

UNIVERSITE KASDI MERBAH-OUARGLA

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département des Sciences Biologiques



Mémoire en vue de l'obtention du diplôme

MASTER ACADEMIQUE

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie

Filière : Sciences Biologies

Spécialité : Biotechnologie végétale

Présenté par :

CHABANI Roumaissa

TEHACHE Siham el Ghalia

Thème

Synthèse bibliographique sur les mycorhizes techniques et applications.

Soutenu publiquement

Le : 30/06/2021.

Devant le jury :

Président	Mr BARADAI L.	Professeur	UKM Ouargla
Promoteur	Mr. CHAICH K.	M.C.B.	UKM Ouargla
Examineur	Mr KOREICHI R.	M.C.A.	UKM Ouargla

Année universitaire : 2021/2020.

Remerciements

On remercie Dieu le tout puissant de nous avoir donné la santé et la volonté d'entamer et de terminer ce mémoire.

Tout d'abord, ce travail ne serait pas aussi riche et n'aurait pas pu voir le jour sans l'aide et l'encadrement de M^r K.CHAICH, on le remercie pour la qualité de son encadrement exceptionnel, pour sa patience, sa rigueur et sa disponibilité durant notre préparation de ce mémoire.

Nos vifs remerciements vont, également, à M^r L.BARADAI et M^r R.KORICHI pour avoir accepté de juger ce modeste travail. Qu'ils trouvent ici l'expression de notre parfaite gratitude.

Dédicaces

Je dédie ce travail à :

Mes chers parents qui m'ont entouré de tous soins imaginable pour atteindre à cet aboutissement ; je ne trouverai jamais de mots pour vous exprimer mon amour éternel, mon profond attachement et ma reconnaissance pour l'amour, la tendresse et surtout pour votre présence dans mes moments les plus difficiles,

Mes chères sœurs Imane, Yasmine, Radhia et Manel ; je remercie énormément mes chères pour vous amours et soutiens et les encouragements

Mon cher frère Mohamed,

Mon cher Issam Mostfaoui aucun mot ne saurait t'exprimer mon profond.

Et ma meilleure amie Nihel Abadi c'est une sœur que la vie ; merci d'être toujours là pour moi, mes meilleurs Yasmine Fassouli Et Imane Benaoum, je vous aime.

Dédicaces

Je dédie ce mémoire à :

Ma mère

TEHACHE SAIDA, qui a œuvré pour ma réussite, de par son amour, son soutien, tous les sacrifices consentis et ses précieux conseils, pour toute son assistance et sa présence dans ma vie, reçois à travers ce travail aussi modeste soit-il, l'expression de mes sentiments et de mon éternelle gratitude.

Mon père

TEHACHE OMAR, qui peut être fier et trouver ici le résultat de longues années de sacrifices et de privations pour m'aider à avancer dans la vie. Puisse Dieu faire en sorte que ce travail porte son fruit ; Merci pour les valeurs nobles, l'éducation et le soutien permanent venu de toi.

Mes frères

LAKHDER, SALIM, Kamel, FARID et mes sœurs HOUDA, AMEL, FATIMA ET OUM ELKHIR qui n'ont cessé d'être pour moi des exemples de persévérance, de courage et de générosité.

Et mes chers

HIBA EL RAHMAN, ISSAM, CHAMS EL DIN, ISLEM, ADEM.

Résumé

Les mycorhizes constituent la symbiose végétale la plus répandue à l'échelle planétaire. Les champignons concernés et distribués sur l'ensemble des écosystèmes, colonisent la majorité des plantes terrestres. Ils sont célèbres pour différents types, dont les plus importants sont ectomycorhizes et endomycorhizes. Lors de la symbiose, le champignon entre en interaction très étroite (spécificité) avec le végétal. Aux avantages bien connus des mycorhizes sur la croissance végétale, s'ajoutent plusieurs bénéfices, notamment pour la survie des plantes, leur biodiversité, l'impact sur la microflore du sol et le potentiel d'agent de réduction des stress tant abiotiques que biotiques. Cette revue fait le point sur les connaissances actuelles sur les nombreux bénéfices apportés par la mycorhization aux plantes et les services que peuvent rendre les mycorhizes pour l'homme.

ABSTRACT

Mycorrhizae constituting the most widespread vegetal symbiosis on a planetaric scale the fungi concerned and distributed over all ecosystems colonize the majority of terrestrial plants in addition to the well-known. They are famous for different types, doubt the most important are ectomycehizae and endomycohizae during the symbiosis, the fungus enters into very advanced interaction (specificity) with the plant advantages of mycorhizaes on plant growth, several benefits are added, in particular for survival plants and biodiversity, impact on soil microflora and the potential for reducing both abiotic and biotic stresses. This review takes stock of current knowledge on the many benefits that arbuscular mycorrhization brings to plants and the services that arbuscular mycorrhizae can provide for humans.

المخلص

تشكل الفطريات الفطرية أكثر أنواع النباتات انتشاراً على نطاق الكواكب وتستعمر الفطريات المعنوية والموزعة على جميع النظم البيئية غالبية نباتات الأرضية. تشتهر بمختلف الأنواع أهمها ايكتوميكوريز واندوميكوريز التعايش بين الفطريات والنباتات يكون تفاعل خاص (خاصة) بالإضافة إلى المزايا المعروفة للفطريات على نمو النبات وهناك العديد من الفوائد ولا سيما البقاء على قيد الحياة الباتات وتنوعها البيولوجي وتأثيرها على النباتات الدقيقة في التربة وإمكانية الحد من كل الاجهاد الاحيائي واللاحيائي. هذه المذكرة تعرف عدد الفوائد هذا الفطر للنبات والانسان.

Liste des abréviations

ADNr : Acide désoxyribonucléique ribosomique.

ADN : Acide désoxyribonucléique.

AM: Arbuscular Mycorrhizae .

ATP : Adénosine triphosphate.

APP : Appareil de pré-pénétration.

AML: Acute myeloid leukemia.

°C : Degrés Celsius.

C : Carbone.

CTAB: Bromure de cétyltriméthylammonium.

CM : Champignons mycorrhiziens.

CMA : Champignons mycorrhiziens à arbuscules.

ECM : Ectomycorhizes.

FLR4 : Amorce d'amplification.

Fe EDTA : Ferric acide ethylique diamine tétra-acétique.

g : Gramme.

28G: Guide d'amorce ½.

HCL : Acide chlorhydrique.

ITS : Espacer Interne Transcrit.

KOH : Hydroxyde de potassium.

LR1: Amorce d'amplification.

MMN : Modified Menin Norkrans medium (par Marx) .

mm : Millimètre.

mL: Millilitre.

NaCl : Chlorure de sodium.

NACL : Chlorure de sodium.

NCBI: National center for biotechnology information.

NDL22: Notre Dame de Lourdes.

NS: Northren special.

NM : Nano Mètre.

PCR : Polymérase Chain réaction.

P: Phosphore.

RPM : Révolution per minute.

SM: Symbiose mycorhizien.

VOCs : Composés Volatiles Organiques.

µM: Micro Mètre.

Liste des figures

Figure 1. Schématisation de la structure de la paroi fongique.....	4
Figure 2. Thalle levuriforme du genre <i>Saccharomyces</i>	5
Figure 3. Thalle filamenteux siphonné à gauche et septé à droite.....	6
Figure 4. Phylogénie modifiée des Opisthocontes.....	8
Figure 5. Champignon saprophyte (Fromage).....	10
Figure 6. Champignon parasite (<i>armillaire</i>).....	10
Figure 7. Champignon symbiote (lichens).....	11
Figure 8. Les différents compartiments de la mycorrhizosphère.....	13
Figure 9. Arbre phylogénique l'apparement des différentes lignées de champignons.....	16
Figure 10. Représentation schématique des sections transversales des huit types des mycorhizes.....	17
Figure 11. Symbiose ectomycorhizienne.....	18
Figure 12. Symbiose racinaire des endomycorhizes et ectomycorhizes. (A gauche) une coupe transversale et (à droite), une coupe longitudinale d'une racine mycorhize.....	19
Figure 13. Différentes formes des ect-endomycorhizes.....	17
Figure 14. Coupe descriptive d'une racine endomycorhize.....	20
Figure 15. Structure typiques de mycorhizes arbusculaires.....	21
Figure 16. Mycorhize éricoïde au niveau des racines de <i>Leucopogon verticillatus</i>	21
Figure 17. Mycorhize d'une Orchidée (<i>Pterostylis vittata</i>).....	22
Figure18. Dialogue moléculaire <i>Medicago truncatula/Rhizophagus irregularis</i>	25
Figure 19. Schématisation de l'établissement de la symbiose mycorhizienne et du cycle de vie des CMA.....	26
Figure 20 . Schéma de différentes étapes de colonisation des champignons MA.....	28
Figure 21. Protocole d'isolement du mycélium issu de champignons mycorhiziens.....	38
Figure 22. Technique d'extraction des spores fongiques	39

Figure 23. Structure mycorhiziennes arbusculaires observées dans les racines des plantes d'intérêt	42
Figure 24. Diversité des spores des CMA isolées à partir du sol rhizosphérique de <i>pistacia lentiscus</i>	43
Figure 25. Protocole de l'extraction et amplification des ADN.....	44
Figure 26. Schéma récapitulant les principaux processus d'échanges de nutriments dans l'ensemble des symbioses mycorhiziennes.....	48
Figure 27. Cycle simplifié du P dans agro-systèmes montrant la répartition de stock total de P du sol entre les différents pools de P et le rôle des CMA dans le transfert de P biodisponible à la plante.....	49
Figure 28. Représentation schématique de l'acquisition des principaux éléments minéraux par les deux types de mycorhizes.....	50
Figure 29. Fonction de nutrition et de protection à l'œuvre lors de la symbiose mycorhizienne. Les hyphes du champignon mycorhizien sont représentés en Bleu	52
Figure 30. Les différentes techniques de bioremédiation.....	55
Figure 31. Représentation schématique des différentes fonctions jouées par les champignons mycorhiziens (CM).....	56
Figure 32. Comparaison entre plants de thuya non inoculés et inoculés par des CMA Indigènes.....	58

Liste des tableaux

Tableau 1. Principaux genres de champignons mycorhizes.....	7
Tableau 2. Caractéristiques des principaux types de mycorhizes.....	23
Tableau 3. Association des ECM avec des familles et genres.....	34
Tableau 4. Composition de milieux nutritifs généralement utilisés dans les procédés d'isolement et de culture des champignons mycorhiziens.....	37
Tableau 5. Les amorces utilisées dans PCR.....	45

Sommaire

Remercîments

Dédicace

Résumé

Liste des abréviations

Liste des figures

Introduction1

CHAPITRE I GENERALITE SUR LES CHAMPIGNONS

MYCORHIZIENNES.

- 1. Historique.....3**
- 2. Caractères généraux des champignons.....4**
 - 2.1 .Principales formes de thalle rencontrées chez les mycètes.....5**
- 3. Taxonomie des champignons.....6**
 - 3.1 .Mode de vie des champignons.....9**
 - 3.1.1 Champignons saprophytes.....9**
 - 3.1.2 Champignons parasites.....10**
 - 3.1.3 Champignons commensaux.....11**
 - 3.1.4 Champignons symbiotiques.....11**

CHAPITRE II ETABLISSEMENT, TYPES ET DIALOGUE MOLECULAIRE DES ASSOCIATIONS MYCORHIZIENNES.

- 1. Rappels utiles.....12**
- 2. Facteurs de développement de champignons mycorhiziens.....13**
- 3. Partenaires à la mycorhization.....14**
 - 3.1. Végétal.....12**
 - 3.2. Champignon.....16**
 - 3.3. Environnement.....16**
- 4. Les types des mycorhizes.....17**

4.1. Ectomycorhizes.....	17
4.2. Ecto-endomycorhizes.....	19
4.3. Endomycorhizes.....	20
4.3.1. Endomycorhizes ou mycorhizes à arbuscules.....	20
4.3.2. Mycorhizes éricoïdes.....	21
4.3.3. Mycorhizes orchidoïdes.....	22
4.3.4. Mycorhizes arbutoides.....	22
4.3.5. Mycorhizes monotropoïdes.....	22
4.3.6. Mycorhizes sébacinoïdes.....	23
4.3.7. Importance économique.....	24
5. Etablissement et dialogue moléculaire l'association mycorhize- plante.....	24
5.1. Dialogue moléculaire.....	24
5.2. Les signaux d'appel de la symbiose.....	25
5.2.1. Strigolactones.....	25
5.2.2. Flavonoïdes.....	25
➤ Chez CMA.....	26
5.3. Cycle de développement du champignon et formation des mycorhizes.....	27
➤ Chez ECM.....	28

CHAPITRE III AFFINITES REPERTORIEES DANS LES INTERACTION CHAMPIGNON MYCORHIZES-PLANTE HOTES ET DIALOGUE MOLECULAIRE.

1. Affinité générale des champignons mycorhizes avec le partenaire végétale.....	30
1.1. Grandes Affinités	30
1.2. Moyenne à faible affinité.....	31
1.3. Cas de double affinité avec les principaux types de mycorhizes (ECM et AM).....	32

CHAPITRE IV MATERIELS ET METHODES UTILISEES POUR L'IDENTIFICATION DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS.

1. Modes opératoires suivis.....	36
1.1 Isolement du mycélium.....	36
1.2 Isolement des spores.....	38
1.3 Coloration des fragments de racines.....	40
2. Méthodes morphologiques (macroscopiques et microscopiques).....	40
2.1. Analyse macroscopique.....	40
2.2. Analyse microscopique.....	41
3. Méthodes moléculaire.....	44
A. Extraction de l'ADN total.....	44
B. La quantification et vérification de la pureté de l'ADN extrait.....	44
C. Amplification de l'ADN.....	45
D. Séquençage d'ADN et analyse.....	45
4. Production utilisé pour production des couples symbiotique efficace sous condition contrôlé.....	46
4.1. Culture <i>in vitro</i> des espèces d'intérêt.....	46
4.2. Exemple des plantes <i>H. lippii-Tirmania</i> dans la région de Béchar.....	46
A. Matériel fongique.....	46
B. Matériel vegetal.....	46
C. Examens des échantillons d'ascocarpes de deux espèces de terfez.....	47
D. Production d'inoculum d'espèce-champignon sélectionnée.....	47

CHAPITRE V PRINCIPAUX AVANTAGES ET ROLES ECOLOGIQUES ATTRIBUES ASSOCIATIONS MYCORHIZES-PLANTES ET LEURS VALORISATION.

1. Ecosystèmes terrestres et cycle biogéochimiques.....	48
--	-----------

2.	Biodisponibilité du P et nutrition phosphatée des plantes.....	49
3.	Bio-protection.....	51
	3.1. Résistance aux stress biotiques.....	51
	3.2. Résistance aux stress abiotiques.....	52
	3.2.1. La sécheresse.....	52
	3.2.2. La tolérance au stress salin des plantes et de leurs symbiotes fongiques.....	53
4.	Lutte contre des agents pathogènes.....	53
5.	Activité hormonale.....	54
6.	Protection contre les métaux lourds.....	54
	6.1. La Phytostabilisation.....	54
	6.2. La Phytoextracton.....	54
	6.3. La Phytovolatilisation.....	55
	6.4. La Phytofiltration.....	55
7.	Rôle écologique des champignons mycorhiziens dans les agro- systèmes.....	55
8.	Bio fertilisation et revégétalisation des sites miniers.....	57
9.	Conclusion.....	59
10.	Référence.....	<i>I</i>

INTRODUCTION

Introduction

Les associations mutualistes entre les plantes et les microorganismes du sol sont des éléments importants pour la réparation du sol, la survie, la croissance et la santé des végétaux (VAN DER HEIJDEN ET AL., 2008). Dans la nature, la majorité des végétaux terrestres vit en symbiose avec des champignons. Cette étroite relation entre les plantes supérieures et les champignons s'élabore au niveau des racines. Les organes résultants de cette association sont appelés mycorhizes (BRUNDRETT, 2002).

Ces champignons, présents dans les sols de la plupart des écosystèmes, forment des associations symbiotiques avec les racines de la majorité des espèces végétales terrestres (STRULLU, 1991 ; VAN DER HEIJDEN ET AL., 1998) aussi bien dans les zones arides que dans les zones tempérées (PARNISKE, 2008). Selon SMITH & READ (1997), plus de 95% des plantes terrestres peuvent vivre en symbiose avec les champignons sauf quelques familles comme les *Brassicaceae* les *Caryophyllaceae*, les *Cyperaceae*, les *Juncaceae*, les *Chenopodiaceae* et les *Amaranthaceae* présentent très peu d'association mycorhiziennes (STRULLU, 1991 ET NORMAN ET AL., 1995).

Les trois principaux types d'associations mycorhiziennes sont les endomycorhizes et les ectomycorhizes et les endomycorhizes (COYNE, 2000). Champignons endomycorhizes la plus fréquente est la symbiose mycorhizienne à arbuscules : la majorité des espèces végétales sont associées, au niveau de leur racine, avec des champignons du groupe des *Gloméromycètes*. Cette symbiose est retrouvée sur tous les continents des îles subarctiques à la Péninsule antarctique et dans tous les écosystèmes terrestres (NEWSHAM ET AL. 2009 ; SMITH ET READ 2008).

Dans le cas de la symbiose mycorhizienne, toutes les plantes ne s'associent pas avec n'importe quel champignon. Dans certains cas, des groupes bien limités de plantes ne forment des mycorhizes qu'avec un groupe également bien limité de champignons, c'est-à-dire certains espèces des champignons sont capable d'infecter plusieurs espèces, d'autre au contraire sont spécifique à une seule espèce.

En effet, ces champignons utilisés pour développer une agriculture et restaurer les écosystèmes de façon durable, une des solutions les plus prometteuses pour l'agriculture et la restauration écologique des milieux dégradés ont prouvé leur efficacité dans des contextes agronomiques plus durable visant à réduire l'usage des pesticides et permettant une optimisation de la production végétale (qualitative et quantitative) mais aussi pour phytomanagement (revégétalisation, remédiation) des sols pollués, en adéquation avec le développement durable, et

écologiques en limitant les apports d'intrants chimiques (pesticides, N, P, K) et en conférant aux plantes une meilleure nutrition minérale et une tolérance aux stress biotiques et abiotiques du milieu et permettant ainsi de transformer les milieux terrestres en milieux fertiles, c'est-à-dire en sol vivant. On doit à ces tout premiers sols l'établissement graduel des végétaux et, conséquemment, l'existence du monde vivant, animal aussi bien que végétal, sur la surface terrestre (FORTIN ET AL. 2015). De même que les animaux ne peuvent correctement digérer leur bol alimentaire qu'en étant associés à une flore microbienne présente dans leur tube digestif, les plantes, à part quelques exceptions, ne peuvent efficacement retirer les sels minéraux du sol qu'en étant associées à des champignons mycorhiziens. Le réseau d'hyphes peut atteindre des dimensions considérables, supérieures à 10^6 Km ha⁻¹ (MILLER ET JASTROW, 1992), où plusieurs dizaines de mètre par gramme de sol (JI ET AL. 2013), explorant le sol et puisant eau et sels minéraux, particulièrement le phosphore et dans une moindre mesure l'azote. Ces éléments, présents dans le sol mais sous forme peu mobile (P) organique ou inorganique estimées entre 200 et 300 mg/Kg de sol (HARRISON, 1987) ou peu abondante (N), sont transférés à la plante hôte en contrepartie de glucose (issu de la photosynthèse) et de lipide (KEYMER ET AL., 2017). Près de 20% du carbone photosynthétique est transféré au champignon symbiotique (JAKOBSEN & ROSENDAHL 1990). Dans la nature 90% du phosphore et 60% de l'azote présents dans les plantes sont issus de l'activité de ces champignons (SMITH ET READ 2008). En étendant la capacité d'exploration des racines dans le sol, le réseau mycélien améliore la nutrition minérale et hydrique des plantes en plus stabilisé le sol et protecteur contre les agents pathogènes. Les applications potentielles des mycorhizes qui découlent de ces bénéfices, peuvent intégrer soient des actions préventives et/ou curatives entrant dans le cadre de la lutte contre la pollution de l'environnement, et en particulier contre la pollution des sols.

Considérant l'intérêt économique ainsi que les diverses potentialités que recèle le phénomène de mycorhization en tant que bio-ressource, la présente étude bibliographique vise, principalement, à synthétiser le maximum de travaux et les niveaux de connaissance scientifiques atteints à travers le monde.

Pour ce faire, nous avons scindé notre travail en cinq chapitres :

- Chapitre 1 : Rappels utiles et généralités sur les champignons et l'association symbiotique mycorhize.
- Chapitre 2 : Les principaux types d'association et fonctionnements des mycorhizes
- Chapitre 3 : Affinités répertoriées dans les interactions champignon mycorhizes-plante hôtes.
- Chapitre 4 : Principales méthodes utilisées pour l'identification des champignons mycorhize
- Chapitre 5 : Dans ce chapitre, nous résumons les effets bénéfiques attendus après valorisation de cette bio ressource prometteuse.

CHAPITRE I
GENERALITE SUR LES
CHAMPIGNONS MYCORHIZIENNES.

1. Historique

Les premières observations microscopiques du phénomène de mycorhization ont été observées associées à différentes espèces d'arbres décrites en 1840 par THEODOR HARTIG sans reconnaître la nature fongique des structures observées. BRUCHMANN (1874) a renouvelé l'observation sur des racines du genre *Pinus* a reconnu cette nature fongique du réseau qui enserre toutes les cellules des tissus externes de la racine. En 1883, GIBELLI in GARBAYE (2013) ont décrit et illustre avec précision cette association fongique chez *Castanea*, *Quercus*, *Corylus* et *Carpinus*. Il considère que ces structures mixtes sont des associations parasitiques mais bénignes car ubiquistes (BOUAZZA MAROUF, 2016).

ALBERT BERNARD FRANK était le premier à synthétiser toutes les observations de cette association en prenant d'abord acte de la présence systématique de filaments fongiques à la surface et à l'intérieur des racines des arbres observés, il a soumis ce fait à l'expérience, a démontré de façon causale le caractère obligatoire et bénéfique pour la plante de la présence des champignons et il a conclut que l'association était nécessaire au bon développement des jeunes arbres. Ensuite en 1885, FRANK a introduit le terme de mycorhize (du Grecs mukès : champignon et rhiza : racine) pour désigner les organes mixtes racines-champignons. Il donna à cette association le statut de symbiose « un mycorhize est le siège d'une symbiose mutualiste entre une plante et un champignon » et décrivit les différents stades de la colonisation des racines des arbres par les champignons et du développement des mycorhizes.

En 1886, ROBERT HARTIG approuve et défend la nouvelle théorie et fait définitivement adopter le nom de Réseau de Hartig en l'honneur de son père THEODOR HARTIG qui avait le premier décrit cette structures dès 1840. Par la suite, tout au long du XXe siècle, plusieurs chercheurs étudièrent d'autres types de mycorhizes (GARBAYE, 2013).

L'origine de la symbiose végétale a permis la colonisation du milieu terrestre, en effet la première symbiose a eu lieu entre une algue et un champignon et a permis de développer une flore pionnière du milieu terrestre : les lichens. Les lichens ont été la seule forme de vie végétale terrestre pendant plusieurs millions d'années, ils sont apparus il y a environ 600 MA. A cette époque l'émergence et l'érosion des continents ont provoqués des dépôts sédimentaires, les rivières et les estuaires se sont alors chargés en sédiments et ont permis l'émergence d'algues vivant en eaux peu profondes. Ensuite ces sédiments se sont asséchés et une partie de ces algues ont évolué en bryophytes. Avec l'assèchement des sédiments, pour ces plantes dépourvues de

racines il devenait de plus en plus dur de puiser l'eau et les nutriments nécessaires à leurs survies (BOUAZZA MAROUF, 2016).

C'est à ce moment que la symbiose mycorhizienne à arbuscules (*Glomeromycota*) serait apparue. Des fossiles d'arbuscules, sur les premières plantes ayant un système racinaire, ont été retrouvés et datés à 400 MA (REDECKER ET AL. 2000 a).

2. Caractères généraux des champignons

Les champignons sont des Eucaryotes possédant une paroi constituée de chitine qui est un polysaccharide composé de résidus N-acétylglucosamine, de glucanes et de mannoprotéines variées (CARLILE, 1994 ; VEGA, 2012). La fig 1 ci-dessous présenté la structure de la paroi fongique.

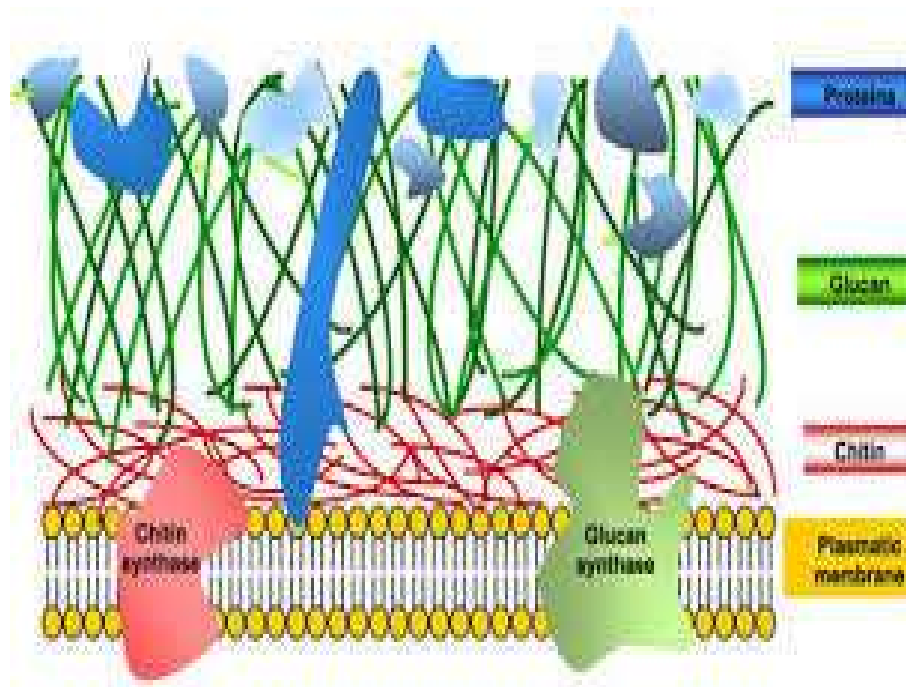


Figure 1. Schématisation de la structure de la paroi fongique (LECELLIER., 2013).

Les champignons sont en général aérobies même si certaines levures peuvent être aéro-anaérobies lors de processus fermentaires (CARLILE, 1994 ; VEGA, 2012). Se nourrissent par absorption et utilisent le carbone organique comme source de carbone (ce sont des hétérotrophe), ils peuvent se produire de façon sexuée et /ou asexuée (CARLILE, 1994 ; VEGA, 2012).

Leur structure cellulaire varie et deux catégories principales sont distinguables : la forme **unicellulaire**, c'est le cas des levures, et la forme mycélienne **pluricellulaire** constituée d'hyphes. Parfois, des espèces dites « dimorphiques » peuvent présenter les deux formes selon

les conditions environnementales, ce qui présente des avantages pour la colonisation de certains milieux. Ainsi, par exemple, la forme mycélium est plus adaptée à une croissance dans un milieu donné tandis que la forme levure est plus adaptée à la colonisation d'un tissu animal et ce, dépendamment de la température (CARLILE, 1994 ; VEGA, 2012). Le mycélium est constitué d'hyphes ramifiés et peut générer un tissu macroscopique appelé « thalle » qui peut s'étendre parfois sur plusieurs centaines d'hectares (FERGUSON 2003).

Leur croissance se réalise par l'allongement de leurs hyphes grâce à une extension de la paroi au niveau de l'apex par un apport continu de chitine (CARLILE 1994 ; GLASS 2004). Possédant un génome de petite taille comparé à d'autres Eucaryotes (30 à 40 Mb en moyenne), la plupart a été rapidement séquencé lors du projet « 1000 génomes fongiques » du Joint Génome Institute (GRIGORIEV 2011).

2.1 Principales formes de thalle rencontrées chez les mycètes

Le corps végétatif d'un champignon est appelé thalle il existe deux principales formes de thalle :

A. Thalle levuriforme : cette forme dans ce cas le thalle est unicellulaire de forme ovoïde. Leur reproduction par bourgeonnement. La structure générale est présentée ci-dessous (fig. 2).

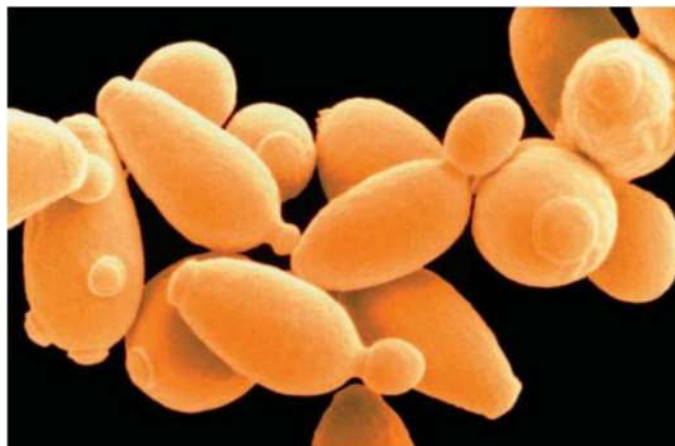


Figure 2. Thalle levuriforme du genre *Saccharomyces*. (Source : [www. Wikipedia.net](http://www.Wikipedia.net)).

B. Thalle filamenteux : La plupart des champignons ont toutefois un thalle fongique filamenteux et pluricellulaire, il est composé de filaments (hyphes) enchevêtrés les uns par rapport aux autres, et l'ensemble des hyphes constituent le mycélium. Les hyphes l'on dit siphonné dit cénocytiques (fig. 3), est constitué de nombreux noyaux sont diffus, tubulaires et

fins avec un diamètre compris entre 2 et 15 μm et sont plus ou moins ramifiées (LECELLIER, 2013).

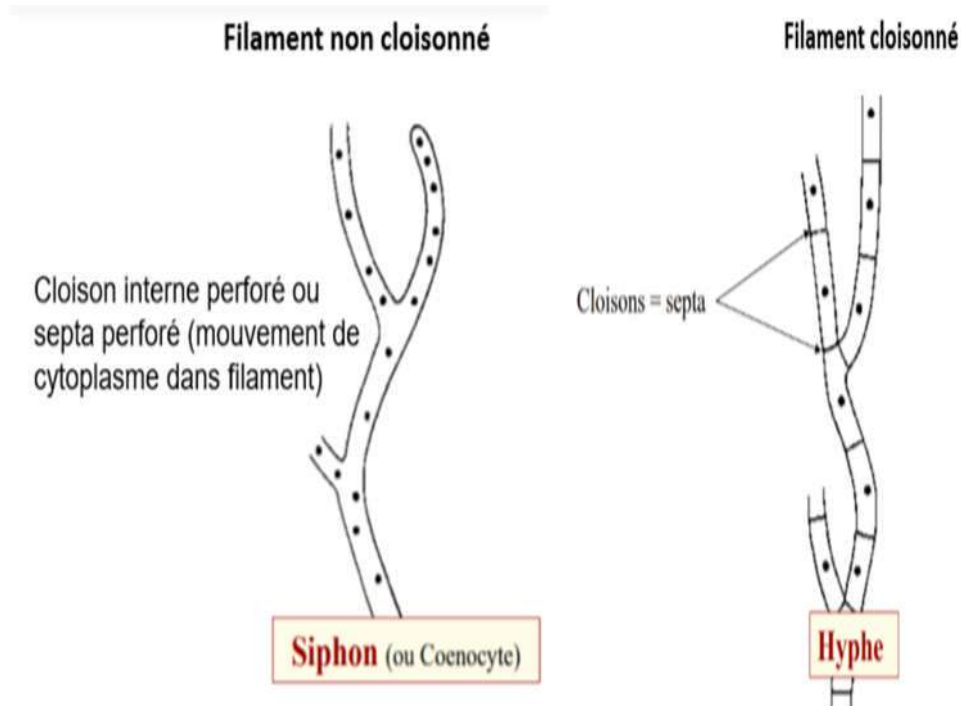


Figure 3. Schématisation de thalle filamenteux siphonné à gauche et septé à droite. (Source : [www. Wikipedia.net](http://www.Wikipedia.net)).

3. Taxonomie des champignons

Les champignons furent d'abord classés dans le groupe des Plantes (WHITTAKER 1969). Grâce à l'analyse et la comparaison de séquences nucléiques et protéiques, il a été établi que le règne fongique est un groupe monophylétique faisant partie des Opisthocontes parmi lesquels se trouvent les animaux et des protistes (KEELING 2009 ; KUMAR 2009) (Figure 4). La séparation avec les animaux daterait d'environ 1,7 milliard d'années plus ou moins 300 millions d'années (BERBEE 2010).

Le tableau 1 ci-dessous résume les principaux genres, familles et classes de champignons mycorhizes actualisée en 2008.

Tableau 1. Principaux genres de champignons mycorhiziens (BRUNDRETT ET AL., 1996A ; SMITH ET READ, 2008).

Classes/Familles	Genre
<i>Ascomycets</i>	
<i>Ascobolaceae</i>	<i>Sphaerosoma</i>
<i>Balsamiaceae</i>	<i>Balsamia, Picoa</i>
<i>Elaphomycetaceae</i>	<i>Cenococcum, Elaphomyces</i>
<i>Geneaceae</i>	<i>Genea, Geneaba</i>
<i>Helvellaceae</i>	<i>Gyromitra, Helvella</i>
<i>Pezizaceae</i>	<i>Aleuria, Peziza, Phillipsia, Pulvinia, Sarcosphaera, Amylascus, Hydnotryopsis, Muciturbo, Pachyphloeus, Mycoclelandia Plectania, Pseudoplectania, Sarcocypha</i>
<i>Sarcoscyphaceae</i>	<i>Choiromyces, Terfezia</i>
<i>Terfeziaceae</i>	<i>Mukagomyces, Paradoxa, Tuber</i>
<i>Tuberaceae</i>	
<i>Basidiomycetes</i>	
<i>Amanitaceae</i>	<i>Amanita, Limacella, Torrendia</i>
<i>Astraeaceae</i>	<i>Astraeus</i> <i>Pyrenogaster, Radigera</i>
<i>Boletaceae</i>	<i>Austroboletus, Boletellus, Boletus, Buchwaldoboletus, Chalciporus, Gyrodon, Gyroporus, Heimiella, Leccinum, Phebopus, Phylloporus, Pulveroboletus, Suillus, Typopilus, Xerocomus</i> <i>Paxillus</i>
<i>Paxillaceae</i>	<i>Pisolithus</i>
<i>Pisolithaceae</i>	<i>Sedecula</i>
<i>Sedeculaceae</i>	<i>Stephanospora</i>
<i>Stephanosporaceae</i>	
<i>Cantharellaceae</i>	<i>Cantharellus, Craterellus</i>
<i>Chondorogastraceae</i>	<i>Chondrogaster</i>
<i>Cribbiaceae</i>	<i>Cribbea, Mycolevis</i>
<i>Gelopellidaceae</i>	<i>Gelopellis</i>
<i>Gomphidiaceae</i>	<i>Comphus</i>
<i>Gloméromyctes</i>	
<i>Endogonaceae</i>	<i>Endogone, Sclerogone</i>

Les *Basidiomycètes*, *Ascomycètes* et *Gloméromycètes* sont les trois seuls groupes de champignons connus qui ont la possibilité de mettre en place des symbioses via leur association avec les racines des plantes pour former des mycorhizes (GARBAYE, 2013).

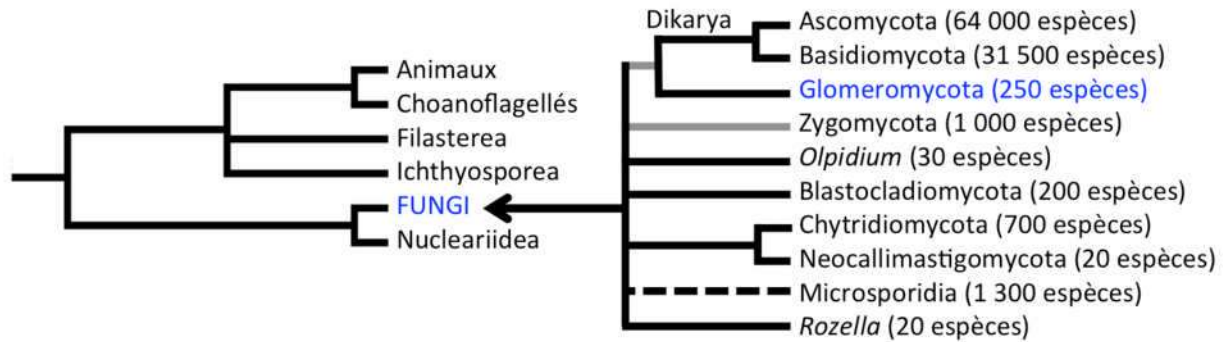


Figure 4. Phylogénie modifiée des Opisthocoetes à partir de (KEELING ET AL., 2009; BLACKWELL ET AL., 2012). Les branches grises montrent que la monophylie de ce groupe est incertaine. La branche en pointillés indique que la position phylogénétique de ce groupe n'est pas sûre (*incertae sedis*).

Selon BLACKWELL (2011), environ 99 000 espèces sont regroupées dans le règne fongique bien que des estimations parlent de près de cinq millions d'espèces fongiques. Ces espèces au sein du règne des *Fungi* sont regroupées en huit clades et un sous-règne : le sous-règne des *Dikarya* (HIBBETT ET AL., 2007) qui comprend lui-même les phyla des *Basidiomycota* et *Ascomycota* ; les *Glomeromycota*, les « *Zygomycètes* », les *Chytridiomycota*, les *Blastocladiomycota*, les *Neocallimastigomycota* les *Microsporidia*, *Olpidium* et *Rozella*. Cependant, cette classification est toujours en évolution et en discussion.

Les *Microsporidia* sont des pathogènes unicellulaires. Les 1200 espèces de *Microsporidia* possèdent des morphologies et des génomes réduits (JAMES ET AL., 2006). Ces espèces sont décrites comme des parasites obligatoires d'Eucaryotes allant du protiste aux vertébrés. Ces parasites transfèrent le contenu de leurs spores via un tube dans le cytoplasme de leurs hôtes.

Les *Chytridiomycota*, les *Blastocladiomycota* et les *Neocallimastigomycota* possèdent des spores mobiles (zoospores) puisque ayant un flagelle. Ils peuvent être saprophytes ou parasites et sont considérés comme la base évolutive des champignons.

Olpidium et *Rozella* sont des champignons endoparasites dont la position phylogénétique reste incertaine à ce jour (JAMES ET AL., 2006).

Le sous-règne des *Dikarya* regroupe deux embranchements les *Ascomycota* et les *Basidiomycota*, ces champignons possèdent des hyphes cloisonnés à intervalle régulier. Les *Dikarya* tirent leurs noms du fait qu'ils produisent généralement des dicaryons, c'est-à-dire des cellules qui contiennent deux noyaux haploïdes différents (SPATOPHORA ET AL. 2016 ; 2017).

Les *Glomeromycota* bien que moins connus que les *Dikarya*, commencent eux aussi à être considérés pour leurs effets bénéfiques sur les plantes. Environ 240 espèces sont d'ores et déjà décrites dans ce phylum (PEYRET-GUZZON, 2014).

Les *Basidiomycota* Ils sont caractérisés par la production de spores sexuées, appelées basidiospores, formées par bourgeonnement à l'apex de cellules allongées, les basides. Les Basidiomycètes ont un thalle cloisonné avec présence de « boucles » au niveau des cloisons (CHABASSE ET AL.,2002).

Les *Ascomycota* Ces champignons, à thalle septé ou levuroïdes, présentent une structure caractéristique appelée asque qui est un sporocyste particulier formé au cours de la reproduction sexuée. L'asque renferme le plus souvent un nombre défini de spores ou ascospores formées après fusion de deux noyaux suivie de la méiose (BOTTON ET AL., 1990).

3.1. Mode de vie des champignons

Les champignons sont chimio-hétérotrophes, c'est-à-dire qu'ils puisent leur énergie à partir des molécules carbonées récupérées dans leur environnement puisqu'ils ne sont pas capables de les produire. Ils possèdent différents modes de vie directement liés à leurs modes de nutrition et à leurs environnements.

3.1.1. Les champignons saprophytes, se nourrissent de la matière organique morte (bois, feuilles, cadavres) et permettent sa dégradation (La fig. 5). Ils habitent les sols des champs et des forêts. Les champignons saprophytes, représentent jusqu'à 24 % du volume du sol ; 1 g de sol renferme jusqu'à 4 km d'hyphe en forêt naturelle, ce sont les premiers décomposeurs de la matière morte avec les bactéries (RODRIGUEZ & REDMAN 1997).

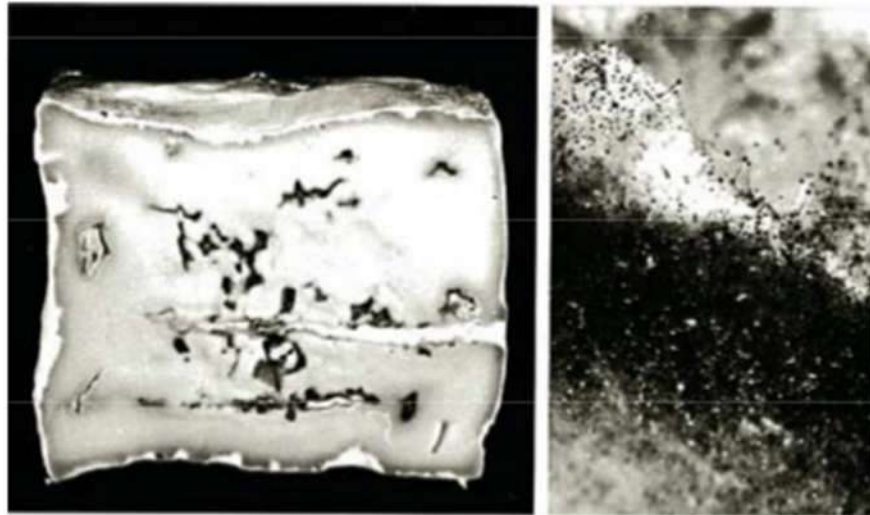


Figure 5. Champignon saprophyte (Dans le fromage). (Source : [www. Wikipedia.net](http://www.Wikipedia.net)).

3.1.2. Les champignons parasites se nourrissent au dépend d'un autre organisme vivant (plante, animal, champignon) (Fig. 6), le champignon parasite a un effet négatif sur son hôte pouvant aller jusqu'à la mort de celui-ci. Certaines espèces peuvent même être considérées comme carnivores puisqu'elles capturent et digèrent leurs proies, souvent des nématodes (KERRY 2000). Néanmoins ces champignons ont un grand intérêt puisqu'ils permettent de réguler l'équilibre des populations dans les écosystèmes.



Figure 6. Champignon parasite (*armillaire*).

Source : (<https://www.visoflora.com/photos-nature/photo-des-champignons-parasites-armillair.html>).

3.1.3. Les champignons commensaux Ces champignons tirent profit de leurs hôtes sans leur nuire ni leur apporter d'avantage, par exemple ils se servent de leurs hôtes comme support, ils peuvent aussi devenir parasite opportuniste si leur hôte est affaibli.

3.1.4. Les champignons symbiotiques, Le mot symbiose a été forgé à partir des racines grecques «sym» ensemble et «biosis» vivant à signifie littéralement «vivant ensemble». C'est une association étroite et réciproquement profitable entre deux types différents d'organismes vivants (FAO. 2010). Les champignons symbiotiques (mycorhizes) sont associés de façon durable, l'interaction entre ce dernier et un autre organisme est mutuelle (MARTIN & SCHWAB 2012). Entre une plante (arbre, arbuste, plante herbacées, vivace ou annuelle, à fleurs ou non, sauvage ou cultivées, en pot ou en pleine terre) présent sous forme d'un mycélium. Le mycélium poussent dans le sol ainsi que dans au autour des extrémités de racines des plantes, et les aident par ce fin réseau à prélever les nutriments et l'eau dans le sol, il existe huit types (les ectomycorhizes, les ect-endomycorhizes, les mycorhizes arbutoïdes, les mycorhizes monotropoïdes, les mycorhizes éricoïdes, les mycorhizes orchidoïdes, les mycorhizes sébacinoïdes et les endomycorhizes) seraient apparus il y a environ 250 MA (FORTIN ET AL. 2015).



Figure 7. Champignon symbiote (lichens).

Source: <https://www.symbiose lichens.com/lichen-an-algae-fungus-symbiotic-relationship-sharing-the-same-fleshy-image130719.html>

CHAPITRE II

ETABLISSEMENT, TYPES ET

DIALOGUE MOLECULAIRE DES

ASSOCIATIONS MYCORHIZIENNES.

1. Rappel utile

Les mycorhizes (du grec *myco* = champignon et *rhiza* = racine) sont des « unions durables » résultant de l'association entre les racines des végétaux et certains champignons du sol. Chaque union est basée sur des échanges réciproques. Les mycorhizes constituent des partenaires essentiels dans la relation sol – plante – microorganisme. En effet, certaines espèces végétales ne peuvent croître normalement sans leur symbiote fongique dont elles sont fortement dépendantes et avec lequel elles co-évoluent (LACHANCE, 2012 ; BRUNDRETT, 1991). Le nouvel organe mixte est formé de tissus de la plante hôte et du champignon mycorhizien et chaque partenaire optimise son développement grâce à cette symbiose.

La fonction du mycorhize est primordiale dans tout ou une partie du cycle de la plante hôte surtout mais non exclusivement pour la nutrition. Le champignon profite des ressources carbonées synthétisées par la plante *via* la photosynthèse et qui sont indispensables à son métabolisme, à son cycle de développement et à sa fructification. En retour, les hyphes fongiques améliorent la nutrition hydrique et minérale de la plante hôte grâce à l'augmentation du volume de sol prospecté et à la production de divers enzymes extracellulaires (phosphatase, phytase) susceptibles de mobiliser du phosphore à partir de composés complexes du sol (MUNNS ET AL., 1981 ; MALAISSE, 1973). La présence des mycorhizes entraîne l'apparition des nouveaux compartiments biologiques dans la rhizosphère. En modifiant la physiologie de la plante et donc la sécrétion des exsudats racinaires, les mycorhizes induisent des modifications significatives dans la structure des communautés bactériennes au voisinage de ces racines mycorhizées : le terme **mycorhizosphère** a été utilisé pour désigner ce volume de sol sous influence des mycorhizes (CHEN ET AL., 2000a).

Les racines de toutes les plantes vasculaires sont en contact intime avec un substrat. Divers facteurs abiotiques et biotiques influencent leur développement et leur fonction (PETERSON, 1992). Un ensemble complexe de micro-organismes occupe diverses niches dans ce substrat et affecte les racines et, par conséquent, la performance des plantes de diverses manières. Parmi ces organismes certains peuvent être bénéfiques pour les plantes et ils peuvent être manipulés de manière à augmenter leur effet bénéfique sur les plantes. Les organismes bénéfiques les plus répondus qui s'associes avec les plantes sont des champignons telluriques qui forment des associations mutualiste avec les racines dénommé mycorhizes (SMITH ET READ ,1997). L'organe appelé mycorhize résulte d'une union durable entre les racines de la majorité des végétaux et certains champignons symbiotiques du sol, basée sur des échanges réciproques. Il

constitue un élément essentiel dans le continuum «sol/plantes/microorganismes ». Elle joue un rôle essentiel à l'échelle cellulaire, individu (végétal) peuplement et écosystémique. À l'échelle de la cellule, les mycorhizes participent au maintien de l'homéostasie ionique et osmotique. À l'échelle de l'arbre, les mycorhizes assurent l'essentiel de la nutrition hydrominérale. La majorité des plantes terrestres vivent en symbiose avec des champignons du sol (MOSSE, 1957).

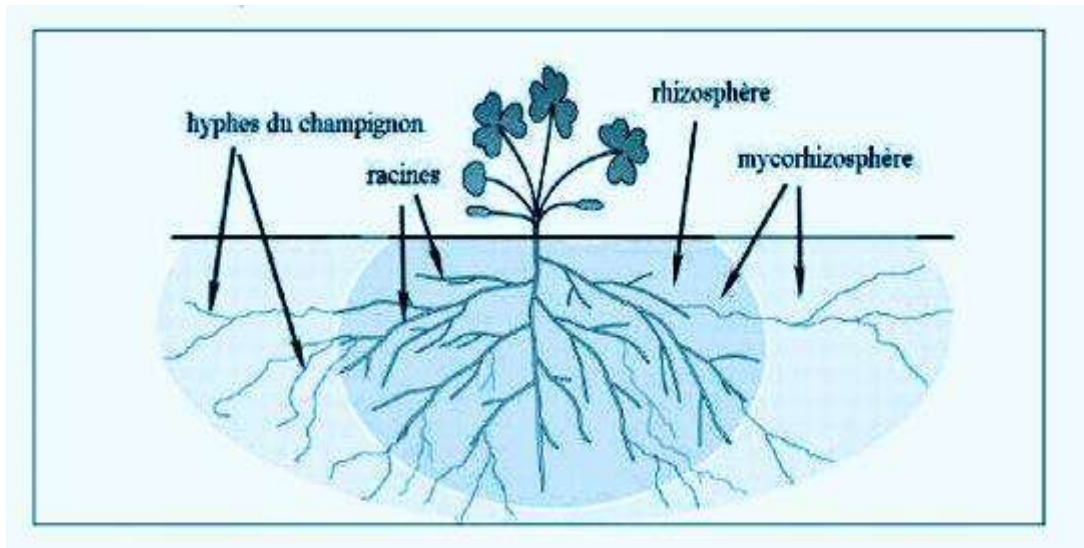


Figure 8. Les différents compartiments de la mycorhizosphère (GAVERIAUX, 2012).

2. Facteurs de développement de champignons mycorhiziennes

Le développement des champignons mycorhiziens peut être influencé par certains facteurs qui sont :

➤ Le climat : c'est un facteur très important, principalement la température. Le développement d'un champignon mycorhiziens peut être favorable à haute température et rester moins favorable sous basse température. SIEVERDING (1988) a montré que peu d'isolats de champignon mycorhiziens (*Acaulospora* et *Scutellospora*) sont efficaces à faible température (20°C). L'utilisation des champignons indigènes est alors mieux indiquée pour la production d'inoculum.

➤ La dormance : les spores de certains champignons (*Acaulospora*, *Entrophospora*) requièrent une période de dormance avant d'être infectives. Après la sporulation, conserver les nouvelles spores pendant 30 jours environ avant leur utilisation permet d'éliminer cette variable (INVAM, 2009).

La fertilisation : la mycorhization n'est pas inhibée par une fertilisation en NPK (Azote, phosphore, potassium), elle augmente l'efficacité de ces minéraux au profit de la culture (SOW

ET AL., 2008). Mais, les apports importants de phosphates solubles diminuent le taux d'infection mycorhizienne et peuvent aboutir à l'élimination des effets positifs de cette association sur le rendement des plantes (INGLEBY ET AL, 2001).

Toutefois des degrés de sensibilité différents peuvent exister entre espèces.

➤ L'application de pesticides : le traitement du sol par des fongicides tels que le prothiocarde, le benomyl ou l'ethylphosphite d'aluminium aboutit chez trois cultures différentes (blé, pois, oignon) à une diminution de l'intensité de l'endomycorhization celle-ci étant surtout importante dans le cas du benomyl (GIANINAZZI, 1982).

3. Les partenaires de la mycorhization

3.1. Le végétal

Les plantes sont des organismes autotrophes capables de produire de la matière organique et de l'oxygène à partir des sels minéraux, de l'eau et de dioxyde de carbone sous l'effet de l'énergie solaire ($CO_2 + H_2O + \text{énergie lumineuse}$ matière organique + O_2). Les botanistes modernes regroupent le règne des végétaux 3 phylums : phylum des Bryophytes (Mousses), phylum des Ptéridophytes (Fougères) et le phylum des Spermaphytes (Plantes à graines). Les espèces de ce règne peuvent être vivaces (plante pérenne), vivant plus de 2 ans herbacées ou ligneuses. Au sein d'une même famille botanique on peut rencontrer des plantes herbacées (annuelles ou biannuelle) ainsi que des plantes vivaces (MAC DONALD, 1946 et GUNN, 1983, POLHILL, 1994).

Les mycorhizes arbusculaires ont été identifiées dans un large éventail de plantes, y compris certaines plantes non vasculaires, les fougères et d'autres plantes vasculaires sans graines, des groupes au sein des gymnospermes, y compris les conifères (par exemple, *Thuja*, *Sequoia*, *Metasequoia*), le *Ginkgo biloba*, les cycadées et la majorité des familles d'angiospermes. Les quelques familles d'angiospermes qui n'ont pas de mycorhizes à arbuscules forment d'autres catégories de mycorhizes ou sont dépourvues de mycorhizes. Parmi ces dernières familles, on trouve les *Brassicacées* (cette famille comprend le colza, les moutardes, les choux, etc.) et les *Chénopodiacées* (cette famille comprend les betteraves de jardin et les betteraves à sucre, les épinards et le grand genre *Chenopodium*), bien que même ici, des associations de mycorhizes à arbuscules aient été signalées pour quelques espèces (PETERSON ET AL., 2004).

Il est généralement estimé que 6 000 espèces de plantes terrestres présentent un statut ectotrophe (TAYLOR ET ALEXANDER, 2005 ; TEDERSOO ET AL., 2010). Les espèces de plantes ectotrophes sont des gymnospermes et surtout des angiospermes. Les arbres sont majoritairement impliqués dans cette symbiose qui intéresse également des arbustes, des lianes et des herbacées. Les arbres sont représentés principalement dans les familles ou sous-familles *des Betulaceae, Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae, Fagaceae, Myrtaceae, Papilionoideae* et *Pinaceae*. En général, les arbres ectotrophes dominent la strate arborée des forêts boréales et tempérées de l'hémisphère nord, des forêts tempérées et subtropicales de l'hémisphère sud, des forêts à *Dipterocarpaceae* en Asie du Sud-Est et à *Caesalpinioideae* (tribu des *Amherstieae*) en Afrique tropicale. Les arbres ectotrophes sont fréquemment associés avec des symbiotes endomycorhizogènes et/ou plus rarement avec des symbiotes formant des ectendomycorhizes, en particulier chez les *Ericaceae*. Par exemple, chez le genre *Eucalyptus, Helianthemum* et *Quercus*, les mycorhizes à arbuscules sont dominantes sur les jeunes semis alors que les ectomycorhizes sont principalement détectées chez les arbres adultes (DOS SANTOS ET AL., 2001 ; EGERTON- WARBURTON ET ALLEN, 2001) (DUPONNOIS ET AL., 2013). Seuls deux genres de conifères (*Pinus* et *Larix*), tous deux dans les *Pinaceae*, forment de véritables ectendomycorhizes. Les rapports sur les autres genres ayant cette catégorie de mycorhizes sont principalement basés sur des échantillons prélevés sur le terrain et ceux-ci peuvent représenter des ectomycorhizes sénescents. Bien que la présence d'ectendomycorhizes soit actuellement limitée à deux genres de conifères, cela représente une distribution significative dans la mesure où il existe près de 100 espèces de *Pinus* et 10 à 12 espèces de *Larix*. Cependant, peu d'espèces de ces deux genres ont été étudiées, que ce soit sur le terrain ou en laboratoire, pour détecter la présence d'ectendomycorhizes (PETERSON ET AL., 2004).

3.2. Champignons

Les champignons mycorhiziens, présent parmi les éléments de la population de microorganismes de la rhizosphère, se nourrissent des substances carbonées de la plante qu'ils colonisent. Ils fournissent en retour de l'azote, du phosphore et d'autres substances minérales qu'ils sont capables de mobiliser grâce à leurs connexions hyphales avec le sol (DIEM ET AL., 1998). La figure 9 ci-dessous l'arbre phylogénétique de l'appareillement des différentes lignées de champignons.

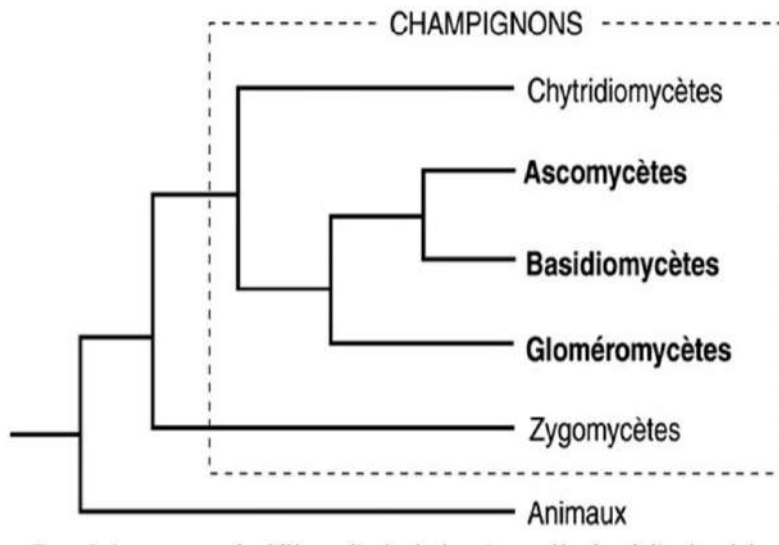


Figure 9. Arbre phylogénétique l'apparentement des différentes lignées de champignons.les noms des trois groupes de champignons qui forment une symbiose mycorhizienne avec les racines des plantes sont indiqués en caractères gras (GARBAYE, 2013).

Ces microorganismes symbiotiques vivent à l'intérieur des racines en formant des structures bien différenciées et en même temps présentent des prolongements mycéliens extra-racinaires qui se propagent dans le sol (DIEM ET AL., 1998).

Il existe plusieurs groupes de champignons mycorhiziens, chacun étant caractérisé par un type de mycorhize bien particulier. Les mycorhizes les plus communs sont celles qui colonisent le grand nombre de plantes. Ce sont les ectomycorhizes (mycorhizes externes) et les endomycorhizes (mycorhizes internes) (NDONDA MALONDA, 2018).

3.3. Environnement

L'étage bioclimatique hyper-aride caractérise par des étés chauds et secs qui durent 9 mois et demi et des hivers rigoureux. Juin, juillet et août sont les mois les plus chauds avec des valeurs de températures max moyennes allant de 39 à 43 °C. La saison froide (décembre- janvier- février), les valeurs moyennes enregistrées sont de 18 à 20 °C Le degré hygrométrique de l'air (humidité relative) oscille, généralement, entre 20 % à 30 % en été et 50 % ou 60 % en hiver (CHAICH, 2018).

4. Les types des mycorhizes

Ces symbioses génèrent un énorme réseau d'hyphes dans le sol, qui va s'associer à la communauté végétale et permettre l'apport de nutriments aux plantes (WHITBECK & CARDON 2007) améliorant ainsi leurs croissances et leurs résistances aux stress.

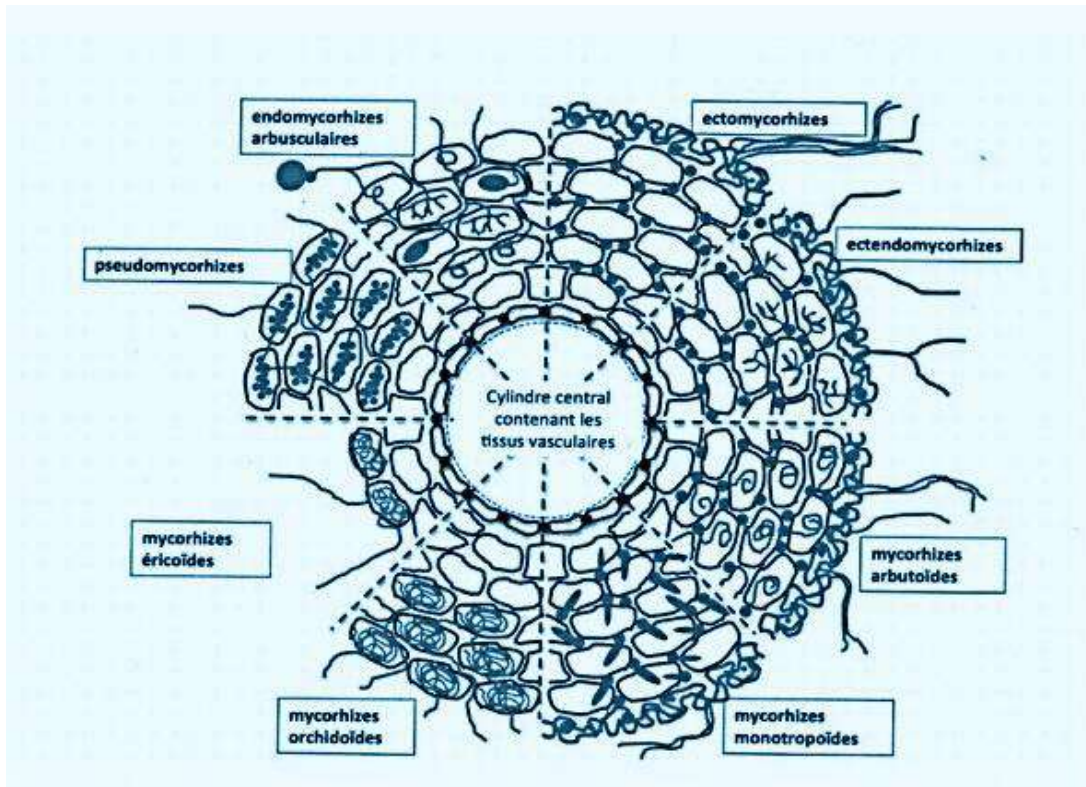


Figure 10. Représentation schématique des sections transversales des huit types des mycorhizes (GARBAYE, 2013).

L'association mycorhizienne est l'association la plus importante dans les différents écosystèmes de notre planète en terme d'individus concernés et en terme d'impact sur les écosystèmes (MOHAMMADI 2011 ; LALITHA ET AL. 2017). Actuellement 8 types (Fig. 10) de mycorhizes sont reconnues : les ectomycorhizes, les ect-endomycorhizes, les mycorhizes arbutoïdes, les mycorhizes monotropoïdes, les mycorhizes éricoïdes, les mycorhizes orchidoïdes, les mycorhizes sébacinoïdes et les endomycorhizes (SMITH & READ 2008 ; FORTIN ET AL. 2015).

4.1. Les ectomycorhizes La symbiose ectomycorhizienne concerne 3 à 5% des plantes vasculaires et se rencontre principalement chez les dicotylédones (STRULU, 1986). (Du grec

“ecto”, signifie extérieur) les espèces végétales impliquées sont généralement des arbres ou des arbustes sont très représentées que ce soit dans les forêts montagne, froides, tempérées ou tropicales, mais aussi elles comprennent les communautés des arbustes nain arctique-alpine, la végétation méditerranéenne et de nombreuse espèces dans les *Dipterocarpeacea* et les légumineuses (*Caesalpinoideae*) dans les forêts tropicales (FINALY 2008).

Ils sont appartenant à l’embranchement des *Ascomycota* et *Basidiomycota* et sont en interactions avec des plantes ligneuses de gymnospermes (ex: *Pinaceae*) et d’angiospermes (ex: *Dipterocarpaceae*, *Fagaceae*, *Salicaceae* et *Myrtiaceae*) Elles représentent 30% de la biomasse microbienne du sol dans les forêts (SMITH & READ 2008 ; FORTIN ET AL. 2015). Les ectomycorhizes sont principalement détectées chez les arbres adultes (DOS SANTOS ET AL., 2002 ; EGERTON-WARBURTON ET ALLEN, 2001).

Les ectomycorhizes entourent la racine de la plante hôte avec leur mycélium et forment une structure appelée manchon mycélien ou manteau. Le mycélium ne pénètre pas la paroi cellulaire mais entoure les différentes cellules du cortex racinaire de la plante ; l’ectomycorhize colonise donc l’espace intercellulaire du cortex racinaire de la plante afin de former un manchon pseudo-parenchymateux (Fig. 11 et 12). Ce réseau d’hyphes est appelé « réseau de Hartig », c’est le haut lieu des échanges nutritif entre les deux partenaires. Le mycélium du champignon va également se développer dans le sol afin d’absorber les nutriments disponibles. Ces nutriments seront soit assimilés et utilisés par le champignon ou transmis à la plante via le champignon (SMITH & READ 2008 ; FORTIN ET AL. 2015).

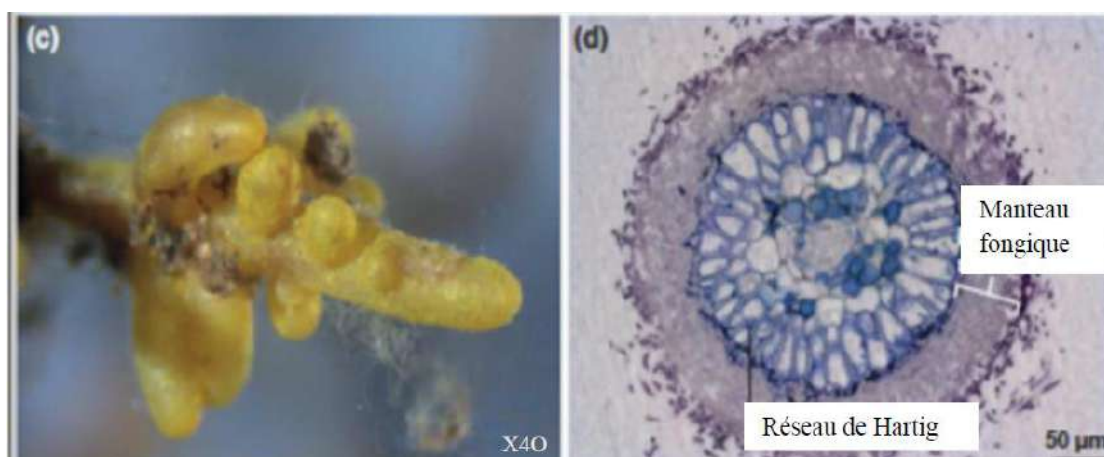


Figure 11. Symbiose ectomycorhizienne (VAN DER HEIJDEN ET AL., 2015).

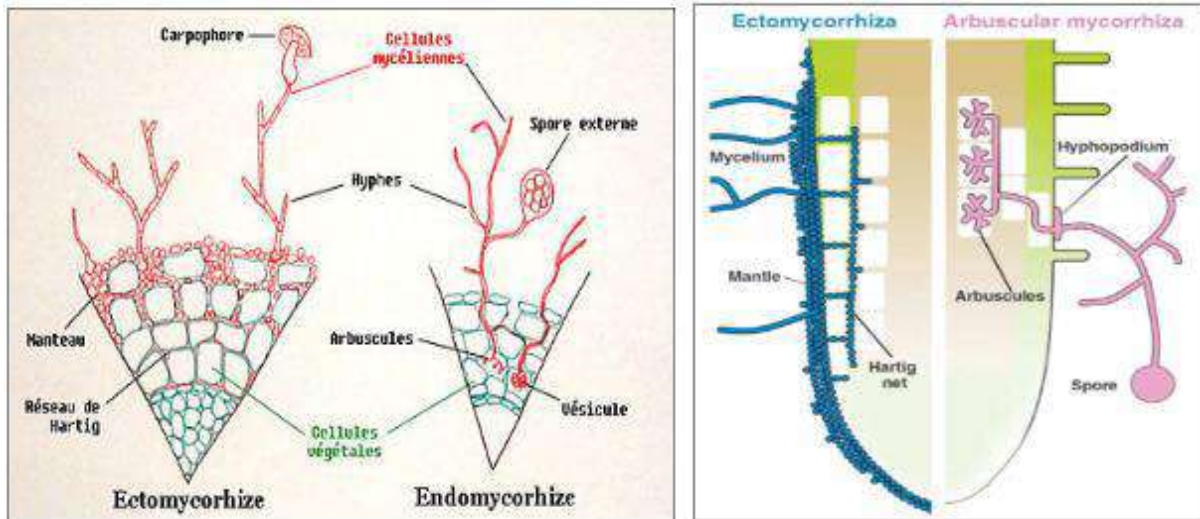


Figure 12. Symbiose racinaire des endomycorhizes et ectomycorhizes. (A gauche) une coupe transversale et (à droite), une coupe longitudinale d'une racine mycorhizée.

Source : [www. Wikipedia.net](http://www.Wikipedia.net) à gauche et (BONFANTE ET AL. 2010) à droite.

4.2. Les ect-endomycorhizes Le manchon mycélien est réduit voire absent, en revanche, le réseau de Hartig est bien développé mais à la différence des ectomycorhizes les hyphes pénètrent dans les cellules du cortex racinaire de la plante (Fig. 13). Une espèce de champignon peut être ectomycorhizienne sur une espèce de plante et être ect-endomycorhizienne sur une autre espèce de plante, sont appartiennent à l'embranchement des *Ascomycota* (genre *Wilcoxina*) (SMITH & READ 2008 ; FORTIN ET AL. 2015).

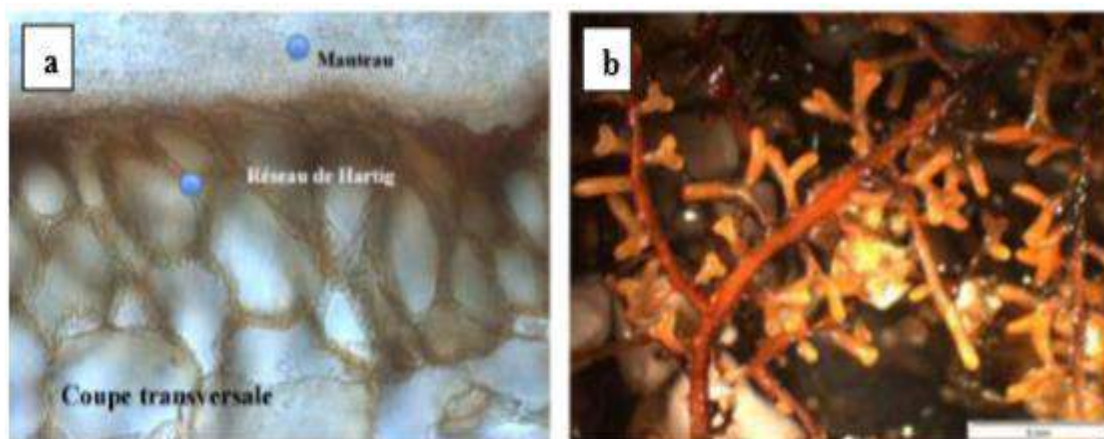


Figure 13. Différentes formes des ectendomycorhizes (Photo Yves Prin). a : Coupe transversale dans une ectendomycorhize de *Pinus sp*, observée au microscope fluorescent : le manteau, réseau de Hartig peletons d'hyphes intramatrixielle. b : morphotype d'une ectendomycorhize (NADJI, 2017).

4.3. Endomycorhizes

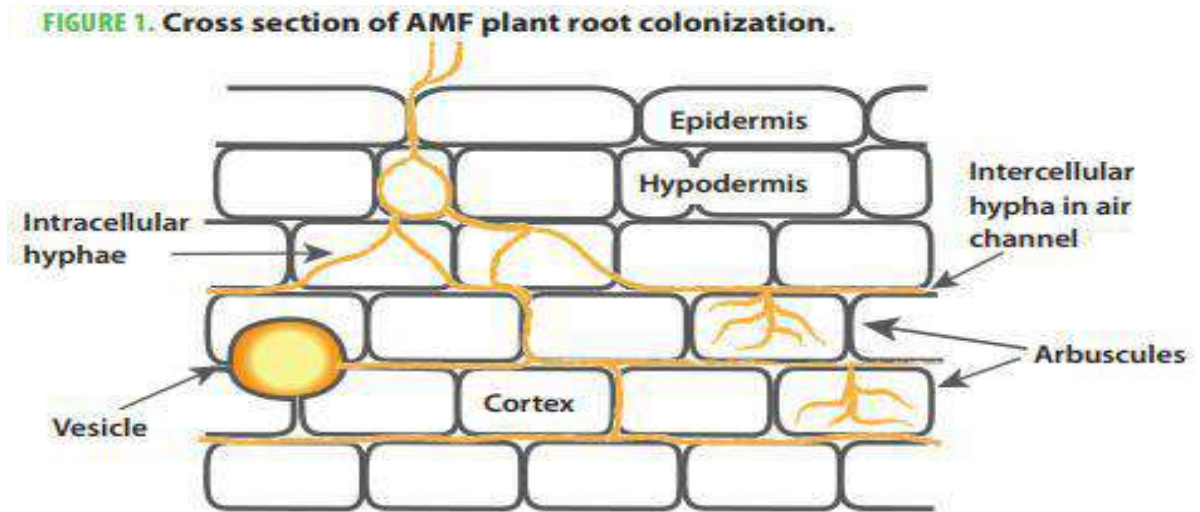


Figure 14. Coupe descriptive d'une racine endomycorhizée (FORTIN. 2000).

Les endomycorhizes sont plus diversifiés que les ectomycorhizes et se retrouvent aussi bien dans les racines des espèces herbacées que dans les racines des arbres appartenant aux Angiospermes, Gymnospermes et Ptéridophytes, ainsi que les gamétophytes de quelques mousses, lycopodes et des Psilotales (PETERSON ET AL., 1981 ; POCOCK ET DUCKETT, 1984, 1985). Divers groupes fongiques sont impliqués dans la formation de ces associations. Les endomycorhizes sont classés en :

4.3.1. Les endomycorhizes ou mycorhizes à arbuscules, sont retrouvées chez 72% des espèces végétales vasculaires terrestres (BRUNDRETT & TEDERSOO 2018). Ce sont des champignons pour la plupart microscopiques. Le mycélium pénètre dans les cellules corticales de la racine de l'hôte et forme des arbuscules, des vésicules et des pelotons dans la cellule végétale (Fig.A 15). Les échanges nutritifs entre les deux partenaires, sont réalisés au niveau des arbuscules. Le champignon prospecte le sol via son mycélium et capture des éléments minéraux nécessaires à la plante ; en échange de ces éléments minéraux transmis à la plante, la plante va transmettre du sucre au champignon et des lipides pour qu'il puisse se développer et accomplir son cycle de vie (symbiose obligatoire). Ces champignons font exclusivement partie de l'embranchement des *Glomeromycota* (KEYMER ET AL. 2017). Le champignon sporule dans le sol ou dans les racines et confère à la plante une résistance aux stress biotiques et abiotiques (FORTIN ET AL. 2015).

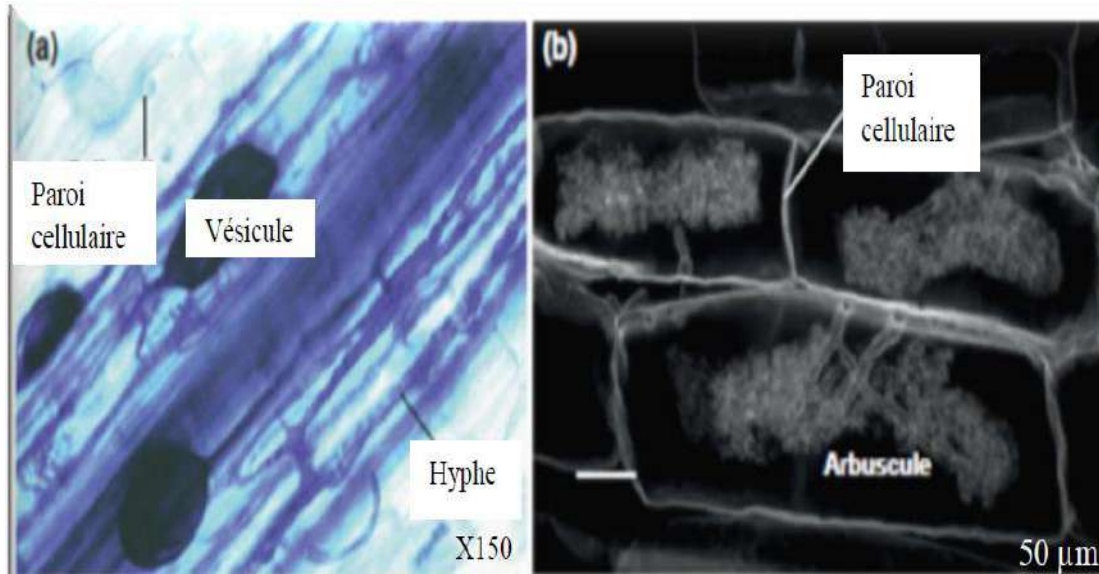


Figure 15. Structure typiques de mycorhizes arbusculaires (VAN DER HEIJDEN ET AL., 2015).

4.3.2. Les mycorhizes éricoïdes, ce type de symbiose concerne 5% des espèces de plantes appartenant aux *Ericacées* et une dizaine d'espèces de champignons appartenant à l'embranchement des *Ascomycota*. Les champignons développent un mycélium intracellulaire et forment des pelotons dans le cortex racinaire des *Ericacées* (Fig. 16). Le champignon va permettre l'apport de nutriments et va apporter une protection contre les pathogènes et les métaux lourds (SMITH & READ 2008 ; FORTIN ET AL. 2015).

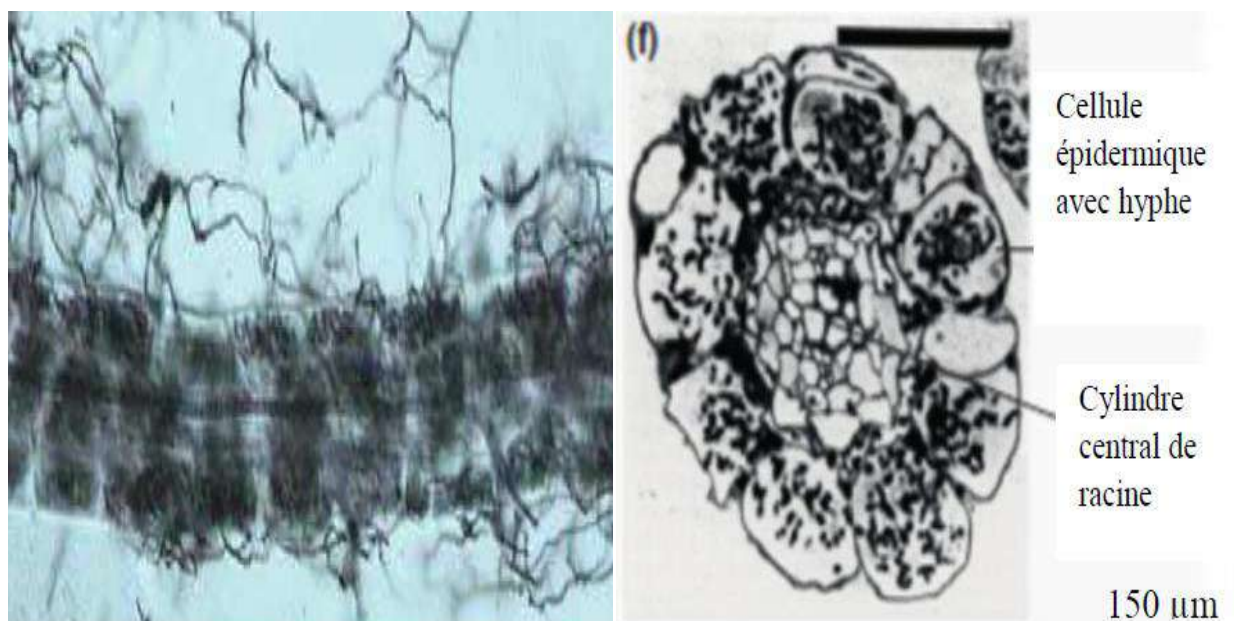


Figure 16. Mycorhize éricoïde au niveau des racines de *Leucopogon verticillatus* (HARCHAOUI, 2017 et VAN DER HEIJDEN ET AL., 2015).

4.3.3. Les mycorhizes orchidoïdes, ce type de symbiose concerne 10 % des espèces de plantes appartenant aux *Orchidées* et des champignons appartenant à l'embranchement des *Basidiomycota*. Les champignons développent un mycélium intracellulaire et forment des pelotons dans le cortex racinaire des orchidées (Fig. 17). Le champignon va permettre la nutrition saprophyte de l'orchidée (hétérotrophe) et va apporter une protection contre les pathogènes (SMITH & READ 2008 ; FORTIN ET AL. 2015).

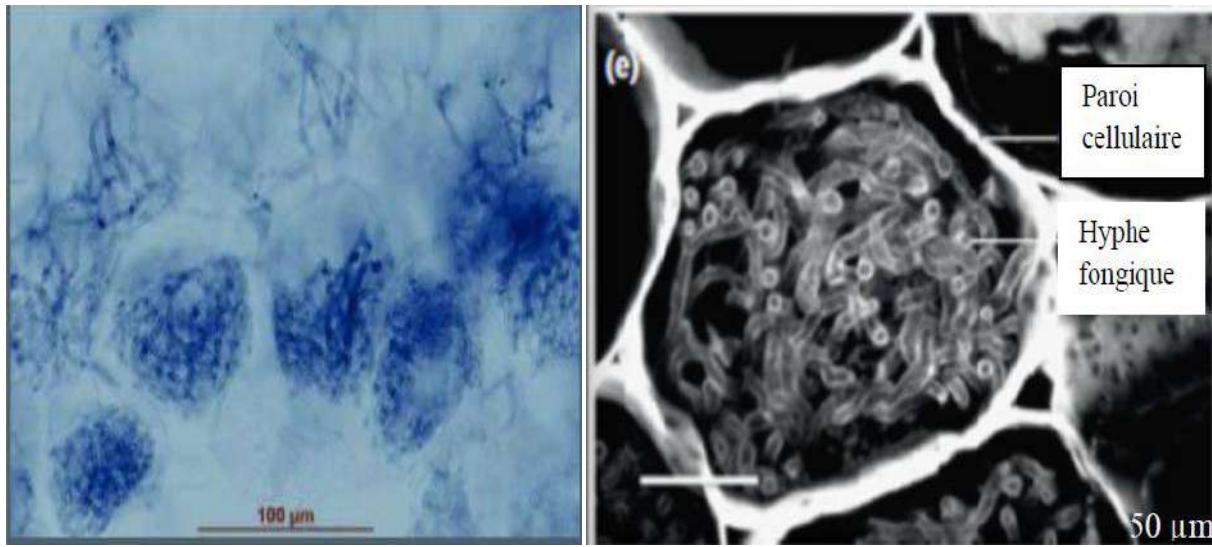


Figure 17. Mycorhize d'une Orchidée (*Pterostylis vittata*) (HARCHAOUÏ. 2017 et VAN DER HEIJDEN ET AL., 2015).

4.3.4. Les mycorhizes arbutoïdes Elles possèdent un manchon mycélien mince, des hyphes extra-racinaires et un réseau de Hartig bien développé, les hyphes pénètrent à l'intérieur des cellules pour former des pelotons, font partie des *Basidiomycota* et sont en interaction avec quelques espèces de la famille des *Ericaceae* (MOHAMMADI 2011).

4.3.5. Les mycorhizes monotropoïdes possèdent des hyphes qui forment un réseau de Hartig. Certains hyphes de ce réseau pénètrent les cellules corticales entraînant une invagination de la paroi de ces cellules végétales. Des protubérances dans les cellules corticales les plus externes se forment et permettent les transferts de nutriments. Ce type de symbiose n'est formé que par un nombre limité de *Basidiomycota* et seulement chez les espèces de plantes du genre *Monotropa* appartenant aux *Ericacées*. Au lieu de produire leur énergie par la photosynthèse, les espèces du genre *Monotropa*, sont hétérotrophes (dépourvue de chlorophylle) et vivent en parasite. Plus précisément, les *Monotropa* parasitent la relation symbiotique mutualiste entre une

ectomycorhize et son hôte (conifère). Les *Monotropa* arrivent à récupérer les sucres issus de l'arbre via le mycélium du champignon (SMITH & READ 2008 ; FORTIN ET AL. 2015).

4.3.6. Les mycorhizes sébacinoïdes le champignon *Piriformospora (Serendipita) indica* a été découvert et isolé à partir d'une spore de champignon mycorhizien à arbuscule (*Funneliformis mosseae*) dans le désert du Thar en Rajasthan en Inde (VERMA ET AL. 1998). Ce champignon est un *Basidiomycota* ayant des propriétés symbiotiques. *P. indica* peut être cultivé en culture pure et produire des spores asexuées, il envahit le cortex racinaire, pénètre à l'intérieur des cellules, forme des enroulements de mycélium et sporule abondamment dans les cellules des racines (FORTIN ET AL. 2015).

Le tableau deux ci-dessous résume les caractéristiques essentielles des types de mycorhizes

Tableau 2. Caractéristiques des principaux types de mycorhizes (SMITH ET READ, 2008).

	Types de mycorhizes						
	Endomycorhizes	Ectomycorhizes	Ectoendomycorhizes	Arbutoïdes	Monotropoïdes	Ericoïdes	Orchid
Champignons							
Cloisonnés	-	+	+	+	+	+	+
Non cloisonnés	+	-	-	-	-	-	-
Colonisation intracellulaire	+	-	-	-	-	-	-
Manteau fongique	-	+	+ ou -	+ ou -	+	-	-
Réseau de Hartig	-	+	+	+	+	-	-
Vésicules	+ ou -	-	-	-	-	-	-
Achlorophyllie	-(?+)	-	-	-	+	-	+ [†]
Taxons de champignons	Gloméromycètes	Basidiomycètes Ascomycètes (Zygomycètes)	Basidiomycètes Ascomycètes	Basidiomycètes	Basidiomycètes	Ascomycètes	Basidiomycète
Taxons de plantes	Bryophytes Ptéridophytes Gymnospermes Angiospermes	Gymnospermes Angiospermes	Gymnospermes Angiospermes	Ericales	Monotropaceae	Ericales Bryophytes	Orchidaceae

4.3.7. importance économique, Sur le plan économique, cette symbiose est d'une importance considérable (JONES ET AL., 1991; DURALL ET AL., 1994) sur tous les **macro-mycorhizes** parce que ils sont cher. En effet, elle concerne les principales familles d'Angiospermes des forêts boréales et tempérées à forte valeur économique, dont les Fagacées, les Pinacées et les Salicacées (SMITH ET READ, 2008).

5. Etablissement et dialogue moléculaire de l'association mycorhize-plante

L'établissement de cette association Plante- Champignon ne s'effectue pas d'une façon aléatoire. Elle est régie par un enchainement d'étapes qui débutent par la reconnaissance moléculaire entre les deux partenaires et qui aboutit par l'établissement fonctionnel de l'interface.

5.1. Dialogue moléculaire

Au cours de la SM (symbiose mycorhize), la plante autorise à un microorganisme fongique de pénétrer ses racines jusqu'aux cellules corticales. Ce phénomène nécessite une reconnaissance spécifique entre les deux partenaires. La plante devant, notamment, s'assurer que le champignon est bien un micro symbionte potentiel et non un pathogène tentant de pénétrer ses racines. (ELMALYANI ET ELIDRISSI, 2013).

Un dialogue moléculaire entre les CM (champignon mycorhyzien) et leurs plantes hôtes est donc nécessaire pour permettre cette reconnaissance mutuelle des deux partenaires. Ce dialogue est réalisé par la participation de la plante hôte par la sécrétion de substances spécifiques dans ses exsudats racinaires et le CM par la production des molécules diffusibles perçues par la plante dites : « facteurs Myc » (GIANINAZZI-PEARSON, 1996). Les premiers signaux d'appel, qui sont à l'origine de la symbiose, proviennent des racines des plantes. Ce sont des exsudats comprenant des composés volatiles organiques (VOCs), des flavonoïdes et des attractants chimiques qui permettent la germination des hyphes des CM. La Figure 18 ci-dessous schématise le dit échange moléculaire de reconnaissance.

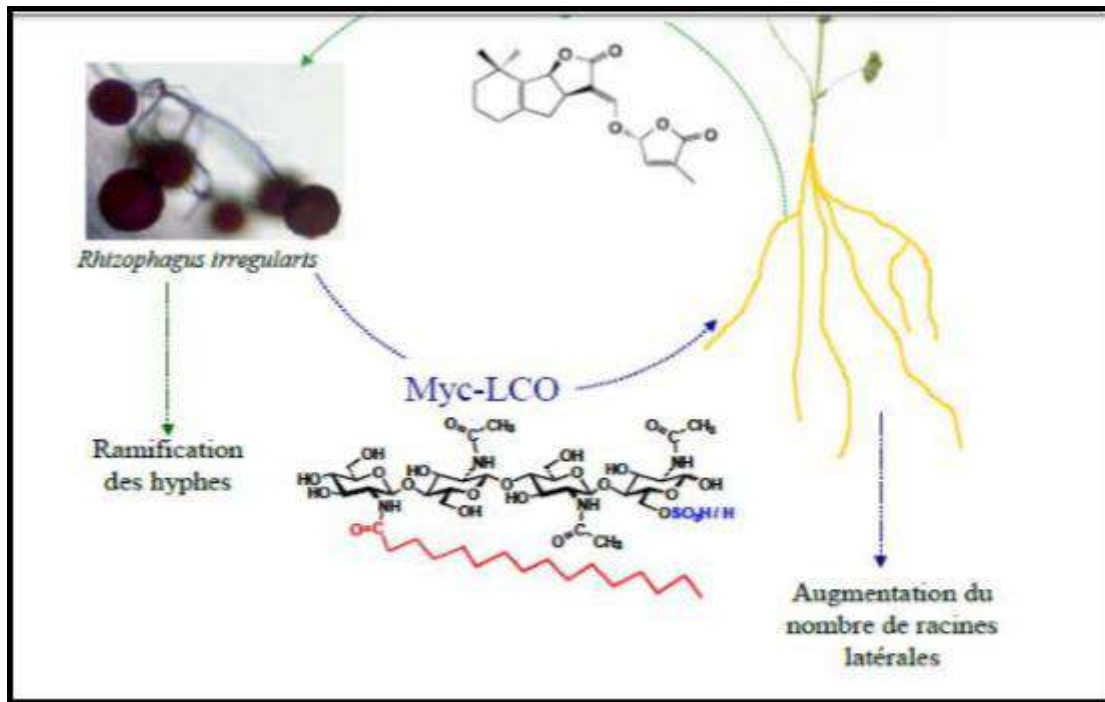


Figure18. Dialogue moléculaire *Medicago truncatula/Rhizophagus irregularis* (RIVAL, 2013).

Les flavonoïdes, induisent l'expression de gènes « Myc » par le CM. Dans un deuxième temps, les champignons émettent à leur tour des signaux d'appel en réponse aux premiers signaux émis par les racines, mais aussi des composés chitiniques, des protéines, des polysaccharides de surface ou encore des hormones (ELMALYANI ET ELIDRISSI, 2013).

5.2. Les signaux d'appel de la symbiose

5.2.1. Strigolactones

Les strigolactones étaient connues depuis longtemps comme facteurs inducteurs de la germination des graines de plantes parasites du genre *Striga* et *Orobanche* (COOK ET AL., 1966). Elles sont exsudées dans la rhizosphère par les racines des plantes mycotrophes et constituent des molécules signales pour les CM pour reconnaître la présence d'une racine hôte. Elles stimulent également le développement des CM, la germination des spores (plus de 50%) et la formation de nouvelles ramifications des hyphes du champignon (BESSERER ET AL., 2008).

5.2.2. Flavonoïdes

Ce sont des molécules très diversifiées, exsudées par les racines et connues pour promouvoir la symbiose entre les légumineuses et les bactéries fixatrices d'azote (rhizobiums). Différents flavonoïdes ont montré un effet sur la germination des spores ou la ramification des

hyphes. Toutefois, leurs effets sur l'établissement de la symbiose sont contrastés. (HASSAN ET MATHESIUS, 2012).

➤ **Chez les CMA**

La reconnaissance entre le champignon et la plante-hôte met en jeu les exsudats racinaires et fongiques (Fig. 19.A) : les flavonoïdes et les strigolactones, substances chimiques émises par la plante-hôte, vont stimuler l'activité métabolique du champignon (STEVENIN, 2011 ; GAVERIAUX, 2012). Elles vont induire chez le CMA l'expression du gène *Myc* puis de facteurs *Myc*. Ces facteurs *Myc* vont induire des déformations dans les cellules de l'hôte pour l'établissement de la symbiose, ainsi que la croissance des hyphes colonisant les racines (STEVENIN, 2011). Une spore de champignon germe, le mycélium croît en direction de la racine, et lorsque le champignon perçoit la présence d'une plante hôte, il manifeste une réaction typique de ramification intense des hyphes appelée « branching » (Fig. 19.B).

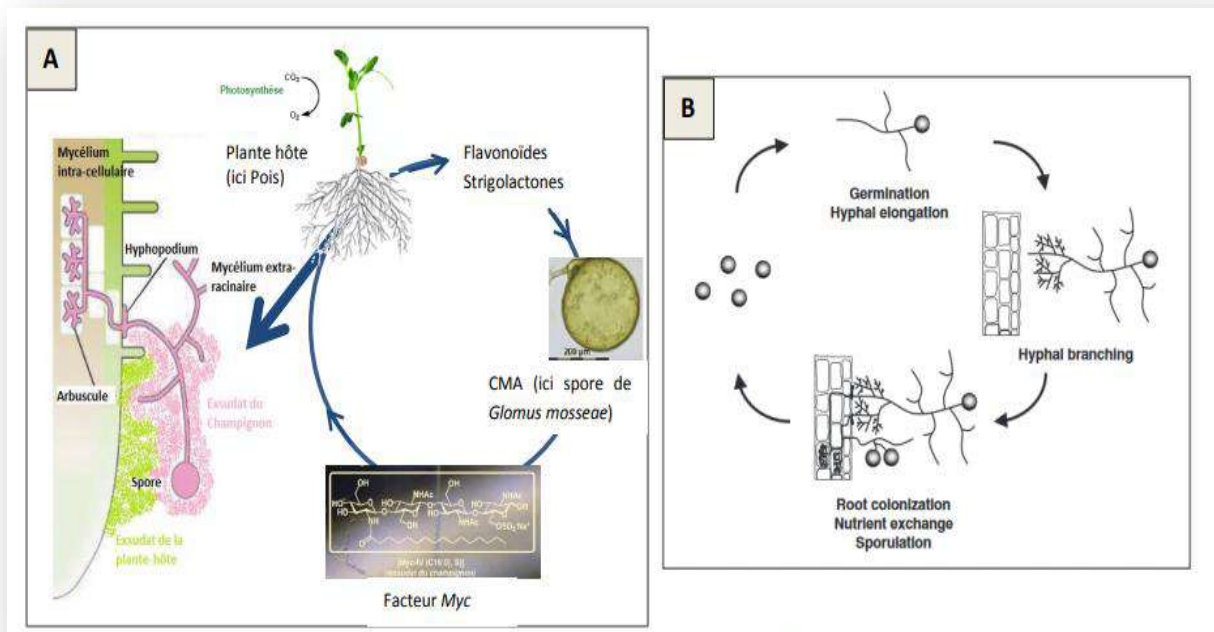


Figure 19. Schématisation de l'établissement de la symbiose mycorhizienne (A) et du cycle de vie des CMA ((B), modifié d'après AKIYAMA, 2007).

Les hyphes adhèrent ensuite aux parois externes des cellules de la racine, formant un hypopodium, avant de les perforer en sécrétant des enzymes qui vont détruire la cellulose, les hémicelluloses et les pectines constituant ces dernières. Une fois à l'intérieur de la cellule, les hyphes se ramifient par dichotomie en donnant des hyphes ayant un diamètre de plus en plus

petit ; à partir d'un hyphe initial de 10 µm de diamètre, les dernières ramifications peuvent atteindre moins de 1µm de diamètre. L'ensemble de ces ramifications prend une forme de petit arbre : les arbuscules, lieux des échanges symbiotiques, qui donnent le nom à ces champignons (GAVERIAUX, 2012 ; GARBAYE, 2013). Les arbuscules sont des structures spécialisées dans le transfert de l'eau et des éléments nutritifs entre le champignon et la plante; pour le phosphore le transfert s'effectue sous forme d'ions orthophosphates via des transporteurs spécialisés insérés dans les membranes cellulaires à l'interface entre la plante et le champignon. Les sucres provenant de la plante sont conduits en sens opposé par des transporteurs d'hexoses qui sont d'autres canaux spécialisés (KARANDASHOV ET BUCHER, 2005 ; GARBAYE, 2013). Après différenciation des structures intra-racinaires, le champignon produit des spores à partir de son mycélium extra-racinaire (AKIYAMA., 2007). Tous ces mécanismes de communication moléculaires sont encore peu connus mais la recherche progresse régulièrement grâce notamment aux progrès de la génomique (GARBAYE, 2013).

5.3. Cycle de développement du champignon et formation des mycorhizes

Selon BALZERGUE (2012) Les différentes étapes de la colonisation des racines par les champignons MA se résument comme suit :

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

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

C. La phase symbiotique : le champignon forme un hyphopode à la surface de l'épiderme, la plante met en place un appareil de pré-pénétration (PPA) pour guider le développement du champignon à travers les différentes couches de cellules jusqu'aux cellules du cortex interne où sont mis en places les arbuscules et où ont lieu les échanges. Ensuite le champignon peut finir son cycle de développement et former une nouvelle génération de spores.

Les différentes étapes de la colonisation des racines par les champignons MA sont illustrées dans la Figure 20.

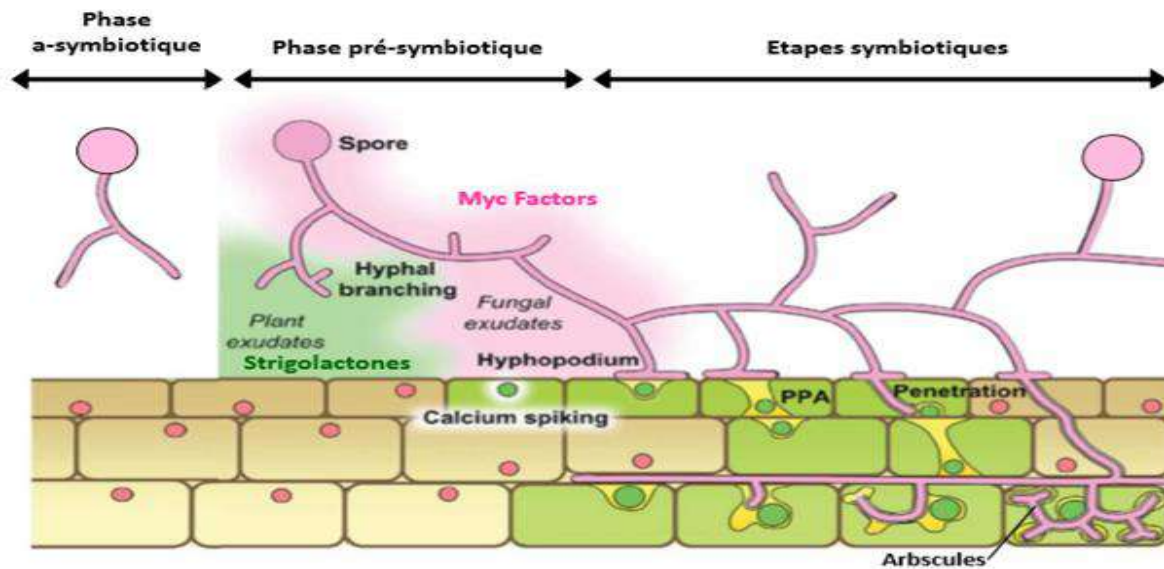


Figure 20 .Schéma de différentes étapes de colonisation des champignons MA (BALZERGUE, 2012).

➤ **Chez ECM**

La colonisation s'effectue au niveau des racines courtes. Selon certains auteurs la formation des ectomycorhizes débute par une prolifération des cellules fongiques entre les cellules corticales (formation d'un réseau de Hartig), le manteau se constitue par la suite (BOUDARGA ,1988). Selon d'autres, le réseau de Hartig naît à partir des couches profondes d'un manteau préexistant (STRULLU, 1991). MARKS et FOSTER (1973) suggèrent qu'il y a d'abord une action mécanique des hyphes qui écartent les cellules, et que la pénétration est facilitée par l'hydrolyse enzymatique qui relâche la structure de la lamelle moyenne.

La morphogenèse de l'ectomycorhize se déroule selon les étapes suivantes :

A. Pré-infection : Echange de signaux moléculaires entre le champignon et la plante hôte :

- Emission d'exsudats racinaires par la plante hôte (vitamines, acides aminées, facteur M) et stimulation par conséquent de la croissance du champignon symbiotique vers la racine (stimulation de la germination des spores ectomycorhiziennes, intensification de la ramification des hyphes) (GOGALA, 1971; HORAN et CHILVERS, 1990, BEGUIRISTAIN, 1996).
- Exsudation d'une gamme de substances par le champignon ectomycorhizien (auxine,

AIA, cytokinines, gibbérellines) (DURAND et al., 1995, BEGUIRISTAIN, 1996) afin de faciliter la colonisation de la racine en modifiant vraisemblablement les propriétés élastiques de la paroi (GOGALA, 1971; BEYRLE,1995; BEGUIRISTAIN, 1996).

B. Initiation

Contact entre les partenaires : les plantes hôtes possèdent des sucres spécifiques à leur surface lesquels sont reconnus par le champignon grâce à des lectines spécifiques (GIOLLANT ET AL., 1993, BEGUIRISTAIN, 1996).

- Ramification abondante des hyphes et adhérence à la surface de la racine grâce aux microfibrilles émises par le champignon (MASSICOTE ET AL., 1987, BEGUIRISTAIN, 1996).

C. Phase symbiotique

L'étape de différenciation correspond à la pénétration des hyphes dans le cortex racinaire et à la mise en place de la structure d'échange appelée **réseau de Hartig**.

- Formation du manteau fongique : (*ex planta*) par Agglutination des hyphes autour de la racine.
- Formation du réseau de Hartig : (*in planta*) suite à la progression du mycélium entre les cellules du rhizoderme et parfois du cortex sans jamais franchir l'endoderme (site d'échange) (HARLEY ET SMITH, 1983, BEGUIRISTAIN, 1996).

CHAPITRE III
AFFINITES REPERTORIEES DANS LES
INTERACTIONS CHAMPIGNON
MYCORHIZES-PLANTE HOTES.

1. Affinité générale des champignons mycorhiziens avec le partenaire végétal

Dans le cas de la symbiose mycorhizienne, toutes les espèces végétales ne s'associent pas obligatoirement avec toutes les espèces de champignon capables de mycorhization. Dans certains cas, des groupes bien limités de plantes ne forment des mycorhizes qu'avec un groupe bien limité d'espèces de champignons.

La revue bibliographique des couples symbiotiques mycorhyzien identifiées a permis de faire ressortir des affinités des deux partenaires dans la formation de l'association.

1.1. Grandes Affinités

Dans ces cas, l'association mycorhizienne semble obéir à une reconnaissance assez étroite entre les deux partenaires. Les exemples cités ci-dessous sont relevées à partir des études et recherches effectuées à travers le monde :

➤ L'espèce *Pisonia grandis*, a titre d'exemple de plante photosynthétique qui montre une spécificité très étroite avec quelques espèces de champignons du genre *Thelphora* (CHAMBERS ET AL., 1998 ; TEDERSOO ET AL., 2009). Cas aussi des exemples d'espèces à spécificité étroite (*P.filamentosus* et *P.rubicundulus*) inféodées à *Alnus* (HEDH ET AL., 2008).

➤ *Lactarius deliciosus*, *L.deterrimus* et *L.salmonicolor* sont autant d'espèces de champignons qui semblent montrer une étroite spécificité, respectivement, avec les espèces végétales *Pinus sylvestris*, *P.abies* et *Abies alba*, appartenant toutes au genre *Pinus* (GIOLLANT ET AL., 1993).

➤ les espèces de plantes du genre *Monotropa* appartenant aux *Ericacées* symbiose n'est formé que par un nombre limité de *Basidiomycètes* précisément du type de mycorhizes **monotropoïdes** (SMITH & READ 2008 ; FORTIN ET AL. 2015).

➤ Des champignons présentent une spécificité étroite vis-à-vis d'un genre ou d'une famille de plantes. Par exemple, *Rhizopogon spp.* et *Suillus spp.* sont des espèces de champignons mycorhyziens qui s'associent, exclusivement aux espèces végétales appartenant, souvent à la famille *Pinaceae*. Dans de rares cas elles peuvent aussi s'associer à certaines espèces de *Monotropacea* (MASSICOTTE ET AL., 1994 ; MOLINA ET TRAPPE, 1994 ; KRETZER ET AL., 1996 ; TAYLOR ET BRUNS, 1997 ; TAYLOR ET AL., 2002).

- Le type de Mycorhizes **arbutoïdes**, quant à lui, présentent une affinité d'interaction avec quelques espèces de la famille des *Ericaceae* (MOHAMMADI 2011).
- Les espèces végétales de l'ordre des *Éricales* montrent une affinité avec quelques genres seulement d'*Ascomycètes* (GARBAYE, 2013).
- Le type **ecto-endomycorhizes** sont retrouvées seulement chez certaines familles de plantes comme les *Pinaceae* (SMITH & READ 2008 ; FORTIN ET AL. 2015).
- Les familles *Monotropaceae*, *Orchidaceae* (dépourvues de chlorophylle) montrent en général une spécificité très étroite vis-à-vis des champignons ectomycorhiziens qui rappelle des interactions du type plantes parasites. C'est le cas de deux espèces de la famille *Orchidaceae* à savoir : *Cephalanthera austinea* et *Corallorhiza macula* associées, respectivement, avec les familles de champignons *Thelephoraceae* et *Russulaceae*. (BRUNS ET AL., 2002 ; SELOSSE ET EL., 2006).

1.2. Moyenne à faible affinité

D'autres espèces fongiques ont, au contraire, des gammes d'hôtes assez larges. Elles sont qualifiées généralistes parmi lesquelles :

- Le cas de champignons ont des gammes d'hôtes large tels que *Pisolithus tinctorius*, *Scleroderma verrucosum*, *Thelephora terrestris*, *Paxillus involutus* et *Amanita muscaria* (TRAPPE, 1962 ; SANON ET AL., 2009).
- le genre *Paxillus* comprend des espèces généralistes tel que *P. involutus* qui peut mychorisé toutes les espèces végétales (BÂ ET AL., 2011).
- La majorité des espèces de champignons **endomycorhiziens arbusculaires** appartenant aux *Gloméromycètes* semblent pouvoir coloniser les racines de toutes les plantes (GARBAYE, 2013).
- Le type de mycorhizes **sébacinoïdes** s'associe ne présente aucune préférence ou affinité et peut s'associer à toutes les espèces végétales. Il n'a pas de spécificité d'hôte (FORTIN ET AL. 2015).

1.3. Cas de double affinité avec les principaux types de mycorhizes (ECM et AM)

Des espèces végétales peuvent contracter les deux principaux types de mycorhizes les **ectomycorhizes** et les **endomycorhizes** sur le même système racinaire.

Cette double affinité a été rapportée chez certains genres, notamment, les genres :

- *Salix* (DHILLION, 1994 ET VANDER HEIJDEN, 2000).
- *Populus* (LODGE, 1986; LODGE ET WENTWORTH, 1990).

Parfois même chez les **Gymnospermes** et certaines **Ptéridophytes** (NEWMAN ET REDDELL, 1987; TRAPPE, 1987; BRUNDRETT ET ABBOTT, 1991).

Cependant, différents facteurs influencent la colonisation des racines des espèces à **double symbiose** par les ECM et les AM comme :

- Le potentiel d'inoculum fongique (VAN DER HEIJDEN ET VOSATKA, 1999).
- Accumulation de litière (CONN ET DIGHTON 2000).
- La disponibilité de l'azote et du phosphore (BAUM ET MAKESCHIN 2000).
- Humidité du sol (TRUSZKOWSKA 1953, LODGE 1989, NEVILLE ET AL., 2002; GEHRING ET AL. 2006).
- Age de l'arbre (DOMINIK 1958, GARDNER ET MALAJCZUK 1988; PAUL ET CLARK 1996; VAN DER HEIJDEN ET VOSATKA 1999; CHEN ET AL., 2000; GONÇALVES ET MARTINS- LOUÇÃO 1996). Dans certains cas, une colonisation mycorhizienne par les AM a été signalée chez des jeunes individus d'espèces formant habituellement des ectomycorhizes, par exemple : *Eucalyptus*, *Pseudotsuga* et *Tsuga* (LAPEYRIE ET CHILVERS, 1985 ; CAZARES ET SMITH, 1995 ; CHEN ET AL., 2000).

Jusqu'aux travaux d'AJOUD et HALLI (2000) cette double symbiose a été décrite comme une succession dans la dynamique de colonisation liée à l'**âge** des plantes ou aux **conditions du milieu**. Dans ce cas, la colonisation endomycorhizienne a été rapportée sur les jeunes individus mais elle est rapidement remplacée par la colonisation ectomycorhizienne chez certaines espèces entre autre *Alnus glutinosa*, (BEDDIAR 1984) ; *Eucalyptus dumosa* (LAPEYRIE ET CHILVERS, 1985, CHILVERS ET AL., 1987); *Helianthemum spp.* (READ ET AL., 1977) ; *Populus euroamericana* (DOMINIK, 1958).

Dominik (1958), CHILVERS ET AL. (1987) ET LODGE (1986) ont suggéré que de tels remplacements pourraient être dû au fait que les champignons ectomycorhiziens empêcheraient la colonisation des racines nouvellement formées par les champignons endomycorhiziens. Alternativement, ces remplacements temporels des endomycorhizes par les champignons ectomycorhiziens pourraient résulter des changements de **la physiologie de l'hôte** (DIGHTON ET MASON, 1985), ou des changements dans la microflore du sol et de l'environnement (DEACON ET AL., 1983, LAST ET AL., 1983 ; 1987, MASON ET AL., 1983). Par contre, ADJOURD et HALLI(2000) ont montré que certaines conditions de l'environnement contribuent à la persistance des endomycorhizes chez des *Eucalyptus* âgés.

Le tableau 3 ci-dessous résume les principales affinités générales décrites entre les partenaires d'association mycorhizienne.

Tableau 3. Association des ECM avec des familles et genres (BRUNDRETT, 2009).

Famille	Genre	Références
Gymnospermes		
Gnentaceae	<i>Gnetum</i>	FASSI 1957, ST. JOHN 1980, ONGUENE & KUYPER 2001.
Pinaceae	<i>Abies, Cthaya, Cedrus, keteleerie, larix, Picea, Pinus, Pseudolarix, Pseudotsuga, tsuga</i>	MALLOCH & MALLOCH 1981, HARLEY & HARLEY 1987, BRUNDRETT ET AL., 1990.
Angiosperms		
Betulaceae (inc. Crylaceae)	<i>Alnus, Betula, Carpinus, Corylus, Ostray, Ostrayopsis</i>	ROSE 1980, HARLEY & HARLEY 1987, BRUNDRETT ET AL., 1990.
Casuarinaceae	<i>Allocasuarina, Casuarina</i>	THEODOROU & REDDELL 1991.
Cistaceae	<i>Cistus, Fumana, Helianthem, Hudsonia, Lechea, Tuberaria</i>	GIOVANNETTI & FONTANA 1982, MALLOCH & THORN 1985, WANG & QUI 2006, COMANDINI ET AL., 2006.
Dipterocarpaceae	<i>Anisoptera, Dipterocarpus, Hopea, Marquesia, Monotes, Pakaraimaea, Shorea, Vateria, Vateriaopsis, Vatica</i>	ALEXANDER & HOGBERG 1986, HOGBERG & PIEARCE 1986, SMITS 1992, MOYERSEN ET AL., 2001, MOYERSEN 2006, TEDERSOO ET AL., 2007.
Fabaceae (Leguminosae/ Fabales)		
Cesalpinoideae (Casesalpinaceae)	<i>Afzelia, Anthonotha, Aphanocalyx, Berlinia, Brachystegia, Cryptosepalum, Dicymbe, Didelotia, Eperua, Gilbertiodendron, Gleditsia, Intsia, Isoberlinia, Julbernardia, Microberlinia, Monopetalanthus, Paraberlinia, Paramacrolobium, Pellegriniodendron, Tetraberlinia, Toubaouate</i>	ALEXANDER 1989 FOR SUMMARY. OTHER REFERENCES - FASSI 1962, ALEXANDER & HÖGBERG 1986, BAKARR & JANOS 1996, THOEN & BA 1989, FRIONI ET AL., 1999, ONGUENE & KUYPER 2001, HENKEL ET AL., 2002, TEDERSOO ET AL., 2007.
Salicaceae	<i>Populus, Salix</i>	Harley & Harley 1987, Brundrett et al. 1990, Wang & Qui 2006. The relative importance of ECM ad VAM varies with soil moisture -

		Lodge 1989.
<i>Papilinoideae</i> (<i>Papilionaceae</i>)	<i>Aldina, Gastrolobium,</i> <i>Gompholobium, Jacksonia,</i> <i>Lonchocarpus, Mirbelia,</i> <i>Oxylobium, Pericopsis</i>	<i>Aldinia</i> in HANKEL ET AL., 2002, <i>Pericopsis</i> IN URUGUAY - FRIONI ET AL., 1999.

CHAPITRE IV

MATERIELS & METHODES UTILISEES POUR

L'IDENTIFICATION DES CHAMPIGNONS

MYCORHIZIENS.

L'identification des champignons mycorhizien repose essentiellement sur l'analyse des caractères morphologiques macroscopiques et microscopiques. Ces méthodes d'identification peuvent être complétées par une analyse moléculaire qui donne plus de précision génotypique.

1. Modes opératoires suivis

Selon le matériel biologique d'isolement du champignon mycorhiziens (sol ou racines), on peut adopter 2 modes opératoires. Souvent, 4 à 5 Kg de sol sont prélevés au niveau des sites d'étude (BOUAZZA MAROUF, 2016). Les plantes sont, généralement, choisies aléatoirement. La profondeur des prélèvements, près du système racinaire, varie en fonction de la plante étudiée.

1.1. Isolement du mycélium

On peut obtenir des ECM relativement fraîches de différents stades de développement de la plante hôte pour caractériser les morphotypes et isoler le mycélium Selon (BÂ ET AL., 2011), le procédé d'isolement se résume chronologiquement comme suit :

A. Le système racinaire est soigneusement débarrassé de sa motte de terre par un rinçage à l'eau courante. Sous la loupe binoculaire (Gr. x 20), les différents types d'ECM ou morphotypes ectomycorhiziens sont séparés sur la base de caractères macroscopiques et microscopiques.

B. Laver le système racinaire d'un plant mycorhizé dans une boule à thé par agitation dans de l'eau courante afin de détacher les particules de sol.

C. Des fragments de CM (5 à 10 mm de long) sont désinfectés en surface par trempage de la boule à thé dans une solution d'osmium (L'osmium est plus efficace que l'hypochlorite de calcium et d'autres agents désinfectants) (0,01 à 0,05 % pendant 30 à 60 s) ou d'hypochlorite de calcium (0,3 % pendant 3 min) en agitation dans une fiole de 250 ml (BÂ et THOEN, 1990).

D. Les fragments de racines désinfectés en surface sont abondamment rincés à l'eau distillée stérile et découpés en fragments de 2 à 3 mm de long environ, égouttés sur du papier-filtre stérile et déposés sur du milieu nutritif gélosé MMN additionné d'antibiotiques.

Le tableau 4 présent ci-dessous le milieu MMN.

CHAPITRE IV : MATÉRIELS & MÉTHODES UTILISÉES POUR L'IDENTIFICATION DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS.

Tableau 4. Composition de milieux nutritifs généralement utilisés dans les procédés d'isolement et de culture des champignons mycorhiziens (d'après BRUNDRETT ET AL., 1996).

Composition	Milieu MMN
Nutriments (mg.l⁻¹) (NH ₄) ₂ HPO ₄	250
KH ₂ PO ₄	500
MgSO ₄ ·7H ₂ O	150
CaCl ₂ ·2H ₂ O	50
NaCl	25
Fe EDTA	20
Hydrates de C (g.l⁻¹) Glucose	10
Malt extract	3
Vitamins (µg.l⁻¹) Thiamine HCl	0,1
Agar (g.l⁻¹)	20
pH pH ajusté à	5,8

E. Les boîtes de Pétri sont scellées avec un ruban adhésif et incubées à 30 °C à l'obscurité. Les éventuels fragments contaminés doivent être éliminés.

Ci-dessous, la figure 21. Résume le procédé utilisé par BÂ ET AL., 2011. Pour un isolement adéquat.

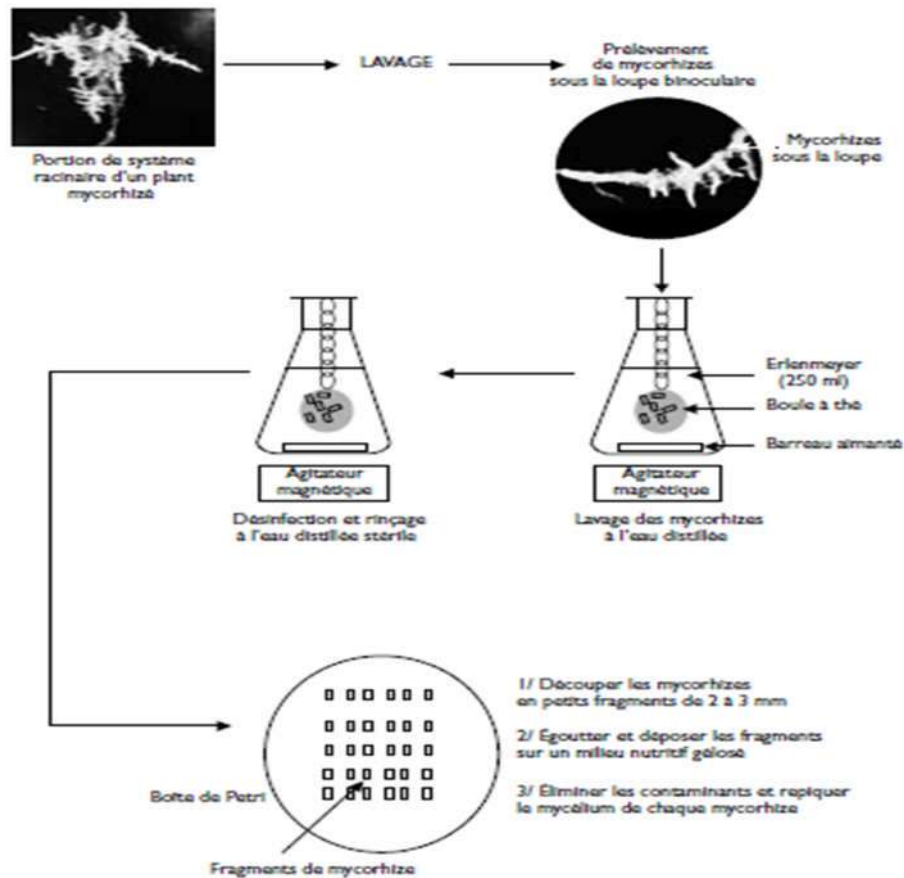


Figure 21. Protocole d'isolement du mycélium issu de champignons mycorhiziens (BÂ ET AL., 2011).

1.2. Isolement des spores

Les spores du sol sont extraites par la méthode dite "tamisage humide" toujours utilisée (BOUAZZA MAROUF, 2016) qui est celle GERDERMANN et NICOLSON (1963) suivie :

A. Une centrifugation dans un milieu biphasique eau / saccharose (DANIELS ET SKIPPER, 1982). Pour chaque espèce végétale et sol nu, un échantillon composite des dix prélèvements est réalisé puis soumis à cinq extractions répétées. 100 g de chaque échantillon de sol sec est mis en suspension dans 500 ml d'eau de robinet, agité pendant 1 minute puis laissé à décanter pendant 30 s. Le surnageant est versé sur trois tamis superposés à mailles de diamètre décroissants (500 μm , 200 μm , 50 μm). L'opération est répétée trois fois. Les spores retenues par les tamis de 200 μm et 50 μm sont mélangées et mises en suspension dans de l'eau distillée (Fig. 22).

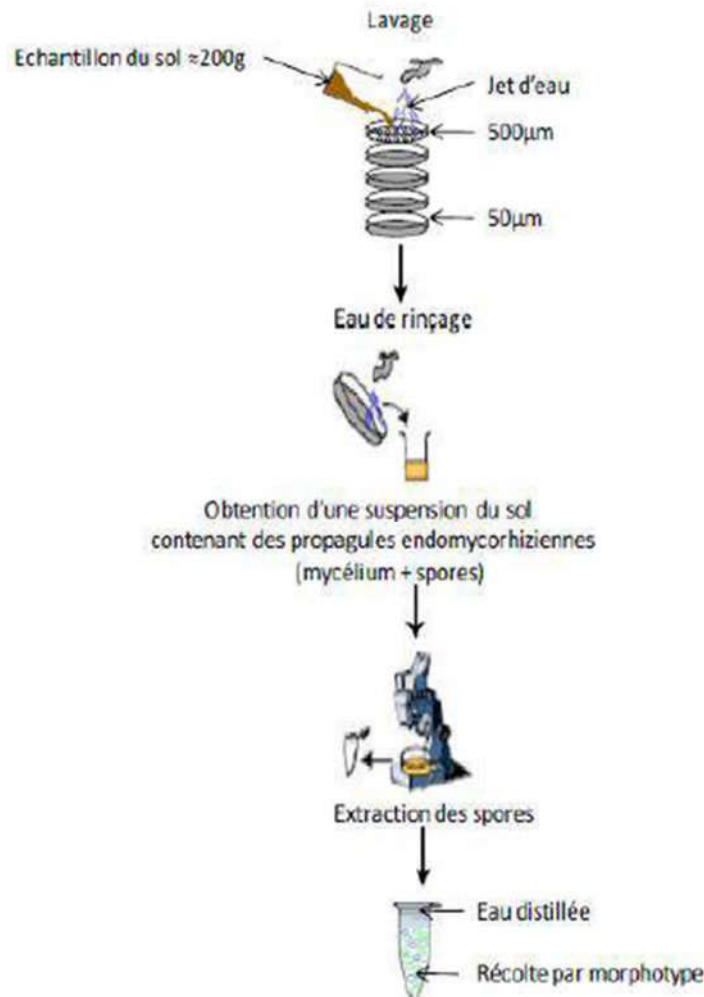


Figure 22. Technique d'extraction des spores fongiques (DANIELS ET SKIPPER ,1982).

B. La suspension sporale est centrifugée sur un gradient de saccharose afin de concentrer les spores et de réduire la présence des particules de sol et des fragments racinaires (DANIELS ET SKIPPER, 1982). Un gradient de densité est créé en injectant soigneusement au fond de chaque tube à centrifuger, à l'aide d'une seringue, d'abord 1/4 d'une solution de saccharose à 20% puis 1/4 d'une solution de 60 % et enfin 1/2 de la suspension sporale.

C. Les tubes sont centrifugés pendant 5min à 1400 rpm. Le surnageant est filtré à travers un tamis (50 µm) afin de récupérer les spores. Pour éliminer le saccharose, les spores sont ensuite rincées avec de l'eau distillée (refroidie à 4 °C) et mises en suspension dans l'eau distillée.

D. Le mélange de spores obtenues après extraction est observé à la loupe binoculaire. Les spores sont comptées. Le nombre moyen de spores est exprimé pour 100 g de sol sec.

CHAPITRE IV : MATRIELS & METHODES UTILISEES POUR L'IDENTIFICATION DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS.

Selon JOHNSON AL., (1991), l'abondance relative des spores est déterminée comme suit :

$$\frac{\text{Nombre total de spores observées d'une espèce dans tous les sites}}{\text{Nombre total de spores observées dans les sites}} \times 100.$$

1.3. Coloration des fragments de racines

Selon la coloration de PHILIPS et HAYMAN (1970). Cette technique consiste à suivre les étapes suivantes :

A. Les mettre dans un tube à essai avec KOH 10 %, et chauffer au bain-Marie 90° C durant 30 min (on peut optimiser ce temps, parfois 10-15 min suffisent si l'on est pressé et/ou si les racines sont fragiles). Cette opération détruit le contenu des cellules végétales et décolore les tanins des racines ligneuses. La solution devient alors brun rouge.

B. Filtrer dans un tamis, rincé avec l'eau acidifiée pour neutraliser.

C. Remettre dans le bleu de coton au bain Marie 10 à 15 minutes. Filtrer à nouveau dans un tamis et rincer à l'eau distillée.

D. Les sections sont placées entre lame et lamelle avec quelques gouttes de glycérol, soigneusement écrasées, puis observées au microscope photonique à différentes étapes de coloration.

2. Méthodes morphologiques (macroscopiques et microscopiques)

2.1. Analyse macroscopique

Lors de l'analyse macroscopique des colonies obtenues après culture des champignons filamenteux, selon LECELLIER, (2013) plusieurs aspects de l'appareil végétatif sont observés et peuvent être utilisés dans l'identification phénotypiques tels que :

- L'aspect : duveteux, laineux, cotonneux, velouté, poudreux, granuleux ou glabre.
- Le relief : plat, plissé ou cérébriforme.
- La taille : petite, étendue ou envahissante.
- La couleur : blanche, crème ou colorée (verte, brune, orangée, violette, grises...).

- La présence d'un pigment diffusant dans la gélose ainsi que certains paramètres telle la vitesse de la pousse.

2.2. Analyse microscopique

Selon LECELLIER, (2013) lors de l'analyse microscopique des colonies, plusieurs structures des champignons filamenteux sont observées comme l'appareil végétatif, les organes de fructification et les spores:

- Le thalle végétatif : septé (diamètre étroit et régulier de 2 à 5 μm) ou siphonné (filaments peu ou pas ramifiés, diamètre large et irrégulier de 5 à 15 μm), paroi pigmentée (mélansée) ou non (hyaline).

- Les organes de fructifications: présence ou non d'organes protecteurs des conidies, modes de formation des conidies (issues directement du thalle, solitaires (aleuriospores) ou en chaînes (arthrospores), ou produites par bourgeonnement et regroupées soit en grappes, en masse, en têtes ou en chaînes basipètes ou acropètes), modes d'implantation des cellules conidiogènes [indifférenciée ou peu différenciée, différenciées (sur le filament végétatif, porté sur les conidiophores dispersés ou groupés)].

- les spores : endogènes (endospores) ou exogènes (conidiospores ou conidies), l'aspect des spores [améropores (unicellulaires et de petite taille), didymospores (bicellulaires), Les méthodes d'identification des champignons filamenteux par biologie moléculaire reposent sur l'analyse des séquences portant l'information génétique (VERSCHEURE M, AL., 2002).

Après avoir isolé les différents morphotypes correspondants (dans ce cas colorés au bleu de trypan), ces derniers ont été observés sous la loupe binoculaire à fort grossissement (Fig. 23). Ces dernières ont été identifiées sur la base de leurs caractéristiques morphologiques telles que la couleur, la forme, la taille et l'hyphes d'attachement.

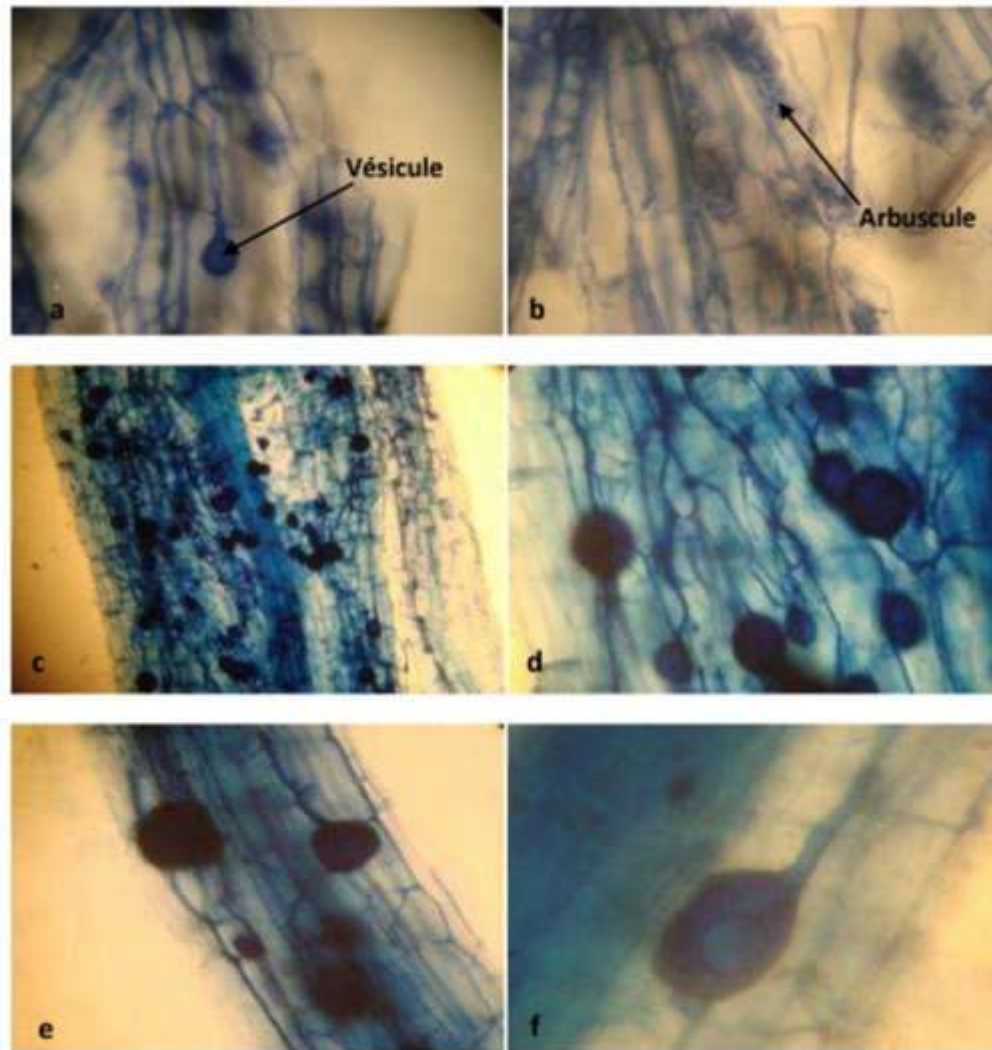


Figure 23. Structure mycorhiziennes arbusculaires observées dans les racines des plantes d'intérêt colorées au bleu de trypan : racine d'*a. saligna* (a,b), racines de *p. lentiscus* (c,d), racines de *L. cereticus* (e,f) (BOUAZZA MAROUF, 2016).

Les spores isolées à partir des échantillons de sol sont triées manuellement sous la loupe binoculaire suivant les caractères morphologiques comme la couleur, la forme et la taille. La figure ci dessous (Fig. 24) montre la spore d'AM.

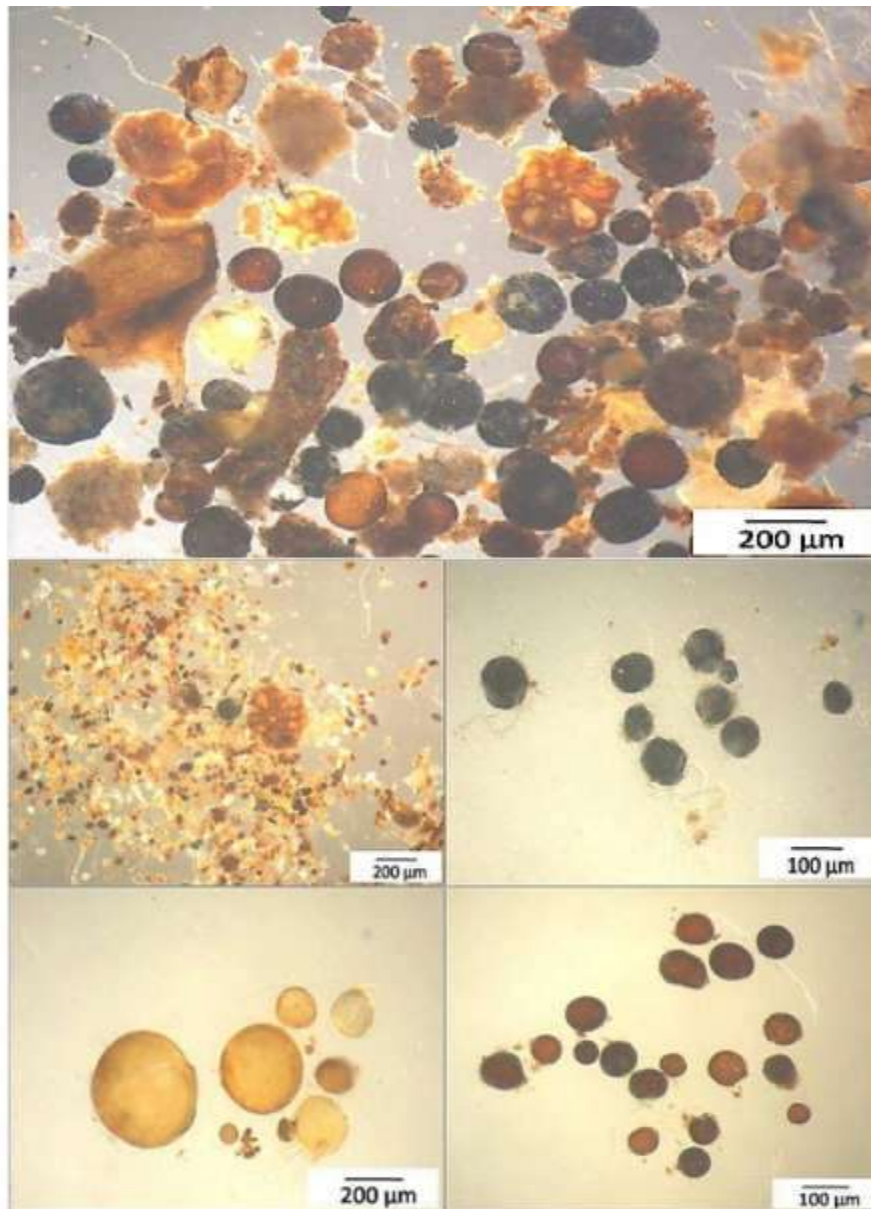


Figure 24. Diversité des spores des CMA isolées à partir du sol rhizosphérique de *Pistacia lentiscus* : un mélange sporale (a,b) des spores noires (c), des spores marrons claires et hyalines (d), des spores marrons foncées (e)(BOUAZZA MAROUF, 2016).

3. Méthodes moléculaire

La figure 25 ci-dessous résume les principales étapes suivies dans les méthodes moléculaires. Elle consiste, principalement à l'extraction et l'amplification des marqueurs génétiques et aboutit à l'identification de l'espèce par comparaison aux séquences des souches types déjà connues et déposées au niveau des différentes bases de données (gênant).

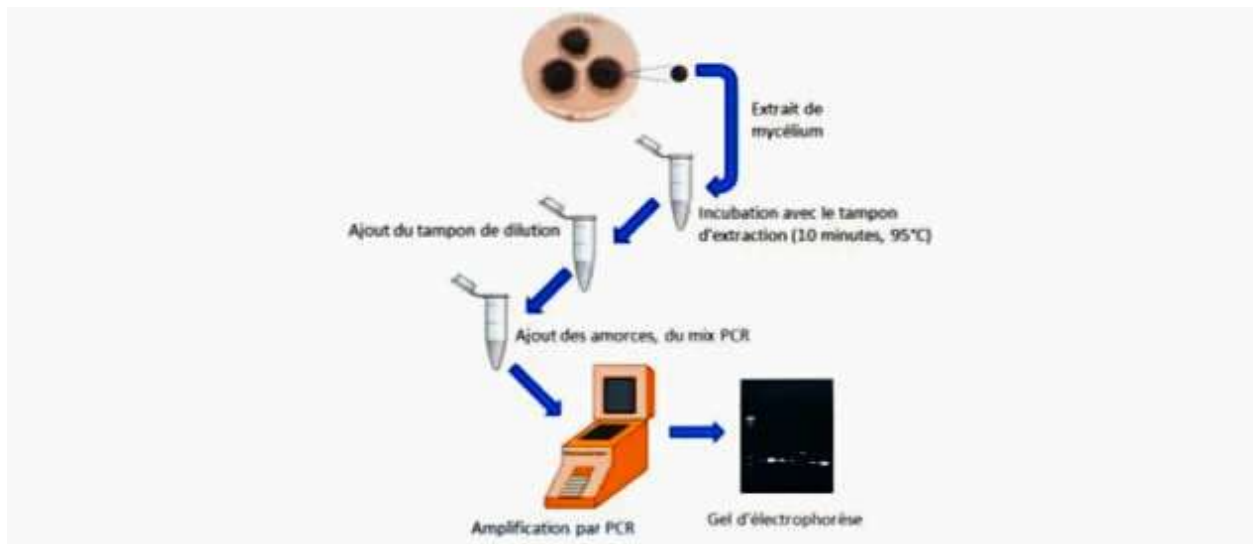


Figure 25. Protocole de l'extraction et amplification des ADN (CHARLOTTE, 2013).

A. Extraction de l'ADN total

L'ADN total est extrait d'une CM ou d'un morceau de chair de sporophore (environ 10 mg) soit à l'aide d'un kit Invitrogen « **Pure Link Plant Total DNA Purification Kit** » (<http://www.invitrogen.com/>) (BOWMAN SM, FREE SJ. 2006), pour extraction et de purification, soit en utilisant le tampon CTAB avec des phases de purification au phénol/chloroforme/isoamyl alcool. Le protocole d'extraction est respecté selon les conditions décrites par le fournisseur des kits qui permet d'obtenir un culot clair et sans pigments. Tous les ADN totaux après cette extraction ont été stockés au congélateur à -20°C (BÂ ET AL., 2011).

B. La quantification et vérification de la pureté de l'ADN extrait

Après l'extraction de l'ADN total, l'ADN est quantifié par un spectrophotomètre on mesure la densité optique à 260 et 280 nm. Il donne directement la valeur de la concentration en ADN de l'échantillon pour une lecture immédiate du résultat. Il mesure la concentration et la pureté de l'ADN extrait d'échantillon en indiquant un ratio d'absorbance à 260nm et 280nm (BÂ ET AL., 2011).

CHAPITRE IV : MATRIELS & METHODES UTILISEES POUR L'IDENTIFICATION DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS.

C. Amplification de l'ADN

L'amplification *in vitro* des fragments spécifique de l'ADN par PCR consiste à multiplier le nombre de copies d'une région d'ADN génomique de manière exponentielle à partir d'un échantillon contenant la molécule d'ADN. Il s'agit principalement de l'amplification de ITS (espaceur interne transcrit) du gène spécifique d'ADNr (les principaux sont : 18S, 28S, 5.8S...) qui est, souvent, utilisé pour l'identification des champignons mycorrhiziens mais les régions ITS sont plus variables d'une espèce à l'autre au sein d'un même genre (WHITE ET AL., 1990). Puis de faire aussi migrer des fragments de l'extrait sur un gel d'agarose avec un marqueur de poids moléculaire (ex : Smartlader) (BÂ ET AL., 2011). Les principales amorces utilisées pour amplification PCR sont résumées dans le tableau 5 ci-dessous.

Tableau 5. Les amorces utilisées dans PCR.

Amorce	Séquence (5' à 3')	Spécificité	Références
NS1	GTAGTCATATGCTTGTCTC	Eucaryote	WHITE ET AL., 1990.
NS4	CTTCCGTCAATTCCTTTAAG	Eucaryote	WHITE ET AL., 1990.
AML1	ATCAACTTT CGATGGTAGGATAGA	CMA	LEE ET AL., 2008.
AML2	GAA CCC AAA CAC TTTGGT TTCC	CMA	LEE ET AL., 2008.
NS3	TTGGAGGGCAAGTCTGGTGCC	Eucaryote	SIMON ET AL., 1992.
LR1	GCATATCAATAAGCGGAGGA	Eucaryote	VAN TUINEN ET AL., 1998.
NDL22	TGGTCCGTGTTTCAAGACG	Eucaryote	VAN TUINEN ET AL., 1998.
28G1	CATGGAGGGTGAGAATCCCG	CMA	DA SILVA ET AL., 2006
28G2	CCATTACGTCAACATCCTTAACG	CMA	DA SILVA ET AL., 2006.
FLR4	TACGTCAACATCCTTAACGAA	CMA	GOLLOTT ET AL., 2004.

D. Séquençage d'ADN et analyse

Après migration sur gel d'agarose, nettoyage et purifications des produits PCR, vient l'étape de séquençage (méthode de Sanger). Les séquences brutes obtenues sont à leur tour traitées par les différents logiciels bioinformatiques (nettoyage, corrections, alignements). Les séquences nucléotidiques sont ensuite comparées aux séquences types des espèces déjà identifiées et déposées dans les bases de données telles que Genbank du NCBI.

4. Production utilisé pour production des couples symbiotique efficace sous condition contrôlé

4.1. Culture *in vitro* des espèces d'intérêt

Les méthodes de culture *in vitro* des plantes et isolats intéressants (après sélection d'un couple symbiotique efficace et intéressant). Les graines des espèces collectées ainsi que les sols échantillonnés été à partir des mêmes sites sahariens ont été utilisés pour le piégeage des champignons symbiotiques. Les graines des espèces ont été stérilisées en surface avec de l'hypochlorite de calcium (3%) pendant 5 min, rincées à l'eau distillée (5 fois) et scarifiées mécaniquement à l'aide d'un fer à souder. Les semences stériles ont été transférées sur des boîtes de Pétri stériles contenant milieux de culture (Malt gélosé) et laissées 48 heures à 4°C puis 48 heures à 21°C pour germination (CHAICH, 2018).

4.2. Exemple des plantes *H. lippii-Tirmania* dans la région de Béchar

Selon KERMANI (2013) :

A. Matériel fongique

Les ascocarpes de *Tirmania pinoyi* (Maire) Malençon et *Tirmania nivea* (Desf.). trappe utilisées ont été récoltés en 2010 dans des sites à terfez de la Wilaya de Béchar. Ils ont été déterminés au laboratoire de Biologie des Micro-organismes et Biotechnologie (LBMB). Ces ascocarpes ont été nettoyés pour éliminer les particules de terre, flambés à l'alcool puis desséchés au soleil et conservés à la température ambiante.

B. Matériel végétal

Utilisé des espèces tel que *Helianthemum lippii* (Cistacée vivace), plante hôte naturelle des deux espèces de *Tirmania*.

Les graines d'*H. lippii* utilisées ont été récoltées en Mai 2009 par le Professeur FORTAS et conservées à la température ambiante.

C. Examens des échantillons d'ascocarpes de deux espèces de terfez

Pour confirmer l'identification de *Tirmania pinoyi* (Maire) Malençon et *Tirmania nivea* (Desf.), il faut étudié les caractéristiques macroscopiques de leurs ascomes et microscopiques des asques, des ascospores (forme, ornementation, taille....).

D. Production d'inoculum d'espèce-champignon sélectionnée

-Préparation de l'inoculum fongique, Les ascocarpes desséchés de *T. pinoyi* et *T. nivea* sont désinfectés par flambage à l'alcool, réhydratés pendant 24 h dans l'eau distillée stérile puis broyés jusqu'à l'obtention d'une suspension sporale homogène.

L'inoculum est préparé à partir de cette suspension sporale mélangée à 2/3 (v/v) de terre désinfectée et à 1/3 (v/v) de vermiculite désinfectée suivant la technique utilisée à l'INRA de Clermont Ferrand (France) pour la production de plants de chênes mycorhizés par la truffe noire du Périgord (*Tuber melanosporum*).

-Inoculation des plants d'*H. lippii*, en condition gnotoxéniques, Les cultures sont réalisées en pots ouverts de 400 ml préalablement désinfectés à l'hypochlorite de sodium à 13° chlorométriques et rincés à l'eau.

Les pots sont tapissés par une couche de gravier stérilisé pour le drainage des eaux d'arrosage puis remplis au 2/3 de son volume de terre désinfectée. L'inoculation a été effectuée selon la méthode utilisée par FORTAS (1990) et FORTAS ET CHEVALIER (1992 b). Les graines désinfectées sont déposées directement dans les substrats inoculés à raison de 10 graines par pots puis recouvertes par de la terre désinfectée.

Ils sont inoculés :

- *T. pinoyi* à *H. lippii*

- *T. nivea* à *H. lippii*

Préparé 300 pots : 125 pots pour les plants inoculés et 50 pour les témoins pour chaque association mycorhizienne.

Les cultures en pots sont placées en serre non climatisée et les plants sont arrosés périodiquement à l'eau du robinet.

CHAPITRE V

PRINCIPAUX AVANTAGES ET ROLES

ECOLOGIQUES ATTRIBUES AUX

ASSOCIATIONS MYCORHIZES-PLANTES ET

LEURS VALORISATION.

Le rôle majeur des CM est l'amélioration des nutriments hydrique et minérale de la plante grâce à des transferts de l'eau et des éléments minéraux, en particulier le phosphore et l'azote, du CM vers la plante hôte. En résulte une amélioration de la croissance des plantes mycorhizes. En effet, l'élongation des hyphes extra-racinaires augmente la surface de contact entre les minéraux du sol et la racine (KHALVATI M.A ET AL., 2008).

1. Ecosystèmes terrestres et cycles bio biogéochimiques

Parmi les micro-organismes telluriques les CM représentent les symbioses végétales les plus répandues dans les écosystèmes terrestres (FORTIN ET AL., 2008 ; SMITH ET READ, 2008). Les mycorhizes jouent un rôle essentiel aux échelles de l'écosystème, de la plante et de la cellule. Aux échelles de l'écosystème et du peuplement, les mycorhizes participent au maintien de la biodiversité végétale et fongique, à la régénération naturelle et au fonctionnement des cycles biogéochimiques (minéralisation de la matière organique, altération des minéraux primaires).

À l'échelle de la plante, les mycorhizes assurent l'essentiel de la nutrition hydrominérale (fig. 26), protègent les racines contre des agents pathogènes et renforcent la résistance à des stress abiotiques.

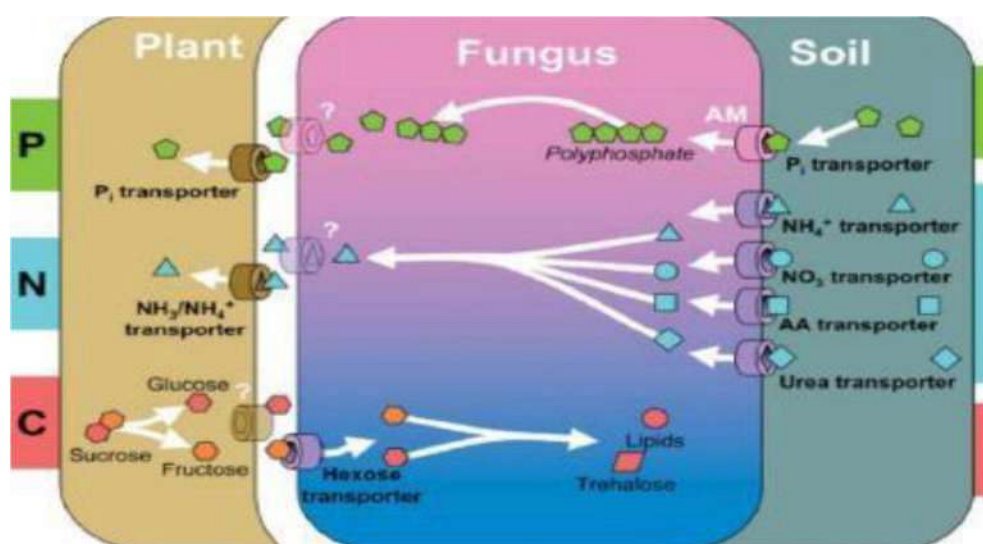


Figure 26. Schéma récapitulant les principaux processus d'échanges de nutriments dans l'ensemble des symbioses mycorhiziennes (BONFANTE ET GENRE, 2010).

À l'échelle de la cellule, les mycorhizes participent au maintien de l'homéostasie ionique et osmotique. Tout un complexe bactérien est associé aux mycorhizes et joue un rôle essentiel dans l'établissement de la symbiose et dans l'altération des minéraux primaires de la rhizosphère ou plus exactement de la mycorrhizosphère. Les champignons mycorhiziens et leur complexe bactérien jouent donc un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers, et influent fortement sur la diversité et la productivité des forêts.

2. Biodisponibilité du P et nutrition phosphatée des plantes

Le phosphore bio-disponible dans le sol n'est pas un ensemble unique et homogène. Il se trouve dans plusieurs « compartiments » dont les possibilités de transferts vers la phase liquide (solution du sol) sont très variables (COMIFER GROUPE PK, 1995) (Fig. 27).

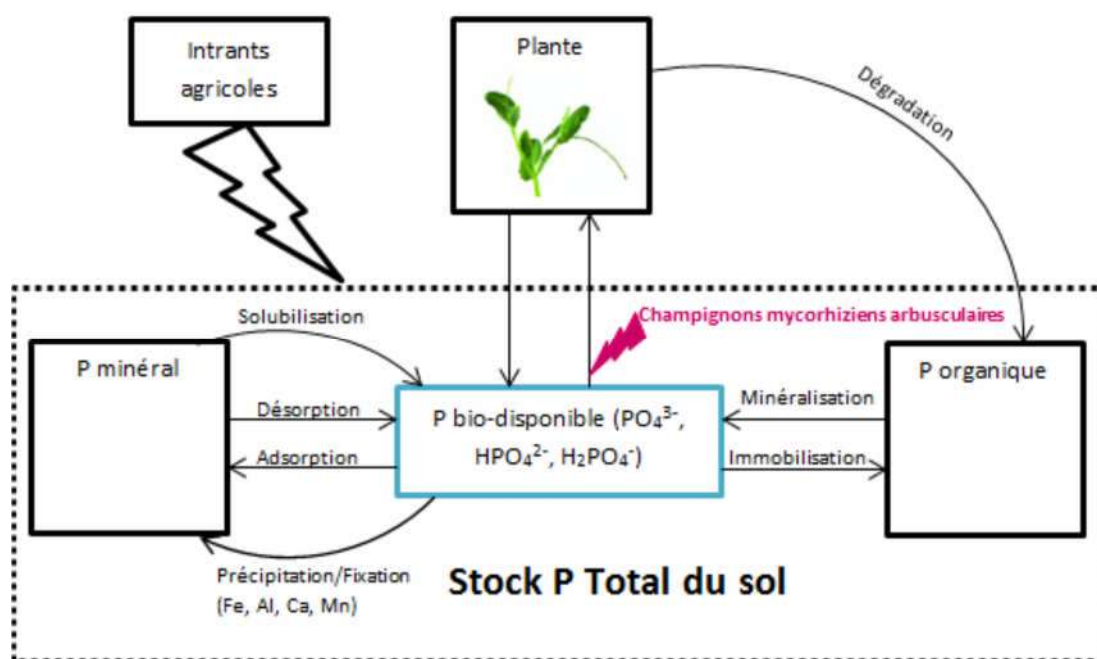


Figure 27. Cycle simplifié du P dans les agro-systèmes montrant la répartition de stock total de P du sol entre les différents pools de P, et le rôle des CMA dans le transfert de P biodisponible à la plante , (modifié et adapté d'après PLASSARD ET AL., 2015).

La symbiose a développé les mécanismes physiologiques et biochimiques capables d'améliorer la mobilisation du phosphore du sol (SMITH ET GIANINAZZI- PEARSON, 1988). L'augmentation de l'absorption du P par les plantes est expliquée par plusieurs mécanismes, entre autres, l'augmentation de la surface d'absorption racinaire de la plante grâce au réseau extra-matriciel et par conséquent, une meilleure exploitation du phosphate du sol au delà de la

zone d'épuisement de la racine (PLENCHETTE, 1982). Les hyphes du champignon possèdent aussi des phosphatases (enzymes qui catalysent l'hydrolyse des liaisons organiques en libérant de l'ortho phosphate) qui favorisent la libération du phosphore immobile dans le sol et permettent la minéralisation des sources organiques des phosphates (DEMARS ET BRONER, 1995). Le phosphore ainsi mobilisé est facilement absorbé et transporté à travers l'hyphe aux arbuscules puis à la plante hôte (Fig. 28).

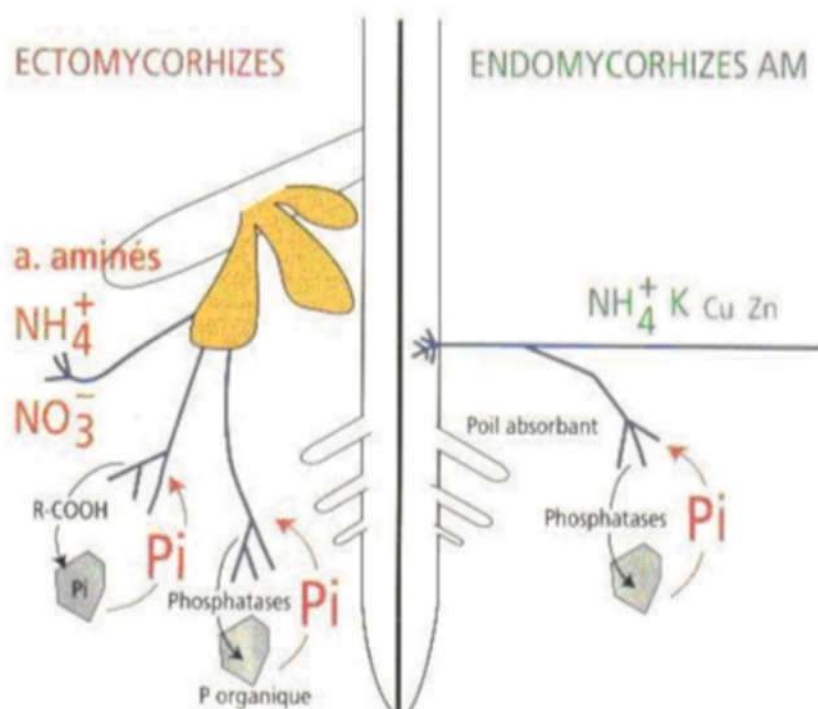


Figure 28. Représentation schématique de l'acquisition des principaux éléments minéraux par les deux types de mycorhizes (DUHOUX ET NICOLE, 2004).

Les bienfaits de l'association ne sont pas limités à la seule nutrition phosphatée. STRULLU (1991) signale que les CM possèdent les équipements enzymatiques nécessaires à l'utilisation de l'ammonium et des nitrates. AZCON-AGUILAR ET BAREA (1992) rapportent que l'association symbiotique peut améliorer la nutrition azotée. Mais ceci n'est pas général, car dans certains cas, l'analyse minérale des plantes mycorhizes ne montrent pas une amélioration significative. Ces résultats pourraient être liés au type de champignon utilisé ou être attribués à un phénomène de dilution dû à la croissance plus rapide de la plante mycorhize et surtout à une meilleure production de matière sèche aérienne (GUILLMIN ET AL., 1995 ; ABBAS, 1998).

3. Bio-protection

3.1. Résistance aux stress biotiques

Le développement d'une agriculture durable exige l'usage des méthodes de protection des plantes alternatives respectueuses de l'homme et de l'environnement. La lutte biologique, basée sur l'utilisation des organismes naturels antagonistes des agents phytopathogène, pourrait constituer une solution prometteuse. Une des stratégies préventives consiste à stimuler les défenses naturelles des plantes par mycorhization (WHIPPS J.M. 2004). Cette protection apportée par la colonisation mycorhizienne résulterait d'une combinaison de trois principaux mécanismes d'action (WHIPS J.M. 2004 ; CODER C., ET AL., 1998 ; DALPE Y. 2005 ; WEHNER J., ET AL., 2010).

A. La stimulation de la croissance de la plante par une meilleure nutrition, une meilleure sante végétale et la compensation par la symbiose des dommages causes par l'agent phytopathogène.

B. La compétition directe ou indirecte entre les CMA et les organismes phytopathogène, liées à la disponibilité des nutriments, notamment des photosynthèses, et des sites d'infection sur la racine.

C. La transformation morphologique de la racine, ce qui peut altérer la dynamique infectieuse du pathogène, bien que la preuve d'une corrélation ne soit pas mise en évidence a ce jour. La déposition de callose et de pectines et l'activation de la voie des phenylpropanoïdes résultant en l'accumulation de lignine chez les plantes mycorhizes seraient impliquées dans la protection de la plante (POZO M.J., ET AL., 2001 ; MATSUBARA Y., ET AL., 1995 ; LEE C.S., ET AL., 2005).

D. La modification de la microflore et de l'augmentation du taux de matière organique dans les sols. Ces changements peuvent mener a la stimulation de la production de composés par la microflore avec une activité antagoniste contre certains pathogènes racinaires (BAREA J.M., ET AL., 2005).

Il a été montré, par exemple, que des souches de *Pseudomonas fluorescens* rhizosphériques, produisent plus de 2,4-diacetylphloroglucinol, antibiotique conférant une protection chez les plantes contre *Gaeumannomyces graminis*, dans un sol contenant *Glomus intraradices* (SIASOU E., ET AL., 2009).

3.2. Résistance aux stress abiotiques

Une meilleure croissance des plantes mycorhizes à été observée dans des conditions de sécheresse (AUGE R.M. 2001). De salinité (PORCEL R., ET AL., 2012) et sur des milieux pollués par les éléments traces métalliques (LEYVAL C. 2005 ; FERROL N., ET AL., 2009) les radioéléments (LEYVAL C. 2005) les fongicides (CAMPAGNAC E., ET AL., 2010 ; CALONNE M., ET AL., 2010) et les polluants organiques persistants (DEBIANE D., ET AL., 2008 ; DEBIANE D., ET AL., 2009) suggérant un effet protecteur de la mycorhization contre les stress abiotiques (Fig. 29).

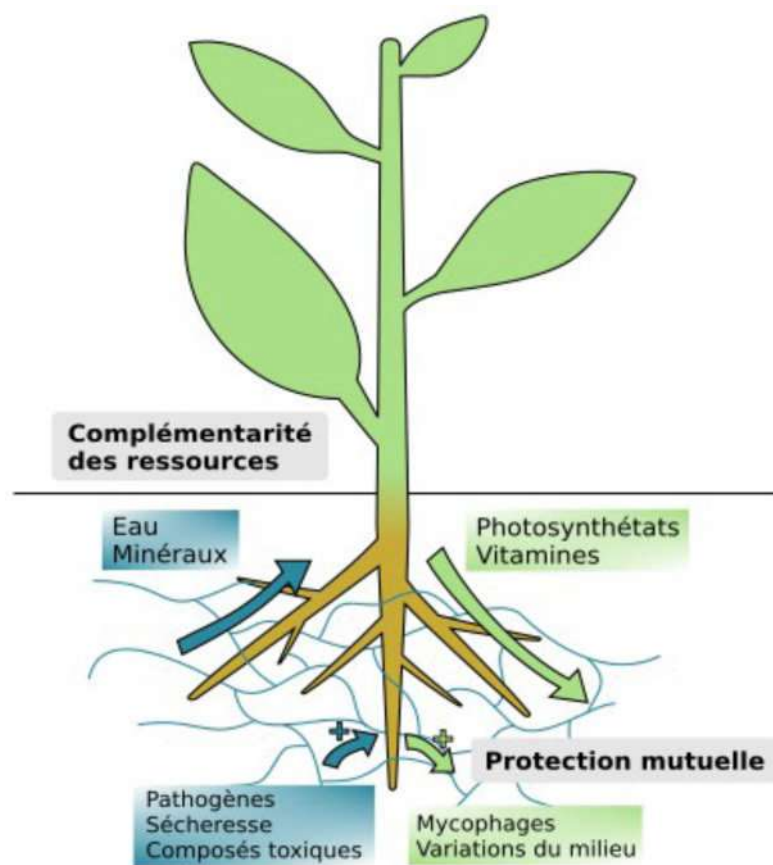


Figure 29. Fonctions de nutrition et de protection à l'œuvre lors de la symbiose mycorhizienne. Les hyphes du champignon mycorhizien sont représentés en bleu (HARCHAOUI, 2017).

3.2.1. La sécheresse

La sécheresse est l'un des facteurs limitant de la croissance et la productivité végétale dans écosystèmes semi-aride. Dans cette symbiose mutualiste, les plantes profitent, non seulement d'une nutrition minérale, mais aussi d'une résistance accrue à la sécheresse et les températures extrêmes (SMITH ET READ, 1996).

3.2.2. La tolérance au stress salin des plantes et de leurs symbiotes fongiques

Il a été largement prouvé que les champignons mycorhiziens peuvent améliorer la nutrition des plantes et par conséquent leur croissance dans des conditions de stress salin (BANDOU ET AL., 2006 ; BOIS ET AL., 2006). En théorie, l'identification de souches de champignons ECM tolérantes au sel pourrait aider à améliorer la survie des arbres et la croissance dans des milieux salins. Dans une expérience axénique, sur 18 isolats australiens de *Pisolithus* spp. Testés, la plupart étaient tolérants au NaCl et à des concentrations de Na₂SO₄ de 200 mM (CHEN ET AL., 2001). Dans une expérience similaire, différents champignons ectomycorhiziens isolés de la forêt boréale ont été exposés à une gamme de concentrations de divers sels (KERNAGHAN ET AL., 2002). Les deux isolats les plus tolérants étaient les basidiomycètes *Hebeloma crustuliniforme* et *Laccaria bicolor*. Il a été également montré qu'*H. crustuliniforme* a augmenté la conductance de l'eau, limité l'accumulation de Na⁺ dans les pousses d'épinette blanche (*Picea glauca*) cultivées en présence de 250 mM de NaCl. En outre, la biomasse, l'accumulation de sel et la photosynthèse nette observées sur les pins gris (*Pinus banksiana*) colonisés par *L. bicolor* étaient supérieures à celles des témoins non inoculés (BOIS ET AL., 2006).

La croissance et la nutrition minérale de plantules de *C. uvifera* ont été stimulées par le CEM *Scleroderma bermudense* jusqu'à 500 mM de concentration de NaCl. Bien que le pourcentage de colonisation mycorhizienne ait diminué, la dépendance mycorhizienne des plantules de *C. uvifera* a augmenté en fonction de la concentration de NaCl. De plus, les concentrations en ions K et P ont augmenté de façon significative dans les tissus des plantules ectomycorhizées alors celles des ions Na⁺ et K⁺ a diminuée. Des concentrations plus élevées d'ions K⁺ ont été observées dans les feuilles des plantules mycorhizes comparées au témoin non inoculé, suggérant une capacité osmorégulatrice importante des plantules mycorhizes (BANDOU ET AL., 2006).

4. Lutte contre des agents pathogènes

Le système racinaire des plants est donc l'objet d'attaques d'agents parasites de nature très variée. L'association mycorhizienne bien établie dans les cultures réduit dans bien des cas la sévérité des symptômes des maladies racinaires en diminuant l'agressivité des parasites (DEHNE, 1982; FILION ET AL., 1999). Des travaux ont aussi montré un effet protecteur du CMA à l'égard de *Fusarium* et *Verticillium*, agents de fonte de semis et de nécroses racinaires

(LIU, 1995 ; GARCIA-ROMERA ET AL., 1998). Ces résultats montrent qu'en pépinière le principal avantage attendu de la mycorhization contrôlée peut être un effet protecteur contre les agents parasitaires en particulier vis-à-vis des *Fusarium* contre lesquels la lutte chimique est souvent inopérante.

5. Activité hormonale

La concentration des phytohormones comme la cytokinine, la gibbérelline, l'éthylène, l'acide abscissique, l'auxine et l'acide jasminique peuvent varier dans la plante selon la présence ou non du champignon mycorhizienne (HAUSSE ET AL., 2005). Chez les ectomycorhizes les régulateurs de croissance comme les auxines jouent un rôle dans la transformation morphologique des racines. Les nouvelles ramifications sont proportionnelles aux quantités d'auxines que le champignon libère dans les tissus racinaires. Ces ramifications pourraient favoriser le transfert des sucres de la racine vers les champignons. L'action globale des hormones produites par le champignon mycorhizien affecte le port général de la plante à savoir la croissance des parties aériennes et souvent celle des racines (FORTIN ET AL., 2008).

6. Protection contre les métaux lourds

Effet bénéfique des champignons mycorhizes dans la protection des plantes vis-à-vis des métaux lourds est à la base de l'un des principes de remédiation des sites pollués, comme la phytoremédiation. Cette dernière se décline en quatre grandes techniques suivantes (Fig. 30) :

6.1. La Phytostabilisation

Entraine une baisse de la mobilité et de la biodisponibilité des métaux dans le sol, grâce à différents mécanismes dont la sorption, la précipitation, la complexation ou le changement de l'état de valence du métal. L'ensemble de ces mécanismes se déroule au niveau de la rhizosphère. Par cette méthode, l'érosion du sol et le lessivage des métaux jusqu'à la nappe phréatique sont ainsi diminués.

6.2. La Phytoextraction

La plante absorbe, transfère, et concentre les métaux toxiques et les radionucléides depuis le sol jusqu'aux parties aériennes. Ces parties aériennes pourront alors être récoltées et incinérées dans des chaudières dotées de filtres spéciaux, afin de limiter le retour des polluants

dans l'atmosphère. Une étude récente a en effet démontré l'absence de rélargie de contaminants métalliques dans l'atmosphère après combustion de bois contaminé dans des chaudières, à condition qu'un filtre dédié à la récupération des poussières et particules fines soit placé en aval du système de combustion (CHALOT ET AL., 2012).

6.3. La Phytovolatilisation

Ce procédé très minoritaire consiste en une méthylation des métaux au niveau des feuilles afin de les rendre volatils. Seuls l'arsenic, le mercure et le sélénium peuvent être volatilisés.

6.4. La Phytofiltration

Utilise les racines des plantes (Rhizofiltration) ou les graines (blastofiltration) afin d'absorber ou d'adsorber les métaux dans des zones aquatiques ou humides.

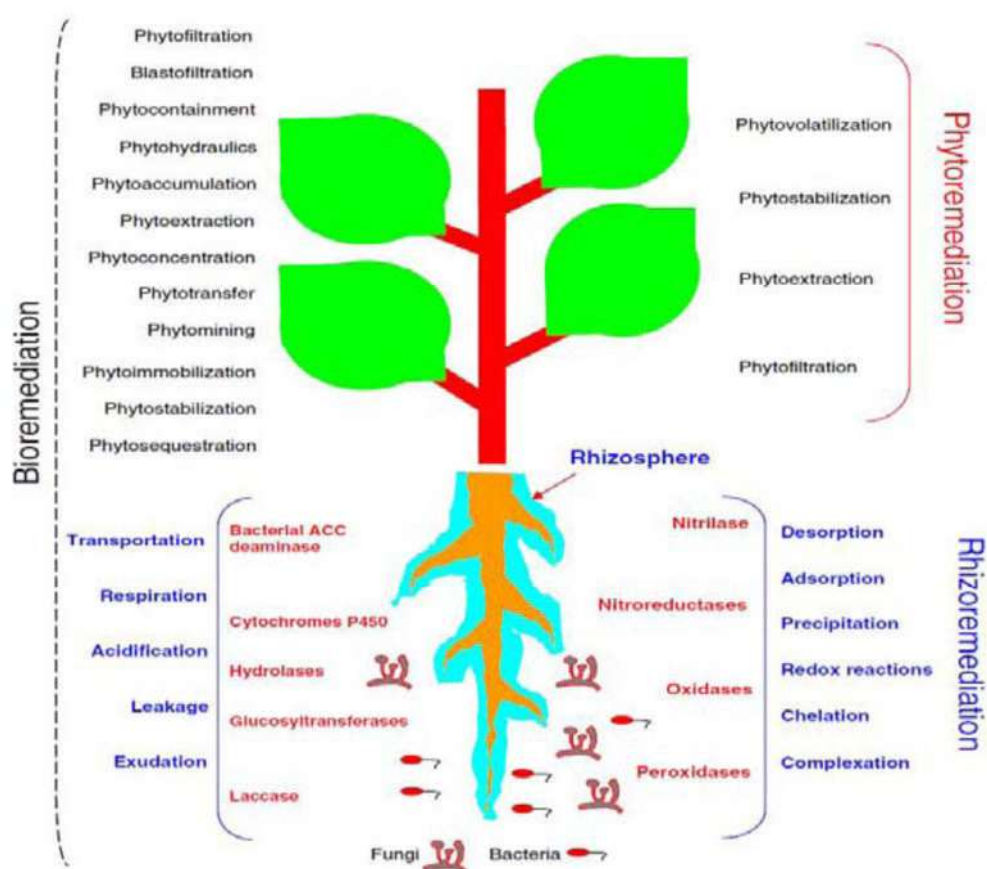


Figure 30. Les différentes techniques de bioremédiation (MA ET AL., 2011).

7. Rôle écologique des champignons mycorhiziens dans les agro-systèmes

La symbiose mycorhizienne favorise le prélèvement et le transport vers la plante des éléments minéraux nutritifs très peu mobiles dans le sol comme le phosphore (DUPONNOIS ET AL., 2005 ; LAMBERS ET AL., 2008). L'amélioration de la nutrition hydrique des plantes grâce à la symbiose mycorhizienne a également été déterminée et cet effet « mycorhize » est attribué à une meilleure utilisation de l'eau par la plante en raison du volume de sol exploré par les hyphes mycéliens (GARBAY, 2000 ; AUGE, 2001).

De nombreux résultats de recherche attribuent à la symbiose mycorhizienne un effet bio protecteur *via* une réduction de l'effet pathogène de certains agents phytoparasites (DUPONNOIS ET CADET, 1994 ; ST-ARAUND ET AL., 1997) et une meilleure tolérance des plantes mycorhizes aux stress induits par les éléments traces métalliques ou par les hydrocarbures aromatiques polycycliques (LEYVAL ET JONER, 2001 ; JONER ET LEYVAL, 2003). Parallèlement, une nette amélioration de la structure du sol a souvent été observée en présence des mycorhizes (Fig. 31).

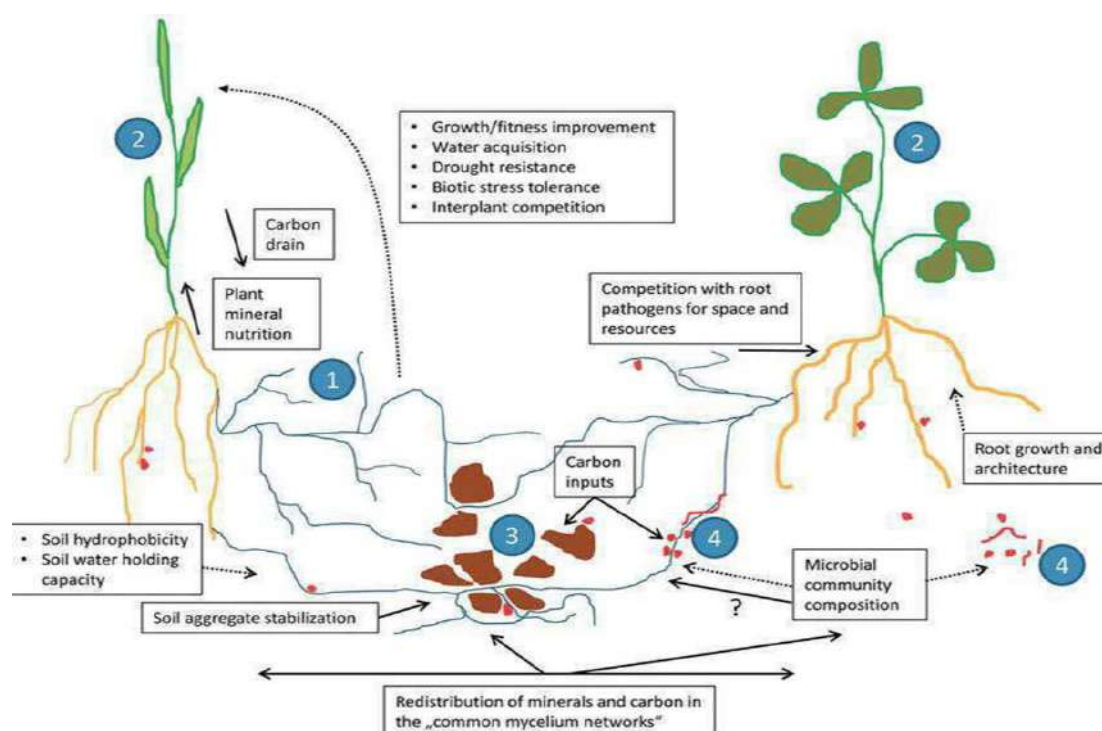


Figure 31. Représentation schématique des différentes fonctions jouées par les champignons mycorhiziennes (CM) (JANSA ET AL., 2013).

Les associations mycorhiziennes jouent un rôle clef dans le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes terrestres en intervenant fortement dans les mécanismes régissant l'évolution spatio-temporelle des écosystèmes. En effet, la présence de plantes supportant déjà des structures mycorhiziennes a été décrite comme un moyen très efficace pour assurer la régénération de l'espèce végétale en facilitant notamment l'infection des jeunes plants et en conséquence leur survie, dans des conditions du milieu souvent hostiles (SIMARD ET DURALL, 2004).

En début de succession, marquées par une pauvreté du sol en propagules mycorhiziennes, ce sont les espèces végétales qui dépendent peu de cette symbiose qui s'installeront. Par la suite, avec l'enrichissement du sol en structures mycorhiziennes et son appauvrissement en éléments nutritifs, les espèces présentant une mycotrophie plus importante leur succéderont avec une forte corrélation positive entre les biodiversités fongique et végétale (REEVES ET AL., 1979 ; JANOS, 1980 ; VAN DER HEIJDEN ET AL., 1998 a ; HART ET AL., 2003).

Dans la physiologie et l'écologie de leurs plantes hôtes. Les hyphes mycorhiziens interconnectent les racines avec les particules de sol. Fournissent des connexions directes de systèmes racinaires des différents individus végétaux et d'interagir avec un certain nombre de microbes du sol. Les lignes pleines représentent les effets directs et les lignes pointillées représentent les effets indirects des champignons sur les plantes, le sol et les microorganismes de sol.

8. Bio fertilisation et revégétalisation des sites miniers

La grande variabilité inter et intra spécifique des ECM dans l'exploitation des ressources du sol (WAGNER ET AL., 1988, NGUYEN ET AL., 1992) et dans leur façon d'affecter positivement l'hôte (WONG ET FORTIN, 1990) a mené à la sélection de souches prenant en compte l'espèce hôte (ROSADO ET AL., 1994). Cependant, plusieurs chercheurs optent pour l'approche qui veut que les souches les mieux adaptées au terrain, sont celles qui sont indigènes (TRAPPE, 1977 ; NAVRATIL, 1988 ; PERRY ET AL., 1987). Au Maroc, les premiers essais de mycorhization contrôlée en pépinière ont été réalisés au CRF, Rabat (ABOUROUH, 2000). Différents inocula du genre *Glomus*, indigènes des tétraclinaies naturelles ou artificielles, ont été testés en microcosme afin de rechercher les meilleures associations à appliquer dans le programme de production des plants de thuya en pépinières forestières. L'analyse des résultats a

**CHAPITRE V : PRINCIPAUX AVANTAGES ET ROLES ECOLOGIQUES ATTRIBUES
AUX ASSOCIATIONS MYCORHIZES-PLANTES ET LEURS VALORISATION.**

montré que, malgré les inégalités observées en matière de colonisation racinaire du thuya, l'infection par les CMA produit un effet significatif sur la croissance et le développement de cette essence (Fig. 32).



Figure 32. Comparaison entre plants de thuya non inoculés et inoculés par des CMA indigènes (ABBAS, 1998).

CONCLUSION GENERALE.

Conclusion

Ce mémoire a été consacré une étude bibliographique concernant les champignons mycorhiziens et leur interaction omniprésente avec les racines de la majorité des plantes dans les écosystèmes naturels et artificiels.

On découvre les différentes catégories de mycorhizes au niveau morphologiques et structurales, les principales structures des champignons mycorhiziens (les hyphes, les arbuscules et les vésicules), ainsi que le développement de la symbiose, son fonctionnement et les principaux facteurs abiotiques et biotiques qui peuvent intervenir dans le développement du mycorhize. Le développement des symbioses commence avec la germination des spores qui ne dépend pas de la plante hôte. La symbiose mycorhizienne joue un rôle essentiel dans le fonctionnement et la structuration des communautés végétales, la restauration des sites dégradés et l'augmentation d'absorption des nutriments du sol. Ils sont essentiels à la germination des graines et à l'établissement des semis.

Dans cette association généralement non spécifique, les spores germent, et donnent les hyphes du mycélium qui colonisent les racines d'une plante. Les spores sont des organes de réserves et de dissémination, des structures de détermination morphologiques des symbiotes fongiques. La taille, la couleur et la forme diffèrent d'un champignon à l'autre ce qui permet une grande diversité des champignons mycorhiziens.

Notre étude nous aura permis d'apporter notre contribution à la connaissance des champignons mycorhiziens, leur diversité, structures et rôles. Les champignons mycorhiziens apparaissent parmi les organismes telluriques les plus importants à prendre en considération. Les mycorhizes qui résultent de l'association de ces champignons symbiotiques avec les racines des plantes sont directement impliquées dans la nutrition minérale, l'absorption de l'eau et la protection contre certains agents phytopathogènes et certains stress abiotiques. Mais, si le potentiel des mycorhizes est

reconnu, leur prise en compte dans les systèmes de culture reste à faire. Des services écosystémiques rendus par les mycorhizes à arbuscules permettra à la fois de préserver et de mieux exploiter cette ressource naturelle. Il est donc nécessaire d'améliorer et d'appliquer les méthodes analytiques permettant d'évaluer les paramètres fondamentaux tels que la dépendance mycorhizienne relative au champ des plantes, le potentiel infectieux mycorhizogène du sol, la réceptivité du sol aux champignons mycorhiziens. Moins d'engrais, de pesticides et de travail du sol sont favorables au développement des mycorhizes et donc au maintien du potentiel infectieux mycorhizogène du sol avec tous les bénéfices qui en découlent pour l'homme et son environnement. C'est ainsi que les mycorhizes pourront contribuer à la mise en place de la deuxième "révolution verte" qui contrairement à la première, sera cette fois-ci plus en adéquation avec le développement durable.

LES REFERENCES

1. ABBAS Y., 1998. Mycorhizes à arbuscules de zones arides : biodiversité et rôle dans la tolérance du trèfle (*Trifolium alexandrinum*) au stress salin. Thèse de 3ème cycle, Université Cadi Ayyad, 112p.
2. ABOUROUH. M. 2000. Ectomycorhizes et mycorhization des principales essences forestières du Maroc. Thèse d'état, Facultés des sciences de rabat : 170p.
3. ADJOUD D, HALLI R. 2000. Occurrence of arbuscular mycorrhiza on aged *Eucalyptus*. *Mycorrhiza* 9:287-290.
4. ADL SM, SIMPSON AG, FARMER MA, ANDERSEN RA, ANDERSON OR, BARTA JR, et al. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *J Eukaryot Microbiol.* 2005 Sep-Oct;52(5):399-451.
5. AGUIRE, L., HURST, S.F., CHOI, J. S., SHIN, J.H., HINRIKSON, H.P, ET MORRISON, C.J. 2004.
6. AKIYAMA K., 2007. Chemical identification and functional analysis of apocarotenoids involved in the development of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Bioscience biotechnology and biochemistry*, 71(6): pp. 1405- 1414.
7. ALTSCHUL S. F., GISH W., MILLER W., MYERS E. W., LIPMAN D. J., 1990 – Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215 :403-410.
8. ANDERSON I.C. ET CAIRNEY J.W. G. 2004. Diversity and ecology of soil fungal communities: increased understanding through the application of molecular techniques. *Environmental Microbiology*. 6 (8): 769-779.
9. AUGE R.M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3-42.
10. AZCÓN-AGUILAR C. AND BAREA J.M., 1992. Interactions between Mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms. En: Allen M.F. (ed) *Mycorrhizal functioning: An integrative plant-fungal process*. Chapman & Hall, New York, pp. 163-198.
11. BÂ A et DUPONNOIS R et MOUSSA D et DREYFUS B ., 2011. Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en afrique de l'ouest. IRD édition : Marseille, 2011 ; pp 13-88.
12. BÂ A. M., THOEN D., 1990 – First syntheses of ectomycorrhizas between *Azelia africana* Sm. (Caesalpinioideae) and native fungi from West Africa. *New Phytologist*, 103: 441-448.
13. BALZERGUE C., 2012. Régulation de la symbiose endomycorhizienne par le phosphate. Thèse de Doctorat, Laboratoire de Recherche en Sciences Végétales, Université Paul Sabatier -Toulouse III, Toulouse, France. 345p.
14. BANDOUE E, LEBAILLY F, MULLER F, DULORMNE M, TORIBIO A, CHABROL J, COURTECUISSIE R, PLENCHETTE C, PRIN Y, DUPONNOIS R, THIAO M, SYLLA S, DREYFUS B, BA AM .2006. The ectomycorrhizal fungus *Scleroderma bermudense* alleviates salt stress in seagrape (*Coccoloba uvifera* L.) seedlings. *Mycorrhiza* 16: 559-565.
15. BAREA J.M., POZO M.J., AZCON R. & AZCONAGUILAR C. 2005. Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of experimental botany*, 56: 1761-1778.

16. BARROETA VEÑA C, BASSANI VN, RAJCHENBERG M (2012) MYCORRHIZAL. BOIS G, BIGRAS FJ, BERTRAND A, PICHÉ Y, FUNG MYP, KHASA DP .2006. Ectomycorrhizal fungi affect the physiological responses of *Picea glauca* and *Pinus*.
17. BAUM CH., MAKESCHIN F. 2000. Effect of nitrogen and phosphorus fertilization on mycorrhizal formation of two poplar clones (*Populus trichocarpa* and *P. tremula* × *tremuloides*). *Plant Nutr Soil Sci* 163:491–497.
18. BEDDIAR, A.1984.Les possibilités d'associations symbiotiques de l'aune glutineux dans divers sols de l'est de la France. DEA, Université Nancy I.
19. BÉGUIRISTAIN T, LAPEYRIE F .1997. Host plant stimulates hypaphorine accumulation in *Pisolithus tinctorius* hyphae during ectomycorrhizal infection while excreted fungal hypaphorine controls root hair development. *New Phytologist* 136 : 525-532.
20. BERBEE, M. L. AND J. W. TAYLOR .2010. "Dating the molecular clock in fungi - how close are we," *Fungal Biology Reviews* 24(1-2): 1-16.
21. BESSERER A., BECARD G., JAUNEAU A., ROUX C., SEJALON-DELMAS N., 2008. GR24, a synthetic analog of strigolactones, stimulates the mitosis and growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea* by boosting its energy metabolism. *Plante Physiology* 148: 402-413.
22. BEYRLE, H 1995 The role of phytohormones in the function and biology of mycorrhizas. *In Mycorrhiza*. Eds. A Varma and B Hock. pp 365–390. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
23. BLACKWELL M .2011. The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species, *American Journal of Botany* 98: 426-438. DOI: 10.3732/ajb.1000298.
24. BLACKWELL M, VILGALYS R, JAMES TY, TAYLOR JW .2012. *Fungi. Eumycota*: mushrooms, sac fungi, yeast, molds, rusts, smuts, etc. Version 30 January 2012. <http://tolweb.org/Fungi/2377/20120130> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>.
25. BOIS G, BIGRAS FJ, BERTRAND A, PICHÉ Y, FUNG MYP, KHASA DP .2006. Ectomycorrhizal fungi affect the physiological responses of *Picea glauca* and *Pinus*.
26. BOLAN N.S.1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants .*plant and soil*, 134: 189-207P.
27. BONFANTE P, GENRE A .2015. Arbuscular mycorrhizal dialogues: do you speak 'plantish' or 'fungish', *Trends Plant Sci* 20: 150–154.
28. BONFANTE P, GENRE A. 2010. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications*, 1(4), 48.
29. BOTTON B., BRETON A., FEVRE M., GAUTHIER S., GUY P., LARPENT J.P., REYMOND P., SANGLIER J.J., VAYSSIER Y., VEAU P.1990. Moisissures utiles et nuisibles, Importance industrielle. Ed. Masson, Paris.
30. BOUAZZA MAROUF KH, 2016. Les symbioses mycorrhiziennes et leur importance dans la réhabilitation des sols dégradés. Thèse de doctorat. Université Ahmed ben Bella Oran. Alger.
31. BOUDARGA K., DEXHEIMER J.1988. Étude ultrastructurale des endomycorhizes à vésicules et arbuscules de jeunes plants d'*Eucalyptus camaldulensis* (Dehnhardt) (Myrtacées), *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques*, 135(2) : 111-121.
32. BOUGNOUX ME, ESPINASSE F. Nouvelles applications des techniques de biologie moléculaire en mycologie médicale. *Revue française des laboratoires*. 2003;2003(351):67-71.

33. BOWMAN, S. M. & FREE, S. J 2006. The structure and synthesis of the fungal cell wall. *Bioessays* 28, 799-808.
34. BOYSEN, M.E., JACOBSSON, K.G., SCHNÜRER, J. 2000. Molecular Identification of Species from the *Penicillium roqueforti* Group Associated with Spoiled Animal Feed, *Appl. Environ. Microbiol.*, 66 (4), 1523-1526.
35. BRUNDRETT M. C., ASHWATH, N., JASPER D. A., 1996 a – Mycorrhizas in the Kakadu region of tropical Australia. II. Propagules of mycorrhizal fungi in disturbed habitats. *Plant and Soil*, 184: 173-184.
36. BRUNDRETT M., 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21: 171-313.
37. BRUNDRETT M.C., ABBOTT L.K. 1991. Roots of jarrah forest plants. I. Mycorrhizal associations of shrubs and herbaceous plants. *Australian Journal of Botany*. Oct 1; 39(5):445-57.
38. BRUNDRETT MC, TEDERSOO L .2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytol* n/a-n/a. doi: 10.1111/nph.14976.
39. BRUNDRETT, M., BOUGHER, N., DELL, B., GROVE, T. & MALAJCZUK, N. 1996. Working with mycorrhizas in Forestry and Agriculture. *ACIAR Monograph*. 373 p.
40. BRUNDRETT, M.C. 2009. Mycorrhizal Associations and Other Means of Nutrition of Vascular Plants: Understanding the Global Diversity of Host Plants by Resolving Conflicting Information and Developing Reliable Means of Diagnosis. *Plant Soil*, 320, 37-77.
41. BRUNDRETT, M.C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154: 275-304.
42. BRUNS T. D., BIDARTONDO M. I., TAYLOR D. L., 2002 – Host specificity in ectomycorrhizal communities: what do the exceptions tell us? *Integrative and Comparative Biology*, 42 : 352-359.
43. *Calliandra calothyrsus* seedlings supplied with different concentrations of phosphorus solution *Symbiosis*. Balaban, Philadelphia! Rehovot, 30: 15-28.
44. CALONNE M., FONTAINE J., DEBIANE D., LARUELLE F., GRANDMOUGIN-FERJANI A. & LOUNES-HADJ SAHRAOUI A. 2010. Propiconazole toxicity on the non-target organism, the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus irregulare*. In: Carisse O, ed. *Fungicides*. InTech, Rijeka, 325-346.
45. CAMPAGNAC E., LOUNES - HADJ SAHRAOUI A., DEBIANE D., FONTAINE J., LARUELLE F., GAR9ON G., VERDIN A., DURAND R., SHIRALI P. & GRANDMOUGIN-FERJANI A. 2010. Arbuscular mycorrhiza partially protect chicory roots against oxidative stress induced by two fungicides, fenpropimorph and fenhexamid. *Mycorrhiza* 20: 167-178.
46. CARLILE, M. J., S. C. WATKINSON AND G. GOODAY .1994. *The fungi*, Springer.
- CASSAGNE C, RANQUE S, NORMAND AC, FOURQUET P, THIEBAULT S, PLANARD C, ET AL. MOULD routine identification in the clinical laboratory by matrix-assisted laser desorption ionization time-of-flight mass spectrometry. *PLoS One*. 2011;6(12):e28425.
47. CÁZARES E., SMITH J. E. 1995. Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings grown in Oregon Coast Range soils. *Mycorrhiza*, 6(1), 65-67.
48. CHABASSE D., BOUCHARA J.P., DE GENTILE L., BRUN S., CIMON B., PENN P. 2002. Les moisissures d'intérêt médical. de 59p formation n°25, Bioform.

49. CHALOT, M, D BLAUDEZ, Y ROGAUME *ET AL.*, 2012.« Fate of trace elements during the combustion of phytoremediation wood ». *Environmental Science & Technology*, vol. 46, p. 13361–13369.
50. CHAMBERS S. M., SHARPLES J. M., CAIRNEY J. W. G., 1998 – Towards a molecular identification of the *Pisonia* mycobiont. *Mycorrhiza*, 7 : 319-321.
51. CHARLOTTE BERTHELOT. PARTICIPATION AU PROJET LORVER et caractérisation de souches fongiques endo-phytes issues de sols pollués aux métaux. Sciences de l'environnement. 2013. fhal-01779199ff
52. CHAICH K, 2018. Diversité des associations Rhizobium-lugumineuses spontanées des régions Saharienne d'Algérie. Thèse de doctorat. UNV KASDI MERBAH-ouargla.alger.
53. CHEN DM, ELLUL S, HERDMAN K, CAIRNEY J .2001. Influence of salinity on biomass production by Australian *Pisolithus* spp. isolates. *Mycorrhiza* 11: 231-236.
54. CHEN Y.L., BRUNDRETT M.C., DELL B. 2000. Effects of ectomycorrhizas and vesicular–arbuscular mycorrhizas, alone or in competition, on root colonization and growth of *Eucalyptus globules* and *E. urophylla*. *New Phytol* 146:545–556.
55. CHEN Y.L., GONG M.Q., XU D.P., ZHONG C.L. ET WANG F.Z. 2000a. Screening and inoculant efficacy of Australian ectomycorrhizal fungi on *Eucalyptus urophylla* in field. *Forest Research*, 13: 569-570.
56. CHILVERS G. A., LAPEYRIE F. F., HORAN D. P.1987. Ectomycorrhizal vs endomycorrhizal fungi within the same root system. *New Phytologist*, 107(2), 441-448.
57. COLPAERT J.V., VAN ASSCHE J.A. 1993. The effects of cadmium on ectomycorrhizal *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist*. Feb 1; 123(2):325-33.
58. COMIFER, 1995. Aide au diagnostic et à la fertilisation phosphatée et potassique des grandes cultures.
59. CONN CH., DIGHTON J.2000. Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biol Biochem* 32:489–496.
60. COOK C., WHICHARD L., TURNER B., WALL M., EGLEY G., 1966. Germination of witch weed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant. *Science* 154: 1189-1190.
61. CORDIER C., POZO M.J., BAREA J.M., GIANINAZZI S. & GIANINAZZI-PEARSON V. 1998. Cell defense responses associated with localized and systemic resistance to *Phytophthora parasitica* induced in tomato by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Molecular Plant- Microbe Interactions*, 11: 1017-1028.
62. COYNE MS. *Microbiologia del suelo : un enfoque exploratorio*. Parninfo, Editorial S. A.; 2000. 416p.
63. DA SILVA GA, LUMINI E, MAIA LC, BONFANTE P, BIANCIOTTO V. 2006. Phylogenetic analysis of Glomeromycota by partial LSU rDNA sequences. *Mycorrhiza* 16: 183-189.
64. DAFT M. J., NICOLSON T. H. 1966. Effect of Endogone mycorrhiza on plant growth. *New Phytologist*, 65, 343.
65. DALPE Y. 2005. Mycorrhizae: a potential tool for plant protection but not a panacea. *Phytoprotection* 86: 53-59.
66. DANIELS BA, SKIPPER HD. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. In *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*. Ed. N. C. Schenck. The American Phytopathological Society :29-36.

67. DANIELS, B., AND TRAPPE J. 1980. Factors affecting spore germination of the VAM fungus *Glomus epigaeus*. *Mycologia*, 72 : 457-471.
68. DAVIES F.T., POTTER J.R., LINDERMAN R.G.1992.Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P concentration-response in gas exchange and water relations. *Physiologia Plantarum*, 87: 45-53.
69. DE BARY A .1879. Die Erscheinung der Symbiose. Trübner: Strassburg.
70. DE CAROLIS E, POSTERARO B, LASS-FLORL C, VELLA A, FLORIO AR, TORELLI R, ET AL. Species identification of *Aspergillus*, *Fusarium* and *Mucorales* with direct surface analysis by matrix assisted laser desorption ionization time-of-flight mass spectrometry. *Clin Microbiol Infect*. 2012 May;18(5):475-84.
71. DEMARS BD, BROENER REJ. 1995. A simple method for observing vam with suggestions for designing class activities.j.of biological education. 29(3). 209-214.
72. DE VALK HA, KLAASSEN CH, MEIS JF. Molecular typing of *Aspergillus* species. *Mycoses*. 2008 Nov;51(6):463-76.
73. DEACON J.W., DONALDSON S.J., LAST F.T. 1983. Sequences interactions of mycorrhizal fungi on birch. In *Tree Root Systems and their Mycorrhizas* (pp. 257-262). Springer Netherlrs.
74. DEARNALEY J, PEROTTO S, SELOSSE M-A .2016. Structure and development of orchid mycorrhizas. In: Martin F (ed) *Molecular Mycorrhizal Symbiosis*, Wiley-Blackwell, pp 63–86.
75. DEBIANE D., GAR9ON G., VERDIN A., FONTAINE J., DURAND R. & SHIRALI P., GRANDMOUGIN-FERJANI A., LOUNES – HADJ SAHRAOUI A. 2009. Mycorrhization alleviates benzo[a]pyrene-induced oxidative stress in an *in vitro* chicory root model. *Phytochemistry* 70: 1421-1427.
76. DEBIANE D., GAR9ON G., VERDIN A., FONTAINE J., DURAND R., GRANDMOUGIN-FERJANI A. & SHIRALI P., LOUNES-HADJ SAHRAOUI A., 2008. *In vitro* evaluation of the oxidative stress and genotoxic potentials of anthracene on mycorrhizal chicory roots. *Environmental and experimental botany*, 64: 120-127.
77. DEHNE H .1982. Interactions between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathology* 72 :111 5-1119.
78. DEMARS B.D. AND R. E.J. BROENER, 1995. A simple method for observing VAM with suggestions for designing class activities. *J. of Biological Education*, 29 (3) : 209-214.
79. DHILLION S.S. 1994. Ectomycorrhizae, Arbuscular mycorrhizae and *Rhizoctonia* sp of Alpine and Boreal salix sp.In *Norway Artic Alp .Res .26.304-307*.
80. DIEM GH, DOMMERGUES Y, DUHOUX E. 1998. Les arbres fixateurs d'azote : Caracteristiques et rôles dans l'aménagement des écosystemes méditerranéens et tropicaux IRD, FAO, CIRAD.
81. DIGHTON J., MASON P. A.1985. Mycorrhizal dynamics during forest tree development. *Developmental biology of higher fungi*, 117-139.
81. DOMINIK T. 1958. Study of mycotrophism of the genus *Populus*. *Pr Inst Bad Leśn* 181:117–172.
82. DOS SANTOS V. L., MUCHOVEG, R. M.,BORGES A. C., NEVES J. C. L., KASUYA M. C. M., 2002 – Vesicular-arbuscular/ectomycorrhiza succession in seedlings of *Eucalyptus* spp.*Brazilian Journal of Microbiology*, 32 :81-86.

- 83.** DOS SANTOS, V. L., MUCHOVEG, R.M., UCHOVEG, R.M., BORGES, A.C., NEVES, J.C.L. KASUYA, M.C.M. 2001. Vesicular-arbuscular/ectomycorrhiza succession in seedlings of *Eucalyptus* spp. *Brazilian Journal of Microbiology*, 32: 81-86.
- 84.** IN DUPONNOIS, R., HAFIDI, M., NDOYE, I., RAMANANKIERANA, H., BA, A. M. 2013. Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires., 511P.
- 85.** DRENOU C., BONNEAU M., CHARNET F., CRUIZIAT P., FROCHOT H., GARBAYE J., GIRARD S., LARRIEU L., LEVY G., MARCAIS MOORE W., ROSSIGNOL J.P. 2006. Les Racines. Face cachée des arbres. Institut Pour le développement forestier CNPPF. 335p.
- 86.** DRIAI, S.2016. Impact des polluants d'origine industrielle sur le développement des champignons mycorrhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. Université BADJI MOKHTAR-ANNABA, 137P.
- 87.** DUCHESNE L. C., PETERSON, R. L., ELLIS, B. E., 1988. Interaction between the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* and *Pinus resinosa* induces resistance to *Fusarium oxysporum*. *Canadian Journal of Botany*, 66(3), 558-562.
- 88.** DUHOUX, E. ET NICOLE, M.2004: Biologie végétale : interactions et associations chez les plantes, édition Dunod.
- 89.** DUPONNOIS R., BÂ A.M., PRIN Y., BAUDOIN E., GALIANA A. AND DREYFUS B. 2008. Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes (LSTM). Campus International de Baillarguet. Montpellier. France.
- 90.** DUPONNOIS, R. & CADET, P. 1994. Interactions of *Meloidogyne javanica* and *Glomus* sp. On growth and N₂ fixation of *Acacia seyal*. *Afro Asian Journal of Namatology*, 4, 228 233.
- 91.** DUPONNOIS, R., FOUNOUNE, H., MASSE, D. & PONTANIER, R. 2005. Inoculation of *Acacia holosericea* with ectomycorrhizal fungi in a semi-arid site in Senegal: growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity after 2 years plantation. *Forest Ecology and Management*, 207: 351-362.
- 92.** DUPONNOIS, R., HAFIDI, M., NDOYE, I., RAMANANKIERANA, H., Bâ, A. M. 2013. Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.
- 93.** DURAND R, FISCHER M, RASCLE C, FVRE M .1995. Neocallimastix frontalis enolase gene, enol: first report of an intron in an anaerobic fungus. *Microbiology* 141 (Pt 6):1301-1308.
- 94.** DURALL D. M., JONES M. D., TINKER P. B. 1994. Allocation of ¹⁴C-carbon in ectomycorrhizal willow. *New phytologist*, 128(1), 109-114.
- 95.** EGERTON-WARBURTON L., ALLEN M. F., 2001 –Endo- and ectomycorrhizas in *Quercus agrifolia* Nee. (Fagaceae): patterns of root colonization and effects on seedling growth. *Mycorrhiza*, 11 :283-290.
- 100.** ESTAUN, M.V.1991. Efecto de las micorrizas vesiculo-arbusculares en las relaciones hidricas y en el crecimiento de plantas sometidas a estres salino. Tesis Doctoral, Universidad de Granada.

- 101.** EYRIE F. F., CHILVERS G. A. 1985. An endomycorrhiza ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth by *Eucalyptusdumosa* seedlings planted in a calcareous soil. *New Phytologist*, 100: 93-104.
- 102.** FAO 2014. Public expenditure. Base de donnees en ligne du programme MAFAP (Monitoring and analyzing food and agricultural policies). <http://www.fao.org/mafap/database/public-expenditure/en/>.
- 103.** FAO 2010. Evaluation des ressources forestières mondiales 2010- *Progrès vers la gestion forestière durable*. Etude FAO: Forêts N°153. Rome, Italie.(Disponible aussi sur www.fao.org/forestry/fra2010/fr/).
- 104.** FERGUSON, B., T. DREISBACH, C. PARKS, G. FILIP AND C. SCHMITT .2003. "Coarse-scale population structure of pathogenic *Armillaria* species in a mixed-conifer forest in the Blue Mountains of northeast Oregon." *Canadian Journal of Forest Research* 33(4): 612-623.
- 105.** FERROL N., GONZALEZ-GUERRERO M., VALDERAS A., BENABDELLAH K. & AZC6N-AGUILAR C. 2009. Survival strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in Cu-polluted environments. *Phytochemistry Reviews* 8: 551-559.
- 106.** FEUILHADE DE CHAUVIN, 2005. New diagnostic techniques, *J. Eur. Acad. Dermatol. Venereol.*, 19(1), 20-24.
- 107.** FIELD KJ, RIMINGTON WR, BIDARTONDO MI, ET AL .2015. First evidence of mutualism between ancient plant lineages (Haplomitriopsida liverworts) and Mucoromycotina fungi and its response to simulated Palaeozoic changes in atmospheric CO₂. *New Phytol* 205:743–756. doi: 10.1111/nph.13024.
- 108.** FILION M, ST-ARNAUD M, FORTIN JA .1999. Direct interaction between the arbuscular mycorrhizaJ fungus *Glomus intraradices* and different rhizosphere microorganisms. *The New Phytologist* 141 (3): 525-533.
- 109.** FINLAY RD. 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *J Exp Bot* 59: 1115-1126.
- 110.** FITTER A. 1991.Implication for functioning under natural conditions. *Experientia* 47. P.350-355.
- 110.** FORTIN J.A., PLENCHETTE C., PICHE Y. 2008.Les Mycorhizes : La Nouvelle, Révolution Verte. Ed. Multimondes. Ed. Quae. 131p.
- 111.** FORTIN JA, PLENCHETTE C, PICHE Y .2015. L'essor de la nouvelle révolution verte. Quae.com. <http://www.quae.com/fr/r4798-les-mycorhizes.html>.
- 112.** FORTIN. A. 2000. Diner botanique Thèse de doctorat. Université Laval, Canada
- 113.** FRANK AB .1877. Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. *Beitr Biol Pflanz* 2: 123–200.
- 113.** FRANK AB .1892a. Die Ernährung der Kiefer durch ihre Mykorhizapilze. *Ber Dtsch Bot Ges* 10: 577– 58.

- 114.** FRANK B. 1885. Über die auf Wurzelymbioseberuhende Ernährungsgewisser Baumedurchunterirdische Pilze. *Berichte der Deutschen Botanischen Gessellschaft* 3: 128–145.
- 115.** GARBAYE J. 1991. Biological interactions in the mycorrhizosphere. *Experientia*, 47(4), 370-375.
- 116.** GARBAYE J. 2013. La symbiose mycorhizienne, une association entre les plantes et les champignons. (Eds) Quae p 41- 280.
- 118.** GARBAYE, J. 2000. The role of ectomycorrhizal symbiosis in the resistance of forests to water stress. *Outlook on Agriculture*, 29: 63-69.
- 119.** GARCIA-ROMERA L, GARCIA-GARRIDO JM, MARTIN J, FRACCHIA S, MUJICA MT, GODEAS A, OCAMPO JA .1998. Intreactions between saprotrophic *Flisarium* strains and arbuscular mycorrhizas of soybean plants. *Symbiosis* 24 :235-246.
- 120.** GARDNER J.H., MALAJCZUK N. 1988. Recolonization of rehabilitated bauxite mine sites in Western Australia by mycorrhizal fungi. *For Ecol Manage* 24:24–42.
- 121.** GAVERIAUX J.P., 2012. Les Glomeromycota – Mycorhizes VAM et Geosophon pyriformis (Kützing) Wettstein, *Bull. Soc. Mycol. Nord Fr.*, n°92, pp. 1-17.
- 122.** GEHRING C.A, MUELLER C., WHITHAM T.G. 2006. Environmental and genetic effects on the formation of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal associations in cottonwoods. *Oecol* 149:158–164.
- 123.** GEHRING C.A., WHITHAM T.G. 2002. Mycorrhizae-herbivore interactions: population and community consequences. In *Mycorrhizal ecology: 295-320*). Springer Berlin Heidelberg.
- 124.** GEISEN R, CANTOR MD, HANSEN TK, HOLZAPFEL WH, JAKOBSEN M. Characterization of *Penicillium roqueforti* strains used as cheese starter cultures by RAPD typing. *Int J Food Microbiol.* 2001 May 10;65(3):183-91.
- 125.** GELPERIN D, HORTON L, BECKMAN J, HENSOLD J, LEMMON SK. Bms1p, a novel GTP binding protein, and the related Tsr1p are required for distinct steps of 40S ribosome biogenesis in yeast. *RNA.* 2001 Sep;7(9):1268-83.
- 126.** GERDEMANN JW, NICOLSON TH. 1963. Spores of mycorrhiza lendogone species extracted form soil by wet sieving and decanting. *Trans. Br.mycol.soc* 46: 235-244.
- 127.** GIANINAZZI-PEARSON V (1996) Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi: getting to the roots of the symbiosis. *Plant Cell* 8: 1871–1883.
- 128.** GIANINAZZI-PEARSON V., 1982. Importance des mycorhizes dans la nutrition et la physiologie des plantes. In *Mycorhizes: biologie et utilisation*. Ed. INRA, les colloques de l'INRA, n013 pp 51-59.
- 129.** GILDON, A., AND TINKER, P. B.1981. A heavy metal tolerant strain of mycorrhizal fungus. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 77 : 648-649.
- 130.** GIOLLANT, M., GUILLOT, J., DAMEZ, M., Didier, P. and DIDIER, E .1993. Characterization of a lectin from *Lactarius diterrimus*. *Plant Physiology* 101, 513-522.
- 131.** GLASS NL, DONALDSON GC. Development of primer sets designed for use with the PCR to amplify conserved genes from filamentous ascomycetes. *Appl Environ Microbiol.* 1995 Apr;61(4):1323-30.
- 132.** GLASS, N. L., C. RASMUSSEN, M. G. ROCA AND N. D. READ .2004. "Hyphal homing, fusion and mycelial interconnectedness." *Trends Microbiol* 12(3): 135-141.

- 133.** GOLLOTTE A, VAN TUINEN D, ATKINSON D. 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising roots of the grass species *Agrostis capillaris* and *Lolium perenne* in a field experiment. *Mycorrhizal* 4: 111-117.
- 134.** GONÇALVES M.T., MARTINS-LOUÇÃO M.A.1996. Mycotrophic conditions of *Populus nigra* P.×*euramericana*. Evolution of endo vs ectomycorrhiza. Evaluation of endo vs ectomycorrhizal. In: Azcón-Aguilar C, Barea JM (eds) *Mycorrhizas in integrated systems from genes to development*. Proceedings of the Fourth European Symposium on Mycorrhizas. ECSC-EC-EAEC, Brussels, 118–120.
- 135.** GRIGORIEV, I. V., D. CULLEN, S. B. GOODWIN, D. HIBBETT, T. W. JEFFRIES, C. P. KUBICEK, C. KUSKE, J. K. MAGNUSON, F. MARTIN AND J. W. SPATAFORA .2011. "Fueling the future with fungal genomics." *Mycology* 2(3): 192-209.
- 136.** GUILLEMIN J.P., GIANNINAZZI S., GIANINAZZI-PEARSON V. AND MARCHAL J., 1995. Influence des endomycorhizes à arbuscules sur la croissance et la nutrition minérale de vitroplants d'Ananas dans un sol à forte salinité. *Fruits*, 50: 333-341.
- 137.** HAGESKAL, G., KNUTSEN, A.K., GAUSTAD, P., DE HOOG, G.S., SKAAR I. 2006, Diversity and Significance of Mold Species in Norwegian Drinking Water, *Appl. Environ. Microbiol.*, 72 (12), 7586-7593.
- 138.** HARCHAOUI C. 2017. la double symbiose mycorrhizienne chez deux espèces forestières, *taxus baccata* l. et *populus nigra* l., situées dans la région de tizi-ouzou (tikjda, akfadou et ait zikki). Thèse de doctorat. Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou. Alger.
- 139.** HARLEY, J.L. AND SMITH, S.E. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*, Academic Press, London, 483.
- 140.** HARRISON A.F. 1987. *Soil organic phosphorus: a review of world literature*. Walingford, CAB International.
- 141.** HART, M.M., READER, R.J. & KLIRONOMOS, J.N.2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 418-423.
- 142.** HASSAN S., MATHESIUS D., 2012. The role of flavonoids in root-rhizosphere signalling: opportunities and challenges for improving plante-microbe interactions. *Journal of experimental botany* 63: 3429-44.
- 143.** HAUSSE B., FESTER T. 2005. Molecular and cell biology of arbuscular, mycorrhizal symbiosis. *Planta*, 221: 184-196.
- 145.** HEALY, M., REECE, K., WALTON, D., HUONG, J., FRYE S., RAAD, II., KONTOYIANNIS, D.P.2005, Use of the DiversiLab System for Species and Strain Differentiation of *Fusarium* Species Isolates, *J. Clin. Microbiol.*, 43 (10), 5278-5280.
- 146.** HEDH J., SAMSON P., ERLAND S., TUNLID A., 2008 – Multiple gene genealogies and species recognition in the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *Mycological Research*, 112 :965-975.
- 147.** HEPPEL, C.M. 1984. Isolation and culture of VAM fungi. In : VA mycorrhiza Powell C. LL., Bagyaraj D.J., eds. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA : 95-112.

- 148.** HERMET A, MEHEUST D, MOUNIER J, BARBIER G, JANY JL. Molecular systematics in the genus *Mucor* with special regards to species encountered in cheese. *Fungal Biol.* 2012 Jun;116(6):692-705.
- 149.** HIBBETT DS, BINDER M, BISCHOFF JF, *ET AL.* 2007 A higher-level phylogenetic classification of the *Fungi*. *Mycological Research* 111: 509-547. DOI: 10.1016/j.mycres.2007.03.004.
- 150.** HIBBETT DS, NILSSON RH, SNYDER M, FONSECA M, COSTANZO J, SHONFELD M. Automated phylogenetic taxonomy: an example in the homobasidiomycetes (mushroom-forming fungi). *Syst Biol.* 2005 Aug;54(4):660-8.
- HINRIKSON. H., HURST. S.F. LOTT. T.I., WARNOCK. D.W., MORRISON. C.I., 2005. **151.** Assessment of ribosomal large-subunit D1-D. internal transcribed spacer 1. And internal transcribed spacer 2 regions as targets for molecular identification of medically important *Aspergillus* species. *Journal of clinical Microbiology* 43:2092-2103.
- 152.** HORAN DP, CHILVERS GA, LAPEYRIE F .1988. Time sequence of the infection process in eucalypt mycorrhiza. *New Phytologist* 109 : 451-458.
- 153.** IN DUPONNOIS, R., HAFIDI, M., NDOYE, I., RAMANANKIERANA, H., BA, A. M. 2013. Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.
- 154.** INGLEBY K., FAHMER A., WILSON J., NEWTON A. C., MASON P. A., & SMITH R.1., 2001. Interactions between mycorrhizal colonisation, nodulation and growth of
- 155.** INVAM (International culture collection of VA Mycorrhizal fungi); Téléchargé en 2009. <http://www.invam.caf.wvu.edu>.
- 156.** JAKOBSEN I, ABBOTT LK, ROBSON AD .1992. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. *New Phytol* 120: 371–380.
- 157.** JAKOBSEN I, ROSENDAHL L .1990. Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytol* 115: 77–83.
- 158.** JAMES TY, KAUFF F, SCHOCH C, *ET AL.* 2006. Reconstructing the early evolution of the fungi using a six gene phylogeny. *Nature* 443:818-822. DOI: 10.1038/nature05110.
- 159.** JANOS, D.P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 12: 56-64.
- 160.** JANSA J, BUKOVSK P, GRYNDLER M. 2013. mycorrhizal hyphae as ecological niche for highly specialized hypersymbionts-or just soil free-arides, fron.
- 161.** JI B, GEHRING CA, WILSON GWT, MILLER RM, *ET AL.* .2013. Patterns of diversity and adaptation in Glomeromycota from three prairie grasslands. *Mol Ecol* 22: 2573–2587.
- 162.** JIN, J., LEE Y.K., WICKES B.L., 2004, NOTES Simple Chemical Extraction Method for DNA Isolation from *Aspergillus fumigatus* and Other *Aspergillus* Species, *J. Clin. Microbiol.*, 42 (9), 4293-4296.
- 163.** JOHNSON N, ZAK D, TILMAN D, PFLEGERF. 1991. Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. *Oecologia* 86(3): 349-358.

- 164.** JONER, E.J. & LEYVAL, C. 2003. Rhizosphere gradients of polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) dissipation in two industrial soils and the impact of arbuscular mycorrhiza. *Environmental Science & Technology*, 37: 2371-2375.
- 165.** JONES M. D., DURALL, D. M., TINKER P. B. 1991. Fluxes of carbon and phosphorus between symbionts in willow ectomycorrhizas and their changes with time. *New Phytologist*, 119(1): 99-106.
- 166.** JONGMANS AG, VAN BREEMEN N, LUNDSTRÖM U, VAN HEES PAW, FINLAY RD, SRINIVASAN M, ET AL. 1997. Rock-eating fungi. *Nature* 389: 682–683.
- 167.** JUNGK A, CLAASSEN N. 1989. Availability in soil and acquisition by plants as the basis for phosphorus and potassium supply to plants. *Z Pflanzenernähr Bodenkd* 152: 151–157.
- 167.** JUNIPER, S., AND ABBOTT, L. 1993. VAM and soil salinity. *Mycorrhiza*, 4: 45-57.
KARAFFA L, SANDOR E, FEKETE E, SZENTIRMAI A. The biochemistry of citric acid accumulation by *Aspergillus niger*. *Acta Microbiol Immunol Hung.* 2001;48(3-4):429-40.
- 168.** KARANDASHOV V. ET BUCHER M., 2005. Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Plant Science*, 10, n°1 pp.22-29.
- 169.** KEARSEY SE, LABIB K. MCM proteins: evolution, properties, and role in DNA replication. *Biochim Biophys Acta*. 1998 Jun 16;1398(2):113-36.
- 170.** KEELING PJ, LEANDER BS, SIMPSON A .2009. Eukaryotes. *Eukaryota*, Organisms with nucleated cells. Version 28 October 2009. <http://tolweborg/Eukaryotes/3/20091028>. The Tree of Life Web Project, <http://tolweborg/>..
- 171.** Kernaghan G, Hambling B, Fung MYP, Khasa DP (2002) In vitro selection of boreal ectomycorrhizal fungi for use in reclamation of saline-alkaline habitats. *Restoration Ecology* 10: 1-9.
- 172.** KERRY BR .2000. Rhizosphere interactions and the exploitation of microbial agents for the biological control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology* 38: 423-441. DOI: 10.1146/annurev.phyto.38.1.423.
- 173.** KERMANI I. 2013. Mycorrhization contrôlée d'une Cistacée pérenne par les truffes en conditions gnotoxéniques et essai de transplantation sur le terrain. Magister. UNV d'Oran ES-senia. Alger.
- 174.** KEYMER A, PIMPRIKAR P, WEWER V, ET AL .2017. Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. *eLife Sciences* 6:e29107. doi: 10.7554/eLife.29107.
- 175.** KHALVATI M.A., HU Y., MOZAFAR A. & SCHMIDHALTER U., 2008. Quantification of water uptake by arbuscular mycorrhizal hyphae and its significance for leaf growth, water relations, and gas exchange of barley subjected to drought stress. *Plant Biology*, 7: 706-712.
- 176.** KLIRONOMOS, J.N., MOUTOGLIS, P., KENDRICK, B.W. AND WIDDEN P. 1993. A comparison of spatial heterogeneity of VAM fungi in two maple-forest soils. *Can J. Bot.*, 71: 1472-1480.
- 177.** KOHLER A, KUO A, NAGY LG, MORIN E, BARRY KW, BUSCOT F, et al. (2015) Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nat Genet* 47: 410–415.

- 178.** KOSKE R.E., GEMMA J.N. 1997. Mycorrhizae and succession in plantings of beachgrass in sand dunes. *American Journal of Botany*, 84 (1): 118-130.
- 179.** KOSKE, R., BONIN C., KELLY, J., AND MARTINEZ C. 1996. Effects of sea water on spore germination of a sand-dune-inhabiting arbuscular mycorrhizal fungus. *Mycologia*, 88 (6) : 947-950.
- 180.** KRETZER A., LI Y. N., SZARO T., BRUNS T. D., 1996 – Internal transcribed spacer sequences from 38 recognized species of *Suillus* sensu lato: phylogenetic and taxonomic implications. *Mycologia*, 88 : 776-785.
- 181.** KRISTENSEN R, TORP M, KOSIAK B, HOLST-JENSEN A. Phylogeny and toxigenic potential is correlated in *Fusarium* species as revealed by partial translation elongation factor 1 alpha gene sequences. *Mycol Res.* 2005 Feb;109(Pt 2):173-86.
- 182.** KUMAR, P., D. M. BARRETT, M. J. DELWICHE AND P. STROEVE .2009. "Methods for pretreatment of lignocellulosic biomass for efficient hydrolysis and biofuel production." *Industrial & Engineering Chemistry Research* 48(8): 3713-3729.
- 183.** LACHANCE, 2012. Les Mycorhizes en étroite relation avec les racines des plantes. Cultures en santé supérieure.
- 184.** LALITHA M, ANIL KUMAR KS, DHARUMARAJAN S, ET AL .2017 Role of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae in Mobilization of Soil Phosphorus. In: Meena VS, Mishra PK, Bisht JK, Pattanayak A (eds) *Agriculturally Important Microbes for Sustainable Agriculture*. Springer Singapore, Singapore, pp 317–331.
- 185.** LALLEMEND, F, 2018. Evolution des interactions mycorrhiziennes et de la mycohétérotrophie chez les orchidées. Thèse de doctora. Ecole doctorale sciences de la nature et de l’homme-ed 227,p.20-21.
- 186.** LAMBERS, H., RAVEN, J.A., SHAVER, G.R. & SMITH, S.E. 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 95-103.
- 187.** LAPEYRIE F. F., CHILVERS G. A. 1985. An endomycorrhiza ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth by *Eucalyptus dumosa* seedlings planted in a calcareous soil. *New Phytologist*, 100: 93-104.
- 189.** LAPEYRIE F., CHILVERS G. A., BHEM C. A. 1987. Oxalic acid synthesis by the mycorrhizal fungus *Paxillus involutus* (Batsch. ex Fr.) Fr. *New Phytologist*, 106: 139-146.
- 190.** LAST F. T., MASON P. A., WILSON J., DEACON J. W. 1983. Fine roots and sheathing mycorrhizas: their formation, function and dynamics. *Plant and Soil* 71: 9–21.
- 191.** LEAKE JR, JOHNSON D, DONNELLY DP, MUCKLE GE, BODDY L, READ DJ .2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Can J Bot* 82: 1016–1045.
- 192.** LECCELLIER A. 2013. Caractérisation et identification des champignons filamenteux par spectroscopie vibrationnelle. Thèse de doctorat; univ Reims champagne-ardenne. France.194p.

- 193.** LEE C.S., LEE Y.J. & JENN Y.C. 2005. Observations of infection structures on the leaves of cucumber plants pre-treated with arbuscular mycorrhiza *Glomus intraradices* after challenge inoculation with *Colletotrichum orbiculare*. *Plant pathology journal*, 21: 237-243.
- 194.** LEYVAL C. 2005. Effect of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on heavy metal and radionucleid transfer to plants. Dans: Huang P.M. & Gobran G.R (eds) Biogeochemistry of trace elements in the rhizosphere. Elsevier, pp 419-429.
- 195.** LEYVAL, C. & JONER, E.J. (2001). Bioavailability of heavy metals in the mycorrhizosphere. in: Trace elements in the rhizosphere. CRC Press. pp 165-185.
- 200.** LI X-L, GEORGE E, MARSCHNER H .1991. Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant Soil* 136: 41– 48.
- 201.** LINDAHL BD, TUNLID A .2015. Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytol* 205: 1443–1447.
- 202.** LINDERMAN R. G. 1988. VA (vesicular-arbuscular) mycorrhizal symbiosis. *ISI atlas of science: Animal and plant sciences (USA)*.
- 203.** LIU RJ .1995. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on verticillium wilt of cotton. *Mycorrhiza* 5 : 293 -297.
- 204.** LODGE D.J. 1989. the influence of soil moisture and flooding on formation of VA-endo-and ectomycorrhizae in *Populus* and *Salix*. *Plant Soil* 117:243–253.
- 205.** LODGE D.J. 1986. Effects of soil moisture, drainage and micribial interactions on formation of endo-and ectomycorrhizae in eastern cottonwood. *Phytopathology* 76, 1110.
- 206.** LODGE D.J., WENTWORTH TH.R. 1990.Negative associations among VA mycorrhizal fungi and some ectomycorrhizal fungi inhabiting the same root system. *OIKOS*. 57:347-356.
- 207.** LV XC, HUANG ZQ, ZHANG W, RAO PF, NI L. Identification and characterization of filamentous fungi isolated from fermentation starters for Hong Qu glutinous rice wine brewing. *J Gen Appl Microbiol*. 2012;58(1):33-42.
- 208.** MA, Y, M.N.V. PRASAD, M. RAJKUMAR *ET AL.*, 2011. « Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils ». *Biotechnology Advances*, vol. 29, p. 248-258.
- 209.** MAATHUIS F.J.M. 2009. Physiological functions of mineral macronutrients. *Current opinion in plant*, 12: 250-258.
- 210.** MAEDA M., 1954. The meaning of mycorrhiza in regard to systematic botany. *Kumamoto Journal of Science Ser. B.*, 3, 57–84.
- 211.** MALAISSE F., 1973. L'homme dans la forêt clair zambézienne. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). *African Economic history*, N° 7 pp 38- 64.
- 212.** MARKS .1965. Marks, G.C., Foster, R.C., 1967. Succession of mycorrhizal associations on individual roots of radiata pine. *Australian Forestry*, 31(3), 193-201.
- 213.** MARSCHNER H, DELL B .1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 159: 89–102.

- 214.** MARTIN BD, SCHWAB E .2012. Current Usage of Symbiosis and Associated Terminology. *International Journal of Biology* 5:32 . doi: 10.5539/ijb.v5n1p32.
- 215.** MARTIN F, DUPLESSIS S, DITENGOU F, LAGRANGE H, VOIBLET C, LAPEYRIE F .2001. Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signais and communication genes. *New Phytologist* 151 (1) : 145-154.
- 216.** MARTIN F, KOHLER A, MURAT C, VENEULT-FOURREY C, HIBBETT DS .2016. Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nat Rev Microbiol* 14: 760–773.
- 217.** MARVIN LF, ROBERTS MA, FAY LB. Matrix-assisted laser desorption/ionization time-of flight mass spectrometry in clinical chemistry. *Clin Chim Acta.* 2003 Nov;337(1-2):11-21. Références bibliographiques 176.
- 218.** MARX D.H., 1973. Mycorrhizae and feeder root diseases. In: *Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology* (eds G.C. Marks and T.T, Kozlowski). Academic Press, New York, USA. pp. 351-382.
- 219.** MASON, P.A., WILSON, J., LAST, F.T., WALKER, C. 1983. The concept of succession in relation to the spread of sheathing mycorrhizal fungi on inoculated tree seedlings growing in unsterile soils. In *Tree Root Systems and their Mycorrhizas*. Springer Netherlands. 247-256.
- 220.** MASSICOTTE H. B., MOLINA R., LUOMA D. L., SMITH J. E., 1994 – Biology of the ectomycor-rhizal genus *Rhizopogon*. II. Patterns of host-fungus specificity following spore inoculation of diverse hosts grown in mono- and dualcultures. *New Phytologist*, 126 : 677-690.
- 220.** MASSICOTTE H.B., PETERSON R.L. & ASHFORD A.E. 1987. Ontogeny of *Eucalyptus pilularis*-*Pisoli*-*thus tinctorius* ectomycorrhizae. I. Light micro-scropy and scanning electron microscopy. *Can.J. Bot.* 65, 1927-1939.
- 221.** MATSUBARA Y., TAMURA H. & HARADA T. 1995. Growth enhancement and *Verticillium* wilt control by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus inoculation in eggplant. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 64: 555-561.
- 222.** MEHARG, A.A. 2003. Variation in arsenic accumulation-hyperaccumulation in ferns and their allies *New Phytol.*, 157, pp. 29-43.
- 223.** MENGE, J.A. 1982. Effect of soil fumigant and fungicides on vesicular-arbuscular fungi. *Phytopathology*, 72 : 125-1182.
- 224.** MILLEN, M.C., JUNIPER S., AND ABBOTT L., 1998. Inhibition of hyphal growth of VAM containing sodium chloride of infection from fungus in soils limits the spread spores. *Soil Biol. Biochem.*, 30 (13): 1639-1646.
- 225.** MILLER, R.M. AND J.D. JASTROW, 1992. The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. In: Bethlenfalvay, G.J. and R.G. Linderman (Eds) *Mycorrhizae in sustainable agriculture*, ASA Special Publication Number 54, Madisom, Wisconsin, pp 29-44.
- 226.** MOHAMMADI K, KHALESRO S, SOHRABI Y, HEIDARI G .2011. A Review: Beneficial Effects of the Mycorrhizal Fungi for Plant Growth.

- 227.** MOLINA R., TRAPPE J.-M., 1994 – Biology of the ectomycorrhizal genus *Rhizopogon*. I. Host associations, host-specificity and pure culture syntheses. *New Phytologist*, 126 : 653-675.
- 228.** MOSSE B. 1957. Observations on the extra-matrical mycelium of a vesicular-arbuscular endophyte. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 42: 439-448.
- 229.** MOUSAIN D. 1989. Etude de la nutrition phosphatée de symbiotes ectomycorhiziens. Thèse de Doctorat d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- 300.** MULLEN RB, SCHMIDT SK, JAEGER CH, 1998. Nitrogen uptake during snow melt by the snow buttercup, *Ranunculus adoneus*. *Arctic and Alpine Research* 30: 121–125.
- 301.** MULLIS K.B. ET FALOONA F.A. 1987. Specific synthesis of DNA in vitro via a Polymerase-catalized chain reaction. *Methods Enzymol.* 155:335-350.
- 302.** MUNNS D.N., HOHENBER J.S., RICHETTI T.L., LAUTER D.J., 1981. Soil acidity tolerance of symbiotic and nitrogen fertilized soybeans. *Agron. J.* 73: 407 - 410.
- 303.** NADJI W. 2017. Effet de l'inoculation des céréales par les PGPR et les mycorhizes en condition de déficit hydrique. Thèse de doctorat. Université des Frères Mentouri Constantine. Alger.
- 304.** NAGAE M, PARNISKE M, KAWAGUCHI M, TAKEDA N .2016. The relationship between thiamine and two symbioses: root nodule symbiosis and arbuscular mycorrhiza. *Plant Signal Behav* 11: e1265723.
- 305.** NDONDA MALONDA. A .2018. Evaluations agronomiques des champignons mycorhiziens locaux sur la productivité du manioc (*manihot esculenta crantz*) en sols dégradés des jachères herbeuses à kisangani/ r.d congo. thèse de doctorat; université de kisangani,congo. 209p.
- 306.** NEVILLE J., TESSIER J. L., MORRISON I., SCARRATT J., CANNING B., KLIRONOMOS J. N. 2002. Soil depth distribution of ecto-and arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Populus tremuloides* within a 3-year-old boreal forest clear-cut. *Applied Soil Ecology*, 19(3), 209-216.
- 307.** NEWMAN, E. I., & REDDELL, P. 1987. The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. *New Phytologist*, 106(4), 745-751.
- 308.** NEWMAN, E. I., DEVOY, C. L. N., EASEN, N. J., & FOWLES, K. J. 1994. Plant species that can be linked by VA mycorrhizal fungi. *New phytologist*, 126(4), 691-693.
- 309.** NEWSHAM K-K, UPSON R, READ D-J. 2009. Mycorrhizas and dark septate root endophytes in polar regions. *Fungal Ecol* 2, 10-20.
- 310.** NAVRATIL S. 1988. *The state of the art in mycorrhizal research in Alberta and Saskatchewan*. In Proceedings of the Canadian Workshop on Mycorrhizae in Forestry, May 1-4, 1988. M. Lalonde & Y. Piché (Ed). Centre de recherche en biologie forestière, Faculté de foresterie et géodésie, Université Laval, Ste-Foy, Qc.
- 311.** NORMAN MJT, PEARSON CJ, SEARLE PGE. 1995. *The Ecology of Tropical Food Crops*. Cambridge University Press, Cambridge: 436.
- 312.** NORMAND AC, CASSAGNE C, RANQUE S, L'OLLIVIER C, FOURQUET P, ROESEMS S, ET AL. Assessment of various parameters to improve MALDI-TOF MS reference spectra libraries constructed for the routine identification of filamentous fungi. *BMC Microbiol.* 2013;13:76.

- 313.** NGUYEN C., YAN W., LE TACON F., LAPEYRIE F. 1992. Genetic variability of phosphate solubilizing activity by monocaryotic and dicaryotic mycelia of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria Bicolor* (Maire) Pd Orton. *Plant Soil*, 143, 193-199.
- 314.** O'DONNELL K, KISTLER HC, CIGELNIK E, PLOETZ RC. Multiple evolutionary origins of the fungus causing Panama disease of banana: concordant evidence from nuclear and mitochondrial gene genealogies. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1998 Mar 3;95(5):2044-9.
- 315.** PAMISKE M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews: Microbiology* 6: 763-775.
- 316.** PAUL E.A., CLARK F.E. 1996. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, San Diego.
- 317.** PERRONE G, SUSCA A, EPIFANI F, MULE G. AFLP characterization of Southern Europe population of *Aspergillus Section Nigri* from grapes. *Int J Food Microbiol*. 2006 Sep 1; 111 Suppl 1:S22-7.
- 318.** PERRY P.D., MOLINA R. & AMARANTHUS M.P. 1987. Mycorrhizae, mycorrhizospheres and reforestation. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 929-940.
- 319.** PETERSON R.L, HOWARTH M.J, WHITTIER D.P. 1981. Interactions between a fungal Endophyte and gametophyte cells in *Psilotum nudum*. *Canadian Journal of Botany* 59; 711-720.
- 320.** PETERSON, R. L., MASSICOTTE, H. B., MELVILLE, L. H. 2004. *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173P.
- 321.** PETERSON, R.L. 1992. Adaptations of root structure in relation to biotic and abiotic factors. *Can. J. Bot.* 70: 661-675.
- 322.** PEYRET-GUZZON M, .2014..études moléculaires de la diversité des communautés et population de champignons mycorhizeiens à arbuscules (*Glomeromycota*). Thèse de doctorat. Université de Bourgogne. France.
- 323.** PHILLIPS JM., HAYMAN DS., 1970. Improved procedures for clearing and staining parasitic and esicular±arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*.
- 324.** PLASSARD C., ROBIN A., LE CADRE E., MARSDEN C., TRAP J., HERRMANN L., WAITHAISONG K., LESUEUR D., BLANCHART E., CHAPUIS-LARDY L., HINSINGER P., 2015. Améliorer la biodisponibilité du phosphore : comment valoriser les compétences des plantes et les mécanismes biologiques du sol, *Innovations Agronomiques*, 43, pp. 115-138.
- 325.** PLENCHETTE C, PRIN Y, DUPONNOIS R, THIAO M, SYLLA S, DREYFUS B, BÂ AM .2006. The pathogen protection by arbuscular mycorrhizas: a role for fungal diversity, *Pedologia* 53: 197- 201.
- 326.** PLENCHETTE C., 1982. Les endomycorhizes à vésicules et arbuscules (VA) ; un potentiel à exploiter en agriculture. *Phytorotection* 63 (2) : 86-108.
- 327.** PLENCHETTE, C. 1991. Utilisation des mycorhizes en agriculture et horticulture, in Strullu, 1991, les mycorhizes des arbres et plantes cultivées : 166-169.

- 328.** PLENCHETTE, C., AND CORPRON, I. 1987. Influence of PK fertilisation on VA mycorrhizal fungi population. In : Mycorrhizae in the next decade, Sylvia D.M., Hung L.L., Graham J.H. eds. University of Florida, Gainesville, USA, 35.
- 329.** PLENCHETTE C.1982 les endomycorhizes à vésicules et arbuscules (va). Un potetiel à exploiter en agriculture. *Phytoprotection*.63, 86-108.
- 400.** PLETT JM, DAGUERRE Y, WITTULSKY S, VAYSSIERES A, DEVEAU A, MELTON SJ, ET AL. 2014. Effector MiSSP7 of the mutualistic fungus *Laccaria bicolor* stabilizes the *Populus JAZ6* protein and represses jasmonic acid (JA) responsive genes. *PNAS* 111: 8299–8304.
- 401.** POCOCK K., DUCKETT J.G. 1984. A comparative ultrastructural analysis of the fungal endophytes in *Cryptothallus mirabilis* Hulm. and other British thalloid hepatics. *Journal of Bryology* 13, 227–233.
- 402.** POCOCK K., DUCKETT J.G.1985. On the occurrence of the branched and swollen rhizoids in Britisg hepatics: their relationships with the substratum and association with fungi. *New Phytol.* 99: 281-304.
- 403.** PORCEL R., AROCA R. & RUIZ-LOZANO J.M. 2012. Salinity stress alleviation usmg arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 181-200.
- 404.** POZO M.J., CORDIER C., DUMAS-GAUDOT E., GIANINAZZI S., BAREA J.M. & AZCON-AGUILAR C. 2002. Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on defence responses to *Phytophthora* infection in tomato plants. *Journal of experimental botany*, 53: 525-534.
- 405.** READ D. J., KIANMEHR H., MALIBARI, A. 1977. The biology of mycorrhiza in *Helianthemum* Mill. *New Phytologist*, 78(2), 305-312.
- 406.** REDECKER D, KODNER R, GRAHAM LE (2000a) Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289:1920–1921.
- 407.** REEVES, F.B., WAGNER, D., MOORMAN, T. & KIEL, J. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid Est. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. Natural environments. *American Journal of Botany*, 66: 6-13.
- 408.** RODRIGUEZ RJ, REDMAN RS .1997. Fungal Life-Styles and Ecosystem Dynamics: Biological Aspects of Plant Pathogens, Plant Endophytes and Saprophytes. In: Andrews JH, Tommerup IC, Callow JA (eds) *Advances in Botanical Research*. Academic Press, pp 169–193.
- 409.** ROSADO S.C.S., KROPP B.R. & Y. PICHÉ. 1994. Genetics of ectomycorrhizal symbiosis. II. Fungal variability and heritability of ectomycorrhizal traits. *New Phytologist* 126: 111-117.
- 410.** SAMSON RA, SEIFERT KA, KUIJPERS AFA, HOUBRAKEN J, FRISVAD JC. Phylogenetic analysis of *Penicillium* subgenus *Penicillium* using partial P-tubulin sequences. *Studies in Mycology*. 2004(49):175-200.
- 411.** SANON K. B., BÂ A. M., DELARUELLE C., DUPONNOIS R., MARTIN F., 2009 Morphological and molecular analyses in *Scleroderma* species associated with some

Caesalpiniaceae, Dipterocarpaceae and Phyllanthaceae trees in southern Burkina Faso. *Mycorrhiza*, 19: 571-584.

- 412.** SCHMITT I, CRESPO A, DIVAKAR PK, FANKHAUSER JD, HERMAN-SACKETT E, KALB K, ET AL. New primers for promising single-copy genes in fungal phylogenetics and systematics. *Persoonia*. 2009 Dec; 23:35-40.
- 413.** SCHTIEPP H., DEHN B., STICHER H .1987. Interaktionen zwischen VA-Mykorrhiza und Schwermetallbelastungen. *Angew. Bot.* 61- 85-96.
- 414.** SELOSSE M.-A., RICHARD F., HE X., SIMARD S. W., 2006 – Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses, *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 621-628.
- 415.** SELOSSE M-A .2017. Jamais seul. Ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations, Actes Sud.
- 416.** SIASOU E., STANDING D., KILLHAM K. & JOHNSON D. 2009. Mycorrhizal fungi increase biocontrol potential of *Pseudomonas fluorescens*. *Soil biology & biochemistry*, 41: 1341-1343.
- 417.** SIEVERDING E., 1988. Effect of soil temperature on performance of different VA mycorrhizal isolates with cassava. *Angewandte botanik*. Vol 62 n05-6: 295 - 3006.
- 418.** SIMARD, S.W. & DURALL, D.M. 2004. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany*, 82: 1140-1165.
- 419.** SIMON L, LALONDE M, BRUNS TD. 1992. Specific amplification of 18S fungal ribosomal genes from vesicular-arbuscular endomycorrhizal fungi colonizing roots. *Applied and Environmental Microbiology* 58: 291-295.
- 420.** SIRRENBERG A, SALZER P, HAGER A .1995. Induction of mycorrhiza-like structures and defence reactions in dual cultures of Spruce callus and ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 130: 179-156.
- 421.** SIRRENBERG A, SALZER P, HAGER A .1995. Induction of mycorrhiza-like structures and defence reactions in dual cultures of Spruce callus and ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 130: 179-156.
- 422.** SMITH SE., GIANINAZZI-PEARSON V, 1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Annu rev plant physiol plant mol bio*, 39, 221-244.
- 423.** SMITH S.E. AND GIANNINAZZI-PEARSON V., 1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 39: 221-244.
- 425.** SMITH S.E., READ D.J., 1997. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press. San Diego, USA.
- 426.** SMITH, S., & READ, D. 2008. Colonization of roots and anatomy of arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press: London*, 42-90.
- 427.** SOW H. A., DIOP T. A., NDIAYE F. MANGA A.G.B. & DIALLO A., 2008. Influence de la mycorrhization arbusculaire sur la culture intensive de l'ignon (*A/lium ceps L.*) au senegal. *Journal des sciences*. Vol.8, N°1:1-6.

- 428.** SPATAFORA JW, AIME MC, GRIGORIEV IV, ET AL. 2017. The Fungal Tree of Life: from Molecular Systematics to Genome-Scale Phylogenies. *Microbiol Spectr* 5. doi: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0053-2016.
- 429.** SPATAFORA JW, CHANG Y, BENNY GL, ET AL. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia* 108:1028–1046. doi: 10.3852/16-042.
- 430.** ST-ARNAUD, M., HAMEL, C., VIMARD, B., CARON, M. & FORTIN, J.A. 1997. Inhibition of *Fusarium oxysporum* f.sp. *dianthi* in the non-VAM species *Dianthus caryophyllus* by co-culture with *Tagetes patula* companion plants colonized by *Glomus intraradices*. *Canadian Journal of Botany*, 75: 998-1005.
- 431.** STENSTRÖM E., DAMM E., UNESTAM, T., 1997. Le rôle des mycorhizes dans la protection des arbres forestiers contre les agents pathogènes du sol. *Revue forestière française*, 49, 121-128.
- 432.** STEVENIN A., 2011. Symbiose mycorhizienne : développement de nouvelles méthodes pour la synthèse de glycoconjugués bioactifs. Thèse, Université Paris Sud - Paris XI, 329 p. [Archives ouvertes HAL].
- 433.** STRULLU D.G., 1991. Les relations entre les plantes et les champignons. In : Les ectomycorhizes des arbres et plantes cultivées. 3ème édition. Lavoisier.
- 434.** STRULLU D.G. 1986. — Vers un modèle unifié de fonctionnement des symbioses ectomycorhiziennes. — *Physiol. vég.*, vol. 24, 1986, pp. 219-225.
- 435.** T.J., Eds, PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications, Academic, San Diego, pp. 315-322.
- 436.** TABUC, C. 2007. Flore fongique de différents substrats et conditions optimales de production des mycotoxines. Thèse présentée pour obtenir le titre de docteur de l'institut national polytechnique de Toulouse et de l'université de Bucarest .Spécialité : pathologie, mycologie, génétique et nutrition.190p.
- 437.** TAMURA K, PETERSON D, PETERSON N, STECHER G, NEI M, KUMAR S. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol Biol Evol.* 2011 Oct;28(10):2731-9.
- 438.** TAYLOR D. L., BRUNST. D., 1997 – « Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two non-photosynthetic orchids ». In : USA, Proceedings of National Academic Sciences, 94 :4510-4515.
- 439.** TAYLOR, A. F. S. ALEXANDER, I. 2005. The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist*, 19: 102-112. In Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013). Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.
- 440.** TEDERSOO L., SUVI T., JAORUS T., OSTONEN I., POLME S., 2009 – Revisiting ectomycorrhizal fungi of the genus *Alnus*: differential host specificity, diversity and determinants of the fungal community. *New Phytologist*, 182 : 727-735.
- 441.** TEDERSOO, L., MAY, T.W. SMITH, M.E. 2010. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20: 217-263.

- 442.** TERRA MF, PRADO G, PEREIRA GE, EMATNE HJ, BATISTA LR. Detection of ochratoxin A in tropical wine and grape juice from Brazil. *J Sci Food Agric*. 2012 Mar 15;93(4):890-4.
- 443.** THEODOR HARTIG .1840. extrait du livre Biographien bedeutender hessischer Forstleute , Wiesbaden und Frankfurt am Main, p. 271.
- 444.** TRAPPE J.M. 1977. Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation nurseries. *Annual Review of Phytopathology* 15: 203-222.
- 445.** TRAPPE J.M. 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In: Safir GR (ed) *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*.CRC Press, Boca Raton, Florida. 5-25.
- 446.** TRAPPE J.-M., 1962 – Fungus associates of ectotrophic mycorrhiza. *Botanical Review*, 28:538-606.
- 447.** TRAPPE, J.M., MOLINA, R. AND CASTELLANO M. 1984. Reactions of mycorrhizal fungi and mycorrhiza formation to pesticides. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 22 : 331–359.
- 448.** TRUSZKOWSKA W. 1953. Mycotrophy of *Alneta* in the Białowieża National Park and in Domaszyn near Wrocław. *Acta Soc Bot Pol* 22:737–752. Université Cadi Ayyad, 112 p.
- 449.** URTY P-E, BUEE M, DIEDHIOU AG, FREY-KLETT P, LE TACON F, RINEAU F, ET AL. 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biol Biochem* 42: 679–698.
- 450.** VALADARES RBS, PEROTTO S, SANTOS EC, LAMBAIS MR .2014. Proteome changes in *Oncidium sphacelatum* (Orchidaceae) at different trophic stages of symbiotic germination. *Mycorrhiza* 24: 349–360.
- 451.** VAN DER HEIJDEN E.W. 2000. Mycorrhizal symbiosis of *Salix repens*: diversity and functional significance. PhD thesis, Wageningen University, The Netherlands.
- 452.** VAN DER HEIJDEN E.W., VOSATKA M. 1999. A mycorrhizal association of *Salix repens* L. Communities in succession of dune ecosystems. II. Mycorrhizal dynamics and interactions of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany* 77 12, 1833–1841.
- 453.** VAN DER HEIJDEN MGA, BOLLER T, WIEMKEN A ET SANDERS IR .1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, 79, 2082-2091.
- 454.** VAN DER HEIJDEN MGA, MARTIN FM, SELOSSE MA, SANDERS IR .2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future *New Phytologist* 205: 1406-1423.
- 455.** VAN DER HEIJDEN MGA, BARDGETT RD, VAN STRAALLEN NM.(2008). The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecol Lett* 11: 296–310.

- 456.** VAN DER HEIJDEN, M.G.A., KLIRONOMOS, J.N., URSIC, M., MOUTOGLIS, P., STREITWOLF-ENGEL, R., BOLIER, T., WIEMKEN, A. & SANDERS, I.R.1998b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396 : 69-72.
- 457.** VEGA, K. AND M. KALKUM. 2012. "Chitin, Chitinase Responses, and Invasive Fungal Infections." *International Journal of Microbiology*.
- 458.** VERMA S, VARMA A, REXER KH, HASSEL A, KOST G, ET AL. 1998. *Piriformospora indica*, gen. et sp. nov., a new root-colonizing fungus. *Mycologia* 90: 896–903.
- 459.** VERSCHEURE, M., LOGNAY, G., MARLIER, M. 2002. Revue bibliographique: les méthodes chimiques d'identification et de classification des champignons. *Biotechnol Agron Soc Environ* 6, 131–142.
- 460.** VOLPIN H, PHILLIPS DA, OKON Y, KAPULNIK Y .1995. Suppression of an isoflavonoid phytoalexin defense response in mycorrhizal alfalfa roots. *Plant Physiol* 108: 1449–1454.
- 461.** WAGNER, B. M., COMPAS, B. E., & HOWELL, D. C. 1988. Daily and major events: A test of an integrative model of psychosocial stress. *American Journal of Community Psychology*, 16(2), 189-205.
- 462.** WEHNER J., ANTUNES P.M., POWELL J.R., MAZUKATOW J. & RILLIG M.C. 2010. Plant pathogen protection by arbuscular mycorrhizas: a role for fungal diversity? *Pedologia* 53: 197-201.
- 463.** WHIPPS J.M. 2004. Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian journal of botany*, 82: 1198-1227.
- 464.** WHITBECK JL, CARDON ZG .2007. Introduction. In: *The Rhizosphere*. Academic Press, Burlington, pp xv–xix.
- 465.** WHITE T.J., BRUNS T., LEE S. ET TAYLOR J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Dans : *PCR protocols: a Guide to Methods and Applications*, (eds.) Innis M.A., Gelfand D. H., Sninsky J.J. et White T.J. Academic Press Inc., San Diego, Californie, 315-322.
- 466.** WHITE TJ, BRUNS T, LEE S, TAYLOR J. *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*. Innis, M.A., Gelfand, D.H., Sninsky, J.J., White, T.J. ed. San Diego: Academic Press; 1990.
- 467.** WHITTAKER, R. H.1969. "New concepts of kingdoms of organisms." *Science* 163(3863): 150- 160.
- 468.** WONG K.K.Y. ET FORTIN J.A., 1990 - Root colonization and intraspecific mycobiont variations in ectomycorrhiza. *Symbiosis* 8: 197-231.