'azote avec les rhizobia

Les rhizobiums, une bactérie à Gram négatif largement répandue dans le sol, peuvent améliorer la culture du maïs. Bien qu'elles soient principalement associées aux légumineuses, ces bactéries bénéfiques peuvent favoriser la croissance et le rendement du maïs par divers mécanismes. Même si leur efficacité avec le maïs est généralement inférieure à celle avec les légumineuses, le potentiel d'amélioration est prometteur [84].

Il a été constaté que l'inoculation de la souche *Azospirillum* dans les racines de maïs augmente les niveaux de GA3, stimulant ainsi la croissance des racines (85). De même, les souches de *Rhizobium* (telles que *R. etli* bv. *Phaseoli* et *R. leguminosarum* bv. *trifolii*) et *Sinorhizobium* sp. ont montré des résultats prometteurs en termes d'amélioration de la croissance, d'augmentation de la hauteur des plantes et d'amélioration du rendement en grains du maïs [86]. De nombreuses études ont fait état de la capacité de fixation de l'azote d'*Herbaspirillum seopedicae* et d'*Azospirillum* spp. dans le maïs. Une étude sur deux génotypes de maïs, Morgan 318 et Dekalb 4D-70, a démontré une augmentation significative du rendement en grains et une plus grande accumulation d'azote avec l'inoculation d'un mélange d'*Azospirillum* spp. souches, un résultat comparable à l'application de 100 Kg N ha<sup>-1</sup> [87]. Une autre étude a dévoilé l'identification d'une association fixatrice d'azote avec la variété indigène de maïs cultivée dans des sols appauvris en azote au Mexique. L'environnement microaérobie pour une meilleure fixation de l'azote est créé par le tube de mucilage entourant les racines, qui présentait une grande abondance de protéobactéries (88). Ces relations symbiotiques sont cruciales pour améliorer la croissance des plantes,

une acquisition plus élevée de nutriments et un rendement des cultures plus élevé, offrant des perspectives pleines d'espoir pour l'avenir de la culture du maïs.

### 5.3. Application agricole de microbes tolérants au stress L'utilisation de

microbes tolérants au stress montre une augmentation significative du rendement des plants de maïs. Les plants de maïs inoculés avec *Piriformospora indica*, un champignon endophyte cultivé dans des conditions de stress hydrique, présentaient une surface foliaire accrue, une valeur SPAD, un poids frais et sec des racines plus élevé et des antioxydants régulés positivement, notamment la catalase et la superoxyde dismutase.

La régulation positive des gènes liés à la sécheresse DREB2A, CBL1, ANAC072 et RD29A a augmenté la résistance au stress dû à la sécheresse (89). *Bacillus* spp. Les PM31 ont également amélioré la croissance du maïs sous stress de salinité [90]. Les microbes peuvent être appliqués pour augmenter le rendement des plantes et améliorer la santé du sol.

Les microbes tolérants au stress peuvent remplacer 20 à 40 % des engrais chimiques tout en atténuant l'impact du stress dû à la sécheresse. L'intégration de bactéries tolérantes au stress avec d'autres microbes bénéfiques, tels que les champignons AM, peut augmenter la tolérance au stress du maïs et d'autres plantes, offrant ainsi des avantages agricoles plus importants. Ces microbes peuvent être intégrés dans les pratiques agronomiques grâce à diverses stratégies d'application qui contribuent à une agriculture durable, comme indiqué dans le tableau 1.

### 5.4. La résistance systémique induite par les microbes (ISR) chez le maïs La

résistance systémique acquise (SAR) et la résistance systémique induite (ISR) sont différents mécanismes par lesquels les plantes peuvent développer une résistance systémique contre les pathogènes et les maladies. Le SAR est un mécanisme de défense des plantes qui protège les plantes contre un large spectre d'agents pathogènes suite à une infection initiale. Le SAR est induit par la reconnaissance de modèles moléculaires associés à un pathogène (PAMP) ou de molécules effectrices libérées par un pathogène (91).

L'ISR est un mécanisme de défense des plantes dans lequel l'exposition à certains micro-organismes, agents pathogènes ou composés chimiques bénéfiques prépare le système immunitaire de la plante à renforcer sa résistance aux attaques ultérieures d'agents pathogènes. Contrairement au SAR, qui est induit par une infection directe par un pathogène, l'ISR est déclenché par des microbes bénéfiques ou certains composés chimiques présents dans l'environnement végétal (92).

L'ISR est un processus complexe qui implique l'activation de diverses réponses de défense au sein de la plante, notamment la production de composés antimicrobiens, le renforcement des parois cellulaires et l'activation de gènes liés à la défense. L'ISR est déclenchée par des rhizobactéries non pathogènes, qui colonisent la rhizosphère. Les microbes renforcent le système immunitaire inné de la plante, renforçant sa réponse de défense contre les attaques ultérieures d'agents pathogènes et d'insectes [93]. Des micro-organismes spécifiques, tels que les rhizobactéries bénéfiques, *B. velezensis* SQR9, et le champignon *Trichoderma harzianum*, jouent un rôle crucial dans l'induction de l'ISR du maïs contre les agents pathogènes. *B. velezensis* SQR9 colonise les racines du maïs et active les voies de signalisation de défense. Cette colonisation conduit à l'enrichissement de la biosynthèse des phénylpropanoïdes, du métabolisme des acides aminés et des voies d'interaction plantes-pathogènes dans les racines de maïs. La voie de signalisation calcique est essentielle dans l'ISR induite par SQR9, car l'inhibition de la signalisation calcique affaiblit la résistance induite (58). De même, *T. harzianum* déclenche l'ISR dans le maïs contre la tache foliaire de *Curvularia* en libérant des cellulases et du cellobiose des racines. La cellobiose libérée par les racines colonisées par *T. harzianum* provoque l'expression de gènes liés à la défense (*Opr7*, *Pr4*, *Aoc1*, *Erf1*) dans le maïs, améliorant ainsi l'ISR contre l'agent pathogène (94). L'ISR dans le maïs implique les voies de signalisation de l'acide jasmonique et de l'éthylène médiées par la protéine NPR1.



Tableau 1. Rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) qui améliorent la tolérance au stress du maïs.

| Souches microbiennes associées à l'hôte                                          | Effet/mécanisme de tolérance au stress                                                                                                                                                                                                                                                       | Les références |
|----------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|
| Tolérance bénéfique au stress de sécheresse à médiation microbienne              |                                                                                                                                                                                                                                                                                              |                |
| Rhizobium R. etli bv. Phaseoli, R. leguminosarum bv. Trifolii, Sinorhizobium sp. | Croissance améliorée, hauteur de plante accrue, rendement en grains amélioré                                                                                                                                                                                                                 | [86]           |
| Herbaspirillum seopedicae<br>Azospirillum sp.                                    | Augmentation du rendement en grains<br>Accumulation d'azote plus élevée                                                                                                                                                                                                                      | [87]           |
| Piriformospora indica                                                            | Augmentation de la surface foliaire et de la valeur SPAD<br>Augmentation du poids frais et sec des racines<br>Diminution de l'accumulation de malondialdéhyde (MDA)<br>Régulation positive des antioxydants et des gènes liés à la sécheresse                                                | [89]           |
| Pseudomonas putida                                                               | Former des biofilms viables autour des racines<br>Capacité de rétention du sol accrue<br>Structure du sol améliorée                                                                                                                                                                          | [95]           |
| Pseudomonas aeruginosa<br>Alcaligènes faecalis<br>Proteus peneri                 | Augmentation de la teneur en humidité du sol<br>Caractéristiques de croissance des plantes améliorées telles que la surface des feuilles, la longueur des pousses et la longueur des racines<br>Régulation négative de la catalase, de l'ascorbate peroxydase et de la glutathion peroxydase | [96]           |
| Klebsiella variicula<br>Pseudomonas fluorescens<br>Raoultella planticola         | Augmentation des niveaux de bétaine, de glycine et de choline<br>Croissance améliorée des plantes                                                                                                                                                                                            | [97]           |
| Burkholderia sp.<br>Mitsuraria sp.                                               | Augmentation de l'accumulation de proline et de phytohormones<br>Activité antioxydante plus élevée<br>Diminution du contenu en MDA                                                                                                                                                           | [98]           |
| Mégathyrse maximus                                                               | Accumulation accrue de proline<br>Diminution du contenu MDA<br>Activité réduite de la glutathion réductase                                                                                                                                                                                   | [99]           |
| Azospirillum brasilense<br>Pseudomonas putida<br>Sphingomonas                    | Les Symcoms contenant ces microbes présentaient une augmentation du poids sec des pousses, du poids sec des racines et de la hauteur de la plante.                                                                                                                                           | [100]          |
| Azospirillum lipoferum                                                           | Augmentation de l'accumulation de proline, de sucres solubles et d'acides aminés<br>Poids des pousses et des racines amélioré, longueur des racines                                                                                                                                          | [101,102]      |
| Bacille sp.                                                                      | Accumulation accrue de proline<br>Réduction des fuites d'électrolyte<br>Diminution de l'activité des antioxydants                                                                                                                                                                            | [103]          |
| Burkholderia phytofirmans Souche PsJN<br>Enterobacter sp. FD17                   | Augmentation de la biomasse des racines et des pousses<br>Teneur plus élevée en chlorophylle<br>Augmentation de la surface foliaire et du taux de photosynthèse                                                                                                                              | [104]          |
| Rhizophage irrégulier                                                            | Augmentation de la conductivité hydraulique et du coefficient de perméabilité à l'eau<br>Augmentation de la phosphorylation des protéines intrinsèques de la membrane plasmique (PIP)<br>Activité photosynthétique accrue                                                                    | [105]          |
| B pumilus                                                                        | Augmentation de la teneur relative en eau et du potentiel osmotique<br>Activité photosynthétique plus élevée<br>Augmentation de la production d'ABA                                                                                                                                          | [106]          |
| Azospirillum brasilense SP-7<br>Herbaspirillum seropédicae Z-152                 | Diminution de l'expression de ZmVP14                                                                                                                                                                                                                                                         | [107]          |

Tableau 1. Suite

| Souches microbiennes associées à l'hôte                                      | Effet/mécanisme de tolérance au stress                                                                                                                | Les références |
|------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|
| Tolérance bénéfique au stress salin à médiation microbienne                  |                                                                                                                                                       |                |
| Bacille sp. PM31                                                             | Croissance améliorée du maïs sous stress de salinité                                                                                                  | [90]           |
| Co-inoculation de Rhizophagus intraradices Massilia sp. RK4                  | Augmentation de l'absorption des nutriments                                                                                                           | [108]          |
|                                                                              | Augmentation de la colonisation des racines par l'AMF                                                                                                 |                |
|                                                                              | Diminution des niveaux de proline des feuilles                                                                                                        |                |
| Rhizobium sp.                                                                | Production améliorée de proline                                                                                                                       | [109]          |
| Pseudomonas sp.                                                              | Diminution des fuites d'électrolyte                                                                                                                   |                |
|                                                                              | Potentiel osmotique réduit                                                                                                                            |                |
|                                                                              | Absorption sélective des ions K                                                                                                                       |                |
| Pseudomonas fluorescens, P. syringae, P. chlororaphis Enterobacter aérogènes | ACC-désaminase pour augmenter la hauteur des plantes, la biomasse et le rendement des épis                                                            | [110]          |
|                                                                              | Masse de grain et rendement en paille plus élevés                                                                                                     |                |
|                                                                              | Augmentation de l'absorption de P et K                                                                                                                |                |
|                                                                              | Rapport K+/Na+ plus élevé                                                                                                                             |                |
| Glomus mosseae                                                               | Accumulation améliorée de sucre soluble                                                                                                               | [111]          |
|                                                                              | Augmentation de l'accumulation d'acides organiques totaux, d'acide acétique, d'acide malique, d'acide oxalique, d'acide fumarique et d'acide citrique |                |
|                                                                              | Régulation positive accrue du processus d'osmorégulation                                                                                              |                |
|                                                                              |                                                                                                                                                       |                |
| B. amyloliquefaciens SQR9                                                    | Augmentation de la teneur en chlorophylle                                                                                                             | [112]          |
|                                                                              | Teneur améliorée en sucres solubles                                                                                                                   |                |
|                                                                              | Diminution du niveau de Na+                                                                                                                           |                |
|                                                                              | Régulation positive de RBCS, RBCL, H+ -PPase, HKT1, NHX1, NHX2 et NHX3                                                                                |                |
| Kocuria rhizophile Y1                                                        | Augmentation de la capacité photosynthétique et de la teneur relative en eau                                                                          | [113]          |
|                                                                              | Augmentation des niveaux d'antioxydants                                                                                                               |                |
|                                                                              | Diminution du niveau de Na+                                                                                                                           |                |
| Azotobacter chroococcum                                                      | Augmentation du rapport K+/Na+                                                                                                                        | [95]           |
|                                                                              | Teneur plus élevée en chlorophylle                                                                                                                    |                |
|                                                                              | Augmentation de la concentration de proline                                                                                                           |                |
| Tolérance bénéfique au stress thermique à médiation microbienne              |                                                                                                                                                       |                |
| Bacille sp. AH-08, AH-67, AH-16 Pseudomonas sp. SH-29                        | Régulation positive des protéines de choc thermique (HSP)                                                                                             | [114]          |
|                                                                              | Augmentation de la chlorophylle totale, de la catalase et de la peroxydase                                                                            |                |
|                                                                              | Amélioration de la hauteur de la plante, de la surface foliaire et du poids frais et sec des racines et des pousses                                   |                |
|                                                                              | Diminution de la concentration de MDA                                                                                                                 |                |
| Rhizophagus intraradices                                                     | Efficacité quantique accrue du PSII                                                                                                                   | [115]          |
| Funneliformis mosseae F. geosporum                                           | Taux de photosynthèse plus élevé                                                                                                                      |                |
|                                                                              | Augmentation de la hauteur de la plante, de la largeur des feuilles et du nombre d'épis                                                               |                |
| Glomus etunicatum                                                            | Augmentation de la teneur en eau et du potentiel hydrique des feuilles                                                                                | [116]          |
|                                                                              | Activité photosynthétique accrue                                                                                                                      |                |
|                                                                              | Conductance stomatique plus élevée                                                                                                                    |                |
| Glomus sp.                                                                   | Régulation du transport d'électrons via PSII                                                                                                          | [117]          |
|                                                                              | Augmentation de la hauteur des plantes et de la largeur des feuilles                                                                                  |                |

6. Défis et perspectives d'avenir

L'influence significative des stress abiotiques et biotiques sur la croissance et le développement des plants de maïs ne peut être surestimée. Le stress salin perturbe l'absorption de l'eau et l'acquisition des nutriments , tandis que le stress dû à la sécheresse entrave l'activité photosynthétique, diminuant ainsi le rendement du maïs. Malgré

leur tolérance à la chaleur, une exposition prolongée à des températures supérieures à 35 °C est préjudiciable à la croissance et au développement des cultures, et un dépassement de 40 °C pendant la saison de floraison et de remplissage des grains réduira la productivité céréalière.

Malgré les avantages connus des interactions plante-microbe, tels que les champignons mycorrhiziens arbusculaires (AM) et les rhizobiums, ainsi que les endophytes bactériens et fongiques, il reste encore beaucoup à apprendre sur la diversité des microbes bénéfiques présents dans la rhizosphère du maïs et leurs fonctions spécifiques. Comprendre quels microbes sont les plus utiles dans différentes conditions de croissance et types de sol est crucial pour optimiser les inoculants microbiens.

Les interactions entre les microbes bénéfiques introduits et le microbiote natif du sol sont complexes et mal comprises. La compétition, la coopération et les interactions antagonistes entre les microbes peuvent influencer leur efficacité à favoriser la croissance des plantes. Pour répondre aux défis actuels auxquels sont confrontés la société et les scientifiques, les travaux futurs devraient se concentrer sur l'évaluation de la durabilité à long terme des effets provoqués par les micro-organismes. Cela comprend l'évaluation de la stabilité de ces effets sur plusieurs saisons de croissance et diverses conditions environnementales. Il est important de noter que la sélection des souches microbiennes les plus efficaces pour des conditions spécifiques, telles que la sécheresse, la salinité, le stress thermique ou les carences en nutriments, est un aspect clé. Éduquer les agriculteurs sur l'utilisation et l'efficacité des biofertilisants constitue un autre défi important.

Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour évaluer les effets à long terme de l'inoculation microbienne sur la santé des sols, la dynamique des communautés microbiennes et la productivité des cultures. Nous sommes responsables du développement de pratiques de gestion durables qui intègrent les interactions microbiennes dans les systèmes agricoles existants.

## 7. Conclusions

Les interactions positives entre les plants de maïs et les microbes bénéfiques offrent une solution prometteuse pour améliorer la croissance des plantes et l'absorption des nutriments dans des conditions environnementales difficiles. Ces interactions ont non seulement le potentiel de renforcer la résilience environnementale de la production de maïs, mais peuvent également promouvoir la durabilité. Les microbes bénéfiques contribuent en produisant des hormones favorisant la croissance, en facilitant la disponibilité du phosphore et en améliorant la photosynthèse et le rendement en grains. Ils renforcent également la résilience des plantes aux stress tels que la sécheresse, la salinité et la chaleur et peuvent induire une résistance systémique. L'exploitation de ces microbes pour la défense contre le stress a le potentiel d'augmenter considérablement le rendement et la productivité des cultures, offrant des avantages économiques aux agriculteurs tout en réduisant potentiellement la dépendance aux intrants chimiques, bénéficiant ainsi à l'environnement.

Contributions des auteurs : AK et SB ont conçu le concept. SB a rédigé le projet original. AK, ARD et SP ont édité et révisé cet article. Tous les auteurs ont lu et accepté la version publiée du manuscrit.

Financement : Cette recherche n'a reçu aucun financement externe. Ce travail est le produit du travail final d'un cours de deuxième cycle sur les interactions plantes-microbes.

Conflits d'intérêts : Les auteurs ne déclarent aucun conflit d'intérêts.

## Les références

1. Chávez-Arias, CC; Ligarreto-Moreno, Géorgie ; Ramirez-Godoy, A. ; Restrepo-Díaz, H. Les réponses du maïs aux défis de la sécheresse, des températures diurnes élevées et des stress herbivores des arthropodes : une vision physiologique, biochimique et moléculaire. *Devant. Scie végétale*. 2021, 12, 702841. [\[CrossRef\]](#) [\[Pub Med\]](#)
2. Nyirenda, H. ; Mwangomba, W. ; Nyirenda, EM Examen des éventuels chaînons manquants pour atteindre la sécurité alimentaire dans le centre du Malawi : perceptions des agriculteurs et dynamique à long terme de la production de maïs (*Zea mays* L.). *Héliyon* 2021, 7, e07130. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#) 3.
- Asibi, AE; Chai, Q. ; A. Coulter, J. Mécanismes d'utilisation de l'azote dans le maïs. *Agronomie* 2019, 9, 775. [\[CrossRef\]](#)
4. Gheith, SMU ; El-Badry, OZ; Lamlom, SF ; Ali, HM ; Siddiqui, MH; Ghareeb, RY; El-Cheikh, MH ; Jebril, J. ; Abdelsalam, NR; Kandil, EE Maïs (*Zea mays* L.) Productivité et efficacité d'utilisation de l'azote en réponse aux niveaux et au temps d'application d'azote. *Devant. Scie végétale*. 2022, 13, 941343. [\[CrossRef\]](#)
5. Maitah, M. ; Malec, K. ; Maitah, K. Influence des précipitations et de la température sur la production de maïs en République tchèque à partir de 2002 à 2019. *Sci. Rep.*2021 , 11, 10467. [\[CrossRef\]](#)

6. Abdelgawad, H. ; Zinta, G. ; Hegab, MM; Pandey, R. ; Asard, H. ; Abuelsoud, W. Une salinité élevée induit différents stress oxydatifs et réponses antioxydantes dans les organes des semis de maïs. *Devant. Scie végétale*. 2016, 7, 276. [\[Réf. croisée\]](#)
7. Schachtman, D. ; Liu, W. Pièces moléculaires du puzzle de l'interaction entre l'absorption du potassium et du sodium dans les plantes. *Tendances Plant Sci*. 1999, 4, 281-287. [\[Référence croisée\]](#)
8. Chawla, S. ; Jain, S. ; Jain, V. Stress oxydatif et système antioxydant induits par la salinité dans les cultivars tolérants au sel et sensibles au sel de Riz (*Oryza sativa* L.). *J. Biochimie végétale. Biotechnologie*. 2011, 22, 27-34. [\[Référence croisée\]](#)
9. Corona, AO Insectes nuisibles au maïs : guide pour l'identification sur le terrain ; CIMMYT : Mexico, Mexique, 1987.
10. Widstrom, NW Le rôle des insectes et autres phytoravageurs dans la contamination par les aflatoxines du maïs, du coton et des arachides — Une revue. *J. Environ. Qual*. 1979, 8, 5-11. [\[Référence croisée\]](#)
11. Shelake, RM; Pramanik, D. ; Kim, J.-Y. Exploration des interactions plantes-microbes pour une agriculture durable à l'ère CRISPR. *Microorganismes* 2019, 7, 269. [\[CrossRef\]](#)
12. Rochefort, A. ; Simonin, M. ; Marais, C. ; Guillerme-Erkelboudt, A.-Y. ; Barret, M. ; Sarniguet, A. Transmission des semences et du sol Du microbiote aux semis. *mSystems* 2021, 6, e0044621. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
13. Harman, G. ; Khadka, R. ; Doni, F. ; Uphoff, N. Avantages pour la santé et la productivité des plantes grâce à l'amélioration des symbiotes microbiens des plantes. *Devant. Scie végétale*. 2021, 11, 610065. [\[Réf. croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
14. Vociante, M. ; Grifoni, M. ; Fusini, D. ; Petruzzelli, G. ; Franchi, E. Le rôle des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) dans Atténuer les stress environnementaux de l'usine. *Appl. Sci*. 2022, 12, 1231. [\[CrossRef\]](#)
15. Zilber-Rosenberg, I. ; Rosenberg, E. Rôle des micro-organismes dans l'évolution des animaux et des plantes : la théorie de l'hologénome de Évolution. *FEMS Microbiol. Rév.* 2008, 32, 723-735. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
16. Ganesh, J. ; Singh, V. ; Hewitt, K. ; Kaundal, A. Exploration du microbiome rhizosphérique de la plante indigène *Ceanothus velutinus* - Une excellente ressource de bactéries favorisant la croissance des plantes. *Devant. Scie végétale*. 2022, 13, 979069. [\[Réf. croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
17. Ganesh, J. ; Hewitt, K. ; Devkota, AR ; Wilson, T. ; Kaundal, A. La croissance des plantes productrices d'IAA favorisant les rhizobactéries de *Ceanothus velutinus* améliore l'efficacité de la propagation des coupes et la biomasse d'*Arabidopsis*. *Devant. Scie végétale*. 2024, 15, 1374877. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
18. Kim, K.-H. ; Lee, B.-M. Effets du changement climatique et de la tolérance à la sécheresse sur la croissance du maïs. *Plantes* 2023, 12, 3548. [\[CrossRef\]](#)
19. Ziyomo, C. ; Bernardo, R. Tolérance à la sécheresse dans le maïs : sélection indirecte par caractères secondaires versus sélection pangénomique. *Scie aux cultures*. 2013, 53, 1269-1275. [\[Référence croisée\]](#)
20. Hussain, HA; Pour des hommes.; Hussein, S. ; Chen, Y. ; Ali, S. ; Zhang, S. ; Zhang, K. ; Li, Y. ; Xu, Q. ; Liao, C. ; et coll. Effets interactifs de la sécheresse et du stress thermique sur les attributs morpho-physiologiques, le rendement, l'absorption des nutriments et le statut oxydatif des hybrides de maïs. *Sci. Rapport* 2019, 9, 3890. [\[CrossRef\]](#) [\[Pub Med\]](#)
21. Siebers, MH; Slattery, RA; Yendrek, CR ; Locke, AM; Faires glisser, D. ; Ainsworth, EA; Bernacchi, CJ; Ort, DR Des vagues de chaleur simulées pendant les étapes de reproduction du maïs modifient la croissance reproductive mais n'ont aucun effet durable lorsqu'elles sont appliquées pendant les étapes végétatives. *Agricole. Écosystème. Environ*. 2017, 240, 162-170. [\[Référence croisée\]](#)
22. Neiff, N. ; Trachsel, S. ; Valentinuz, OR ; Balbi, CN; Andrade, FH Températures élevées autour de la floraison du maïs : effets sur la photosynthèse et le rendement en grains chez trois génotypes. *Scie aux cultures*. 2016, 56, 2702-2712. [\[Référence croisée\]](#)
23. Lobell, DB; Bänziger, M. ; Magorokosho, C. ; Vivek, B. Effets thermiques non linéaires sur le maïs africain, comme en témoigne le rendement historique Essais. *Nat. Clim. Chang*. 2011, 1, 42-45. [\[Référence croisée\]](#)
24. Hatfield, J. L'augmentation des températures a des effets dramatiques sur la croissance et le rendement en grains de trois hybrides de maïs. *Agricole. Environ. Lett*. 2016, 1, 150006. [\[Réf. croisée\]](#)
25. Boehlein, Saskatchewan ; Liu, P. ; Webster, A. ; Ribeiro, C. ; Suzuki, M. ; Wu, S. ; Guan, J.-C. ; Stewart, JD; Tracy, WF; S'installe, AM ; et coll. Effets d'une exposition à long terme à une température élevée sur le développement de l'endosperme de *Zea mays* pendant le remplissage du grain. *Plante J*. 2019, 99, 23-40. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
26. Kahir, R. Effet du stress hydrique à différents stades de développement sur la croissance végétative et reproductrice du maïs. *Grandes cultures Rés*. 2004, 89, 1-16. [\[Référence croisée\]](#)
27. Hütsch, BW ; Faust, F. ; Jung, S. ; Schubert, S. Le stress dû à la sécheresse pendant la floraison du maïs peut provoquer l'avortement des grains par inhibition de Activité H<sup>+</sup> -ATPase de la membrane plasmique . *J. Plante Nutr. Science du sol*. 2024, 187, 321-332. [\[Référence croisée\]](#)
28. Aslam, M. ; Maqbool, MA; Cengiz, R. Stress dû à la sécheresse chez le maïs (*Zea mays* L.) : effets, mécanisme de résistance, réalisations mondiales et stratégies biologiques d'amélioration ; Springer : Berlin/Heidelberg, Allemagne, 2015 ; ISBN978-3-319-25442-5.
29. Izaurralde, RC; Thomson, AM; Morgan, JA; Fay, Pennsylvanie ; Polley, HW; Hatfield, JL Impacts du climat sur l'agriculture : implications pour la production de fourrages et de parcours. *Agron. J*. 2011, 103, 371-381. [\[Référence croisée\]](#)
30. Gabaldón-Leal, C. ; Webber, H. ; Otegui, MOI ; Slafer, Géorgie ; Ordóñez, RA; Gaiser, T. ; Lorite, IJ; Ruiz-Ramos, M. ; Ewert, F. Modélisation de l'impact du stress thermique sur la formation du rendement du maïs. *Grandes cultures Rés*. 2016, 198, 226-237. [\[Référence croisée\]](#)
31. Soleil, J. ; Wang, H. ; Ren, H. ; Zhao, B. ; Zhang, J. ; Ren, B. ; Liu, P. Maize (*Zea mays* L.) Réponses au stress thermique : mécanismes qui perturbent le développement et l'équilibre hormonal des glands et du pollen. *J. Agron. Scie aux cultures*. 2023, 209, 502-516. [\[Référence croisée\]](#)
32. Singh, V. ; Krause, M. ; Sandhu, D. ; Sékhon, RS ; Kaundal, A. Prédiction de la tolérance au stress de salinité pour les caractères liés à la biomasse du maïs (*Zea mays* L.) à l'aide de marqueurs à l'échelle du génome. *Génome végétal* 2023, 16, e20385. [\[Référence croisée\]](#)
33. Farooq, M. ; Hussein, M. ; Wakeel, A. ; Siddique, Stress salin KHM dans le maïs : effets, mécanismes de résistance et gestion. Une critique. *Agron. Soutenir. Dév*. 2015, 35, 461-481. [\[Référence croisée\]](#)

34. Gong, X. ; Chao, L. ; Zhou, M. ; Hong, M. ; Luo, L. ; Wang, L. ; Ying, W. ; Jingwei, C. ; Songjie, G. ; Fashui, H. Dommages oxydatifs des semis de maïs causés par l'exposition à une combinaison de carence en potassium et de stress salin. *Sol végétal* 2011, 340, 443-452. [\[Référence croisée\]](#)
35. Kaya, C. ; Achraf, M. ; Dikilitas, M. ; Thon, AL Atténuation des effets néfastes induits par le stress salin sur les plants de maïs par application exogène d'acide indoleacétique (IAA) et de nutriments inorganiques - Un essai sur le terrain. *Aust. J. Crop Sci.* 2013, 7, 249-254.
36. Katerji, N. ; van Hoorn, JW ; Hamdy, A. ; Karam, F. ; Mastrorilli, M. Effet de la salinité sur le stress hydrique, la croissance et le rendement du maïs et Tournesol. *Agricole. Gestion de l'eau.* 1996, 30, 237-249. [\[Référence croisée\]](#)
37. Shahzad, M. ; Witzel, K. ; Zörb, C. ; Mühling, KH Modifications liées à la croissance des modèles d'ions subcellulaires dans les feuilles de maïs (*Zea mays* L.) sous stress salin. *J. Agron. Scie aux cultures.* 2012, 198, 46-56. [\[Référence croisée\]](#)
38. Arshad, M. ; Ranamukhaarachchi, SL ; Ahmad, S. ; Nawaz, R. ; Qayyoom, MMN ; Razaq, A. ; Faiz, F. Variabilité et corrélation de certains attributs du sol et du rendement du maïs influencés par les systèmes de labour dans les agroécosystèmes montagneux. *J. Conservation de l'eau du sol.* 2022, 77, 466-481. [\[Référence croisée\]](#)
39. Kumar, J. ; Abbo, S. Génétique de la période de floraison du pois chiche et son incidence sur la productivité dans les environnements semi-arides. *Av. Agron.* 2001, 72, 107-138. [\[Référence croisée\]](#)
40. Turner, N. ; Wright, G. ; Siddique, K. Adaptation des légumineuses à grains (légumineuses) aux environnements limités en eau. *Av. Agron.* 2001, 71, 193-231. [\[Référence croisée\]](#)
41. Khan, S. ; Anwar, S. ; Achraf, MON ; Khaliq, B. ; Soleil, M. ; Hussein, S. ; Gao, Z. ; Noor, H. ; Alam, S. Mécanismes et adaptation Stratégies pour améliorer la tolérance à la chaleur du riz. Une critique. *Plantes* 2019, 8, 508. [\[CrossRef\]](#)
42. Seleiman, MF ; Al-Suhaibani, N. ; Ali, N. ; Akmal, M. ; Alotaibi, M. ; Refay, Y. ; Dindaroglu, T. ; Abdul-Wajid, HH ; Battaglia, ML Impacts du stress dû à la sécheresse sur les plantes et différentes approches pour atténuer ses effets néfastes. *Plantes* 2021, 10, 259. [\[CrossRef\]](#)
43. Zhang, F. ; Wang, P. ; Zou, Y.-N. ; Wu, Q.-S. ; Ku'ca, K. Effets des champignons mycorhiziens sur la croissance des poils racinaires et les niveaux d'hormones de la racine pivotante et des racines latérales de l'orange trifoliée sous stress de sécheresse. *Cambre. Agron. Science du sol.* 2019, 65, 1316-1330. [\[Référence croisée\]](#)
44. Blum, A. L'ajustement osmotique est un moteur adaptatif de premier ordre au stress de la sécheresse pour soutenir la production végétale. *Environnement des cellules végétales.* 2017, 40, 4-10. [\[Référence croisée\]](#)
45. Lamaoui, M. ; Jémo, M. ; Datla, R. ; Bekkaoui, F. Stress liés à la chaleur et à la sécheresse dans les cultures et approches pour leur atténuation. *Devant. Chimique.* 2018, 6, 26. [\[Réf. croisée\]](#)
46. Rajput, VD ; Harish ; Singh, RK ; Verma, KK ; Sharma, L. ; Quiroz-Figueroa, FR ; Meena, M. ; Gour, VS ; Minkina, T. ; Souchkova, S. ; et coll. Développements récents dans le mécanisme de défense antioxydant enzymatique chez les plantes avec une référence particulière au stress abiotique. *Biologie* 2021, 10, 267. [\[CrossRef\]](#)
47. Wang, C. ; Yang, A. ; Yin, H. ; Zhang, J. Influence du stress hydrique sur la teneur en hormones endogènes et les dommages cellulaires du maïs Semis. *J. Intégré. Biol végétal.* 2008, 50, 427-434. [\[Référence croisée\]](#)
48. Jones, B. ; Gunnerås, SA ; Petersson, SV ; Tarkowski, P. ; Graham, N. ; Mai, S. ; Dolezal, K. ; Sandberg, G. ; Ljung, K. La régulation des cytokinines de la synthèse de l'auxine chez *Arabidopsis* implique une boucle de rétroaction homéostatique régulée via la transduction du signal de l'auxine et de la cytokinine. *Cellule végétale* 2010, 22, 2956-2969. [\[Référence croisée\]](#)
49. Weiss, D. ; Ori, N. Mécanismes de diaphonie entre la gibbérelline et d'autres hormones. *Physiol végétal.* 2007, 144, 1240-1246. [\[Référence croisée\]](#)
50. Rao, SR ; Qayyum, A. ; Razaq, A. ; Ahmad, M. ; Mahmood, moi ; Sher, A. Rôle de l'application foliaire de l'acide salicylique et du L- tryptophane dans la tolérance à la sécheresse du maïs. *J.Anim. Scie végétale.* 2012, 22, 768-772.
51. Shen, Y.-Y. ; Wang, X.-F. ; Wu, F.-Q. ; Du, S.-Y. ; Cao, Z. ; Shang, Y. ; Wang, X.-L. ; Peng, CC-C. ; Yu, X.-C. ; Zhu, S.-Y. ; et coll. Le La sous-unité Mg-chélatase H est un récepteur d'acide abscissique. *Nature* 2006, 443, 823-826. [\[Référence croisée\]](#)
52. Hasanuzzaman, M. ; Bhuyan, MHMB ; Zulfiqar, F. ; Raza, A. ; Mohsin, SM ; Mahmud, JA ; Fujita, M. ; Fotopoulos, V. Espèces réactives de l'oxygène et défense antioxydante chez les plantes soumises à un stress abiotique : revisiter le rôle crucial d'un régulateur de défense universel. *Antioxydants* 2020, 9, 681. [\[CrossRef\]](#)
53. Sandhu, D. ; Kaundal, A. Dynamique de la tolérance au sel : perspectives moléculaires. Dans *Biotechnologies de l'amélioration des cultures, Volume 3 : Approches génomiques* ; Gosal, SS, Wani, SH, éd. ; Springer International Publishing : Cham, Suisse, 2018 ; pp. 25-40, ISBN 978-3-319-94746-4.
54. Amin, moi ; Rasool, S. ; Mir, MA ; Wani, W. ; Masoodi, KZ ; Ahmad, P. Homéostasie ionique pour la tolérance à la salinité chez les plantes : une approche moléculaire Approche. *Physiol. Usine* 2021, 171, 578-594. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
55. Basu, S. ; Kumar, A. ; Benazir, I. ; Kumar, G. Réévaluation du rôle de l'homéostasie ionique pour améliorer la tolérance à la salinité des plantes cultivées. *Physiol. Usine.* 2021, 171, 502-519. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
56. Zhou, X. ; Li, J. ; Wang, Y. ; Liang, X. ; Zhang, M. ; Lu, M. ; Guo, Y. ; Qin, F. ; Jiang, C. La voie SOS classique confère des effets naturels Variation de la tolérance au sel dans le maïs. *Nouveau Phytol.* 2022, 236, 479-494. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
57. Yang, Y. ; Guo, Y. Éclaircir les mécanismes moléculaires médiateurs des réponses au stress salin des plantes. *Nouveau Phytol.* 2018, 217, 523-539. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
58. Cao, Y. ; Wang, Y. ; Gui, C. ; Nguvo, KJ ; Maman, L. ; Wang, Q. ; Shen, Q. ; Zhang, R. ; Gao, X. Les déclencheurs bénéfiques de *Rhizobacterium* ont induit une résistance systémique du maïs à la pourriture de la tige *Gibberella* via la signalisation calcique. *Mol. Interaction entre les microbes végétaux.* 2023, 36, 516-528. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)



59. Yao, X. ; Horie, T. ; Xue, S. ; Leung, HY ; Katsuhara, M. ; Brodsky, DE; Wu, Y. ; Schroeder, JI Sélectivités de transport différentiel de sodium et de potassium des transporteurs OsHKT2;1 et OsHKT2;2 du riz dans les cellules végétales. *Physiol végétal*. 2009, 152, 341-355. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
60. Zivčák, M. ; Brestic, M. ; Sytar, O. Ajustement osmotique et adaptation des plantes au stress dû à la sécheresse. Dans *Tolérance au stress dû à la sécheresse chez les plantes, Vol 1 : Physiologie et biochimie* ; Hossain, MA, Wani, SH, Bhattacharjee, S., Burritt, DJ, Tran, L.-SP, éd. ; Springer International Publishing : Cham, Suisse, 2016 ; pp. 105-143, ISBN 978-3-319-28899-4.
61. Subbarao, GV ; Nam, NH; Chauhan, YS ; Johansen, C. Ajustement osmotique, relations hydriques et remobilisation des glucides chez le pois d'Angole sous déficit hydrique. *J. Physiol végétal*. 2000, 157, 651-659. [\[Référence croisée\]](#)
62. Ghosh, Royaume-Uni ; Islam, Minnesota ; Siddiqui, Minnesota ; Khan, MAR Comprendre les rôles des osmolytes pour acclimater les plantes à un environnement changeant : un examen du mécanisme potentiel. *Signal d'usine. Comportement*. 2021, 16, 1913306. [\[CrossRef\]](#) [\[Pub Med\]](#)
63. Yancey, Solutés compatibles et neutralisants avec le pH : protéger les cellules de la mer Morte jusqu'aux profondeurs marines. *Sci. Programme*. 2004, 87, 1-24. [\[Référence croisée\]](#)
64. Achraf, M. ; Foolad, MR Rôles de la glycine bêtaïne et de la proline dans l'amélioration de la résistance au stress abiotique des plantes. *Environ. Exp. Bot*. 2007, 59, 206-216. [\[Référence croisée\]](#)
65. Yoshiba, Y. ; Kiyosue, T. ; Nakashima, K. ; Yamaguchi-Shinozaki, K. ; Shinozaki, K. Régulation des niveaux de proline en tant qu'osmolyte chez les plantes soumises à un stress hydrique. *Physiol des cellules végétales*. 1997, 38, 1095-1102. [\[Référence croisée\]](#)
66. Rosa, M. ; Prado, C. ; Podazza, G. ; Interdonato, R. ; González, JA; Hilal, M. ; Prado, FE Sucres Solubles—Métabolisme, Détection et Stress Abiotique. *Signal d'usine. Comportement*. 2009, 4, 388-393. [\[Référence croisée\]](#)
67. Liu, F.-F. ; Ji, L. ; Zhang, L. ; Dong, X.-Y. ; Sun, Y. Base moléculaire de la stabilité des protéines induite par les polyols révélée par la molécule Simulations dynamiques. *J. Chem. Phys*. 2010, 132, 225103. [\[Réf. croisée\]](#)
68. Njeru, F. ; Wambua, A. ; Muge, E. ; Haesaert, G. ; Gettemans, J. ; Misinzo, G. Principaux stress biotiques affectant la production de maïs au Kenya et leurs implications pour la sécurité alimentaire. *PeerJ* 2023, 11, e15685. [\[Référence croisée\]](#)
69. Lodha, TD; Hembram, P. ; Nitile Tep, JB Protéomique : une approche réussie pour comprendre le mécanisme moléculaire de Interaction plante-pathogène. *Suis. J. Plant Sci*. 2013, 2013, 32899. [\[Réf. croisée\]](#)
70. Gong, F. ; Yang, L. ; Tai, F. ; Hu, X. ; Wang, W. « Omics » de la réponse au stress du maïs pour une production alimentaire durable : opportunités et les défis. *Omics J. Intégré. Biol*. 2014, 18, 714-732. [\[Référence croisée\]](#)
71. Basu, Saskatchewan ; Dutta, M. ; Goyal, A. ; Bhowmik, PK ; Kumar, J. ; Nandy, S. ; Scagliusi, SM; Prasad, R. Est une culture génétiquement modifiée Réponse pour la prochaine révolution verte ? *Cultures GM* 2010, 1, 68-79. [\[Référence croisée\]](#)
72. Hung, H.-Y. ; Shannon, L.M. ; Tian, F. ; Bradbury, PJ ; Chen, C. ; Flint-Garcia, SA ; McMullen, MD; Articles, D. ; Buckler, ES; Doebley, JF; et coll. ZmCCT et la base génétique de l'adaptation de la durée du jour sous-tendant la propagation du maïs après la domestication. *Proc. Natl. Acad. Sci. États-Unis* 2012, 109, E1913-E1921. [\[Référence croisée\]](#)
73. Jasso-Robles, FI; Jiménez-Bremont, JF; Becerra-Flora, A. ; Juárez-Montiel, M. ; González, MOI ; Pieckenstein, Floride ; García De La Cruz, RF; Rodríguez-Kessler, M. L'inhibition de l'activité de la polyamine oxydase affecte le développement de la tumeur pendant l'interaction maïs-Ustilago maydis. *Physiol végétal. Biochimie*. 2016, 102, 115-124. [\[Référence croisée\]](#)
74. Takahashi, Y. ; Berberich, T. ; Miyazaki, A. ; Seo, S. ; Ohashi, Y. ; Kusano, T. Signalisation de la spermine dans le tabac : l'activation des protéines kinases activées par les mitogènes par la spermine est médiée par un dysfonctionnement mitochondrial. *Plante J*. 2003, 36, 820-829. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
75. Herridge, DF; Peoples, MB; Boddey, RM Apports mondiaux de fixation de l'azote biologique dans les systèmes agricoles. *Sol végétal* 2008, 311, 1-18. [\[Référence croisée\]](#)
76. Peoples, MB; Brockwell, J. ; Herridge, DF; Rochester, IJ ; Alves, BJR; Urquiaga, S. ; Boddey, RM; Dakota, FD ; Bhattarai, S. ; Maskey, SL; et coll. Les contributions des légumineuses fixatrices d'azote à la productivité des systèmes agricoles. *Symbiose* 2009, 48, 1–17. [\[Référence croisée\]](#)
77. Akiyama, K. ; Hayashi, H. Strigolactones : Signaux chimiques pour les symbiotes fongiques et les mauvaises herbes parasites dans les racines des plantes. *Anne. Bot*. 2006, 97, 925-931. [\[Référence croisée\]](#)
78. Lucido, A. ; Andrade, F. ; Basallo, O. ; Eleiwa, A. ; Marin-Sanguino, A. ; Vilapriyo, E. ; Sorribas, A. ; Alves, R. Modélisation des effets de Niveaux de strigolactone sur l'architecture du système racinaire du maïs. *Devant. Scie végétale*. 2024, 14, 1329556. [\[CrossRef\]](#)
79. Guan, JC; Koch, KE; Suzuki, M. ; Wu, S. ; Latshaw, S. ; Pétruff, T. ; Goulet, C. ; Klee, HJ ; McCarty, DR Divers rôles de la signalisation de la strigolactone dans l'architecture du maïs et le découplage d'un sous-réseau spécifique aux ramifications. *Physiol végétal*. 2012, 160, 1303-1317. [\[Référence croisée\]](#)
80. Genre, A. ; Chabaud, M. ; Timmers, T. ; Bonfante, P. ; Barker, DG Les champignons mycorhiziens arbusculaires suscitent un nouvel appareil intracellulaire dans les cellules épidermiques des racines de Medicago Truncatula avant l'infection. *Cellule végétale* 2005, 17, 3489-3499. [\[Référence croisée\]](#)
81. Mortier, E. ; Mounier, A. ; Kreplak, J. ; Martin-Laurent, F. ; Recorbet, G. ; Lamotte, O. Preuve qu'un réseau mycorhizien arbusculaire commun atténue la pénurie de phosphate dans les plants de noyer et de maïs interconnectés. *Devant. Scie végétale*. 2023, 14, 1206047. [\[CrossRef\]](#)
82. Wang, Q. ; Liu, M. ; Wang, Z. ; Li, J. ; Liu, K. ; Huang, D. Le rôle de la symbiose mycorhizienne arbusculaire dans le stress abiotique des plantes. *Devant. Microbiol*. 2024, 14, 1323881. [\[CrossRef\]](#)
83. Hui, J. ; Un, X. ; Li, Z. ; Neuhausser, B. ; Ludewig, U. ; Wu, X. ; Schulze, W. ; Chen, F. ; Feng, G. ; Lambers, H. ; et coll. Le transporteur d'ammonium spécifique aux mycorhizes ZmAMT3;1 médie l'absorption d'azote dépendante des mycorhizes dans les racines de maïs. *Cellule végétale* 2022, 34, 4066-4087. [\[Référence croisée\]](#)

84. Cheng, Z. ; Meng, L. ; Yin, T. ; Li, Y. ; Zhang, Y. ; Li, S. Changements dans la diversité des rhizobia du sol et leurs effets sur l'efficacité symbiotique du soja en culture intercalaire avec le maïs. *Agronomie* 2023, 13, 997. [\[CrossRef\]](#)
85. Lucas, VMR ; Carlos, HC; Fabio, LCM; Gustavo, VM *Azospirillum* spp. Potentiel de croissance et de rendement du maïs. *Afr. J. Biotechnologie*. 2018, 17, 574-585. [\[Référence croisée\]](#)
86. Hayat, R. ; Ahmed, moi; Sheirdil, RA Un aperçu des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR) pour une agriculture durable. Dans la production végétale pour l'amélioration agricole ; Ashraf, M., Öztürk, M., Ahmad, MSA, Aksoy, A., éd. ; Springer : Dordrecht, Pays- Bas, 2012 ; pp. 557-579, ISBN 978-94-007-4115-7.
87. García de Salamone, IE ; Dobereiner, J. ; Urquiaga, S. ; Boddey, RM Fixation biologique de l'azote dans les associations souches d'*Azospirillum*-génotype de maïs, évaluée par la technique de dilution isotopique 15N. *Biol. Fertilisant. Sols* 1996, 23, 249-256. [\[Référence croisée\]](#)
88. Deynze, AV; Zamora, P. ; Delaux, P.-M. ; Heitmann, C. ; Jayaraman, D. ; Rajasekar, S. ; Graham, D. ; Maeda, J. ; Gibson, D. ; Schwartz, KD; et coll. La fixation de l'azote dans une variété locale de maïs est soutenue par un microbiote diazotrophique associé aux mucilages. *PLoS Biol.* 2018, 16, e2006352. [\[Référence croisée\]](#)
89. Xu, L. ; Wang, A. ; Wang, J. ; Wei, Q. ; Zhang, W. *Piriformospora indica* confère une tolérance à la sécheresse à *Zea mays* L. grâce à l'amélioration de l'activité antioxydante et de l'expression des gènes liés à la sécheresse. *Culture J.* 2017, 5, 251-258. [\[Référence croisée\]](#)
90. Ali, B. ; Hafeez, A. ; Afridi, MS; Javed, MA; Sumaira ; Suleman, F. ; Nadeem, M. ; Ali, S. ; Alwahibi, MS ; Elshikh, MS ; et coll. Tolérance au stress de salinité à médiation bactérienne dans le maïs (*Zea mays* L.) : une voie heureuse vers une agriculture durable. *ACS Omega* 2023, 8, 20471-20487. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
91. Ryals, J. ; Neuenschwander, U. ; Willits, M. ; Molina, A. ; Steiner, H. ; Hunt, M. Résistance systémique acquise. *Cellule végétale* 1996, 8, 1809-1819. [\[Référence croisée\]](#) [\[Pub Med\]](#)
92. Yu, Y. ; Gui, Y. ; Li, Z. ; Jiang, C. ; Guo, J. ; Niu, D. Résistance systémique induite pour améliorer l'immunité des plantes par des microbes bénéfiques. *Plantes* 2022, 11, 386. [\[CrossRef\]](#)
93. Bakker, PAHM; Doombos, RF ; Zamioudis, C. ; Berendsen, RL; Pieterse, CMJ a induit une résistance systémique et le Microbiome de la rhizosphère. *Pathologie végétale.* J. 2013, 29, 136-143. [\[Référence croisée\]](#)
94. Saravanakumar, K. ; Fan, L. ; Fu, K. ; Yu, C. ; Wang, M. ; Xia, H. ; Soleil, J. ; Li, Y. ; Chen, J. La cellulase de *Trichoderma harzianum* interagit avec les racines et déclenche la résistance systémique induite aux maladies foliaires du maïs. *Sci. Rapport* 2016, 6, 35543. [\[CrossRef\]](#)
95. Rojas-Tapias, D. ; Moreno-Galván, A. ; Pardo-Díaz, S. ; Obando, M. ; Rivera, D. ; Bonilla, R. Effet de l'inoculation de bactéries favorisant la croissance des plantes (PGPB) sur l'amélioration du stress salin chez le maïs (*Zea mays*). *Appl. Ecol du sol.* 2012, 61, 264-272. [\[Référence croisée\]](#)
96. Naseem, H. ; Bano, A. Rôle des rhizobactéries favorisant la croissance des plantes et de leur exopolysaccharide dans la tolérance à la sécheresse des Maïs. *J. Interaction avec les plantes.* 2014, 9, 689-701. [\[Référence croisée\]](#)
97. Gou, W. ; Tian, L. ; Ruan, Z. ; Zheng, P. ; Chen, F. ; Zhang, L. ; Cui, Z. ; Zheng, P. ; Li, Z. ; Gao, M. ; et coll. Accumulation de choline et de glycinebétaine et tolérance au stress dû à la sécheresse induite dans le maïs (*Zea mays*) par trois souches de rhizobactéries favorisant la croissance des plantes (PGPR). *Pak. J. Bot.* 2015, 47, 581-586.
98. Huang, X.-F.; Zhou, D. ; Lapsanski, E. ; Reardon, K. ; Guo, J. ; Andales, M. ; Vivanco, J. ; Manter, D. *Mitsuaria* sp. et *Burkholderia* sp. de la rhizosphère d'*Arabidopsis* améliore la tolérance à la sécheresse chez *Arabidopsis thaliana* et le maïs (*Zea mays* L.). *Sol végétal* 2017, 419, 523-539. [\[Référence croisée\]](#)
99. Moreno-Galván, A. ; Cortés-Patiño, S. ; Romero-Perdomo, F. ; Uribe-Vélez, D. ; Bashan, Y. ; Bonilla, R. Accumulation de proline et activité de glutathion réductase induite par des rhizobactéries tolérantes à la sécheresse en tant que mécanismes potentiels pour atténuer le stress dû à la sécheresse dans l'herbe de Guinée. *Appl. Ecol du sol.* 2020, 147, 103367. [\[Réf. croisée\]](#)
100. Molina-Romero, D. ; Baez, A. ; Quintero-Hernández, V. ; Castañeda-Lucio, M. ; Fuentes-Ramírez, LE; Bustillos-Cristales, MdR ; Rodríguez-Andrade, O. ; Morales-García, YE ; Munive, A. ; Muñoz-Rojas, J. Mélange bactérien compatible, tolérant au dessèchement, améliore la croissance des plantes de maïs. *PLoS ONE* 2017, 12, e0187913. [\[Référence croisée\]](#)
101. Bano, Q. ; Ilyas, N. ; Bano, A. ; Zafar, N. ; Akram, A. ; Hassan, FU Effet de l'inoculation d'*Azospirillum* sur le maïs (*Zea mays* L.) Sous Stress dû à la sécheresse. *Pak. J. Bot.* 2013, 45, 13-20.
102. Cohen, A. ; Travaglia, C. ; Bottini, R. ; Piccoli, P. Participation de l'acide abscissique et des gibbérellines produits par l'*azospirillum* endophytique à l'atténuation des effets de la sécheresse sur le maïs. *Botanique* 2009, 87, 455-462. [\[Référence croisée\]](#)
103. Vardharajula, S. ; Shaik, ZA; Grover, M. ; Reddy, G. ; Venkateswarlu, B. Croissance des plantes tolérantes à la sécheresse favorisant *Bacillus* spp. : Effet sur la croissance, les osmolytes et le statut antioxydant du maïs sous stress de sécheresse. *J. Interaction avec les plantes.* 2011, 6, 1-14. [\[Référence croisée\]](#)
104. Naveed, M. ; Mitter, B. ; Reichenauer, TG; Wieczorek, K. ; Sessitsch, A. Augmentation de la résilience du maïs au stress de la sécheresse grâce à la colonisation endophytique par *Burkholderia phytofirmans* PsJN et *Enterobacter* sp. FD17. *Environ. Exp. Bot.* 2014, 97, 30-39. [\[Référence croisée\]](#)
105. Quiroga, G. ; Érice, G. ; Ding, L. ; Chaumont, F. ; Aroca, R. ; Ruiz-Lozano, JM La symbiose mycorhizienne arbusculaire régule l'activité des aquaporines et améliore la perméabilité à l'eau des cellules racinaires des plants de maïs soumis au stress hydrique. *Environnement des cellules végétales.* 2019, 42, 2274-2290. [\[Référence croisée\]](#)
106. Yasmin, H. ; Nosheen, A. ; Naz, R. ; Bano, A. ; Keyani, R. Induction médiée par le PGPR et le L-Tryptophane de la tolérance à la sécheresse chez Maïs (*Zea mays* L.). *J. Interaction avec les plantes.* 2017, 12, 567-578. [\[Référence croisée\]](#)
107. Curá, JA; Franz, DR ; Philosophie, JE; Balestrasse, KB ; Burguño, LE Inoculation avec *Azospirillum* sp. et *Herbaspirillum* sp. Les bactéries augmentent la tolérance du maïs au stress dû à la sécheresse. *Microorganismes* 2017, 5, 41. [\[CrossRef\]](#)

108. Krishnamoorthy, R. ; Kim, K. ; Subramanien, P. ; Senthilkumar, M. ; Anandham, R. ; Sa, T. Les champignons mycorhiziens arbusculaires et les bactéries associées isolés du sol affecté par le sel améliorent la tolérance du maïs à la salinité dans les sols de remise en état des côtes. Agric. Écosystème. Environ. 2016, 231, 233-239. [\[Référence croisée\]](#)
109. Bano, A. ; Fatima, M. Tolérance au sel chez Zea mays (L). Après inoculation de Rhizobium et de Pseudomonas. Biol. Fertilisant. Sols 2009, 45, 405-413. [\[Référence croisée\]](#)
110. Nadeem, SM; Zahir, ZA; Naveed, M. ; Arshad, M. Les rhizobactéries contenant de l'ACC-désaminase confèrent une tolérance au sel dans le maïs cultivé dans des champs affectés par le sel. Peut. J. Microbiol. 2009, 55, 1302-1309. [\[Référence croisée\]](#)
111. Sheng, M. ; Tang, M. ; Zhang, F. ; Huang, Y. Influence des mycorhizes arbusculaires sur les solutés organiques dans les feuilles de maïs sous sel Stresser. Mycorhizes 2011, 21, 423-430. [\[Référence croisée\]](#)
112. Chen, L. ; Liu, Y. ; Wu, G. ; Kimani, V. ; Shen, Q. ; Zhang, N. ; Zhang, R. Tolérance induite par le sel de maïs par inoculation de rhizosphère de Bacillus amyloliquefaciens SQR9. Physiol. Usine. 2016, 158, 34-44. [\[Référence croisée\]](#)
113. Li, X. ; Soleil, P. ; Zhang, Y. ; Jin, C. ; Guan, C. Une nouvelle souche PGPR Kocuria rhizophila Y1 améliore la tolérance au stress salin dans le maïs en régulant les niveaux de phytohormones, l'acquisition de nutriments, le potentiel redox, l'homéostasie ionique, la capacité photosynthétique et l'expression des gènes sensibles au stress. Environ. Exp. Bot. 2020, 174, 104023. [\[Réf. croisée\]](#)
114. Ahmad, M. ; Imtiaz, M. ; Nawaz, MS ; Mubeen, F. ; Sarwar, Y. ; Hayat, M. ; Asif, M. ; Naqvi, RZ ; Ahmad, M. ; Imran, A. Le Consortium PGPR thermotolérant B3P module les machines physio-biochimiques et moléculaires pour une meilleure tolérance à la chaleur du maïs au début de la croissance végétative. Anne. Microbiol. 2023, 73, 34. [\[Réf. croisée\]](#)
115. Mathur, S. ; Agnihotri, R. ; Sharma, députée ; Reddy, VR ; Jajoo, A. Effet du stress à haute température sur les caractères physiologiques des plantes et Symbiose mycorhizienne dans les plants de maïs. J. Fungi 2021, 7, 867. [\[CrossRef\]](#)
116. Zhu, X. ; Chanson, F.-B. ; Xu, H.-W. Les mycorhizes arbusculaires améliorent le stress à basse température dans le maïs via des modifications de l'eau hôte Statut et photosynthèse. Sol végétal 2010, 331, 129-137. [\[Référence croisée\]](#)
117. Mathur, S. ; Jajoo, A. Les champignons mycorhiziens arbusculaires protègent les plants de maïs du stress à haute température en régulant le photosys-thème II Hétérogénéité. Cultures ind. Prod. 2020, 143, 111934. [\[Réf. croisée\]](#)

Avis de non-responsabilité/Note de l'éditeur : Les déclarations, opinions et données contenues dans toutes les publications sont uniquement celles du ou des auteurs et contributeurs individuels et non de MDPI et/ou du ou des éditeurs. MDPI et/ou le(s) éditeur(s) déclinent toute responsabilité pour tout préjudice corporel ou matériel résultant des idées, méthodes, instructions ou produits mentionnés dans le contenu.