

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement supérieur et de la recherche Scientifique
Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou
Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques



THESE

Présentée Par

KADI née BENNANE Saliha

En vue de l'obtention du titre de

DOCTEUR EN SCIENCES BIOLOGIQUES

THEME

**Les ectomycorhizes du chêne liège : Effet des
facteurs environnementaux**

Soutenue publiquement le 05 Decembre 2016

Devant le jury composé de :

Président :	Pr SADOUDI-ALI AHMED Dj.	Université de Tizi-Ouzou
Rapporteur ;	Dr ADJOUD- SADADOU Dj.	Université de Tizi-Ouzou
Examineurs :	Pr BOUTEKRABT A.	Université de Blida
	Pr BEDDIAR A	Université MB d'Annaba
Invité :	Dr AIT SAID S.	Université de Tizi-Ouzou

A mon mari
A mes enfants
A mes parents et ma belle mère

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier Mme Adjoud Sadadou Djamila, directrice de recherche du présent travail, pour m'avoir permis de réaliser ce doctorat. Sa grande expérience, sa rigueur scientifique et sa passion du métier m'ont été inspirantes tout au long de ces années où j'ai eu le plaisir de la côtoyer. Pour son amitié et la patience avec laquelle elle a su me supporter lors de mes coups de blues. Merci pour votre complicité, votre confiance et pour m'avoir transmis une passion inlassable pour les champignons mycorhiziens que j'ai découverts avec vous.

Merci au professeur Docteur Reinhard Agerer pour les conseils qu'il a bien voulu m'apporter tout au début de mon travail de thèse. La lecture et les corrections qu'il a bien voulu apporter au papier en chapitre 3, malgré un calendrier extrêmement chargé. Ses remarques m'ont beaucoup aidé à venir à bout de ce travail. Il m'a permis de me retrouver dans les eaux troubles de la classification fonctionnelle, un volet des ectomycorhizes très peu étudié en Algérie. Qu'il trouve ici toute ma gratitude et mon sincère respect.

Je tiens à remercier les membres de jury qui ont accepté d'examiner ce travail :

Au Professeur Sadoudi- Ali Ahmed Djamila qui a accepté de présider le jury. Qu'elle trouve ici toute ma gratitude et mon sincère respect.

Au Professeur Beddiar Aarifa de l'université d'Annaba qui a bien voulu accepter d'examiner ce présent travail et à apporter ces remarques de professionnel dans le domaine des mycorhizes afin d'améliorer la qualité de ce travail ;

Au Professeur Boutekrabt Ammar de l'Université de Blida qui n'a pas hésité à répondre favorablement à notre invitation à participer à l'examen de notre travail et à ces remarques de professionnel du domaine sur ce dernier ;

Au Docteur Ait-Said Samir qui a répondu favorablement pour faire partie du jury de cette thèse en tant qu'invité. Merci d'enrichir ce travail par vos remarques constructives.

Au Docteur Messaoudène Mahand qui a fait partie des enseignants qui m'ont formé à la foresterie et qui avait accepté d'examiner mon travail avec passion ; Cependant la vie a voulu autrement. Que Dieu lui pardonne et que son âme soit en paix. Il nous manque déjà.

Un vif merci en particulier à Mr Mebarki pour son soutien logistique sur le terrain et sa disponibilité ainsi qu'à tous les membres de l'équipe du district de Zekri et de la circonscription d'Azzazga.

Merci également à mes amies Kamélia, Najat, Karima et Fazia pour leurs présences, leurs soutien moral, les discussions et l'amitié qu'elles ont bien voulu partager dès mon intégration de l'équipe « Mycorhize ». Vous avez été au cœur de la réussite de ce projet. Trouvez là, mes sincères sentiments d'amitié.

J'envoie ensuite mes plus sincères remerciements au chef de département et à toute l'équipe du département de pédologie de l'Ecole Nationale d'Agronomie d' El harrach pour m'avoir accueilli et permis de réaliser les analyses physico- chimiques du sol des différentes placettes d'étude. Un grand merci pour Redouane qui a été très gentil et très serviable et pour son grand professionnalisme, qu'il trouve ici toute ma gratitude.

Je tiens à m'excuser auprès de mon mari et le remercier pour m'avoir soutenu, aidé parfois bousculer pour venir à bout de ce très long projet de thèse sans qui elle n'aurait pu voir le bout. Tu m'as accompagnée durant cette période importante de notre vie. Tu m'as donné les ailes qu'il me fallait pour prendre mon envol, mais en gardant les deux pieds sur terre. Merci encore.

Je présente mes excuses à mes enfants Imène, Amel, Yacine et Elyes, ma belle-mère, mes parents et toute ma famille et mes amies(Nacera, Nora, Ourdia) pour mes absences aux moments où vous aviez besoin de moi. Merci de me pardonner et de me comprendre.

Enfin, merci à tous ceux qui par leur sourires, leurs bonnes humeurs, leur encouragements et leurs soutiens moral m'ont accompagné dans la réalisation de ce travail. Je n'oublie pas ceux qui ont tous fait pour me mettre les bâtons dans les roues, merci de m'avoir donné le courage de continuer à chaque fois où je croyais céder, merci encore.

Un grand merci aux étudiants qui se sont toujours proposer à m'aider lors des sorties sur terrain, je pense tous particulièrement à M. Slimani, M. Cherchar, Melle Dib et Melle Ait Taib.

Cette thèse est un « produit national intégral » et nous n'avons bénéficié d'aucun stage pour sa réalisation. Elle a été totalement réalisée avec les modestes moyens du laboratoire de recherche « Protection, Amélioration et Production des végétaux ».

Liste des publications et des communications internationales issues de cette thèse :

1. Kadi-Bennane S., AdjoudSadadou D., Harchaoui–Bournine C., Mezaour N. 2016.effects of environmental factors on the richness and exploration type of ectomycorrhizas of cork oak forest in Algeria. International Scientific Publications Agriculture & Food, Volume 4, Pages: 662-672
2. Kadi-Bennane S., Adjoud-Sadadou D., Harchaoui–Bournine C., Mezaour N., Halli-HargasR., 2014. Étude de la communauté ectomycorhizienne du chêne liège dans la forêt algérienne : cas de la forêt de Taksebt à Tizi-Ouzou. International Congress On Mycorrhizae - October, 15-17, 2014 - Cadi Ayyad University, Marrakesh- Morocco
3. Kadi- Bennane S., Adjoud-Sadadou D., Harchaoui–BournineC., Mezaour N., 2015 Les ectomycorhizes du chêne liège à l'état juvénile dans la forêt algérienne : Cas de la forêt de Taksebt (W.Tiz-Ouzou).3^{ème} rencontre méditerranéenne. chercheurs, gestionnaires et industriels MedSuber III, Gestion durable des suberaies et qualité du liège05-07/05/2015.
4. Kadi- Bennane S., Adjoud-Sadadou D., Harchaoui–Bournine C., Mezaour N. 2015. La diversité de la communauté des ectomycorhizes du chêne liège dans la forêt de Taksebt en période de sécheresse (Tizi-Ouzou) Batna. 2^{ème} Conférence internationale sur l'Environnement et le Développement Durable (CIEDD II), Batna.03-04/06/2015.
5. Kadi-Bennane S., Adjoud-Sadadou D., Harchaoui–Bournine C., Mezaour N. 2015. Diversité ectomycorhizienne du chêne liége (Quercus suber l.) en relation avec les facteurs édaphiques dans la forêt algérienne : cas de la suberaie de Taksebt Tizi Ouzou. Conférence internationale de l'agriculture et de la biotechnologie. 2-3/11/2015 Bizerte Tunisie
6. Kadi- Bennane S., Adjoud-Sadadou D., Harchaoui–Bournine C., Mezaour N. 2016. Analyse de la communauté ectomycorhizienne du chêne liège en hiver : cas de la forêt de Taksebt, Algérie. Une Conférence Internationale sur les Symbioses Végétales et leurs Applications Biotechnologiques, Agronomiques et Environnementales. Khemis Miliana 19 – 20 Avril 2016

Table des matières

Introduction générale	9
Chapitre I : La symbiose mycorhizienne : Revue bibliographique	13
I . La symbiose mycorhizienne.	14
1 . Historique.....	14
2. Définition	15
3. La typologie des mycorhizes	16
3 .1. Les endomycorhizes à arbuscule.....	18
3.2. Les ectendomycorhizes	19
3.3. Les mycorhizes arbutoïdes et monotropoïdes (Sebacénoides).....	20
3.4. Les mycorhizes éricoïdes	20
3.5. Les mycorhizes orchidoïdes	20
3.6. Les pseudomycorhizes	20
3.7. Les Ectomycorhizes.	20
3.7.1. Réseau de Hartig	22
3.7.2. Le manteau fongique.....	23
3.7.3. Phase extramatricielle des ectomycorhizes	25
3.7.3.1. Typologie de rhizomorphes.	28
3.7.4 .Typologie fonctionnelle des ectomycorhizes.	31
3.7.4.1. La classification de Molina & Trappe (1982).....	31
3.7.4.2. Classification Abuzinadah & Read (1986) (Anglo-saxonne).....	31
3.7.4.3. Classification d'Agerer (2001).....	31
3.7.5. Etablissement de l'ectomycorhize.	33
3.7.6. Durée de vie de la mycorhize et du mycélium extraracinaire.....	35
3.7.7. Rôle des ectomycorhizes.....	36
3.7.7.1. Amélioration du statut hydrique de la plante hôte.....	36
3.7.7.2. La stabilité structurale des sols.....	37
3.7.7.3. L'aspect nutritionnel.	38
3.7.7.3.1.Phosphate inorganique (Pi) (orthophosphate).....	38
3.7.7.3.2. Amélioration de l'absorption de l'ammonium.	39
3.7.7.3.3. Décomposition de la matière organique.....	39
3.7.7.4. Protection de l'hôte contre les pathogènes.....	40
3.7.7.5. Déterminisme hormonale.	41

3.7.7.6. Protection contre les métaux lourds.	42
3.7.8. La communauté ectomycorhizienne.....	42
3.7.8.1. Les facteurs déterminant les communautés ectomycorhiziennes	43
3.7.8.2. Le concept de "wood-wide web".....	45
3.7.8.3. Richesse et diversité de la communauté ectomycorhizienne.....	58
3.7.8.4. Succession des communautés mycorhiziennes.....	48
3.7.8.5. Rôles des communautés ectomycorhiziennes dans l'écosystème forestier....	51
Références bibliographiques.....	52
Chapitre II : Les ectomycorhizes du chêne liège in natura.....	66
1/ Introduction.....	67
2/ Matériel et méthode.	68
2.1/ Milieu physique	68
2.2/ Collecte des échantillons.....	69
2.3/ Methode de description	69
3/ Résultats.....	69
3.1. Types d'exploration contact (C).	69
3.2.Types d'exploration courte distance (SD).	72
3.3.Types d'exploration moyenne distance (MD).	75
3.4.Type d'exploration longue distance.....	77
4. Discussion	92
5. Conclusion.	94
6. References.....	95
Chapitre III : Typologie fonctionnelle de la communauté ectomycorhizienne du chêne liège en saison seche selon les classes de diametres. Cas de la forêt de Taksebt à Tizi-Ouzou (Algérie) - Functional typology of ectomycorrhizal community of drought season as oak cork diameter classes in an Algerian forest: Case of Taksebt forest in Tizi-Ouzou (Algeria)	98
Abstract.....	100
Introduction	100
Materials and methods.....	101
Results and observations.....	102
Discussion.....	109
Conclusion	11

References	112
Chapitre IV : Ectomycorhizes de chêne liège au stade semis : cas de la forêt de Taksebt.	116
Résumé	117
Introduction	118
Matériels et méthode	119
Résultats.	120
Discussion	125
Conclusion	129
Références.....	129
Chapitre V : Effets des facteurs environnementaux sur la richesse et la répartition fonctionnelle des ectomycorhizes du chêne liège dans la forêt algérienne (Cas de la suberaie de Taksebt) - Effects of environmental factors on the richness and exploration type of ectomycorrhizas of cork oak forest in Algeria.....	133
Résumé	134
Abstract.....	135
Introduction.....	135
Materials And Method.....	136
Results And Discussion.....	138
Conclusion.....	144
References.....	144
Discussion générale.....	149
Conclusion générale.....	155
Références bibliographiques.....	157
Annexes	160

Introduction générale

Les subéraies sont des écosystèmes typiques de la région méditerranéenne, elles fournissent un large éventail de biens et de services avec la production de liège, de bois de chauffage, de fourrage, d'herbes aromatiques, de champignons. Il est aussi par son caractère de longévité et la récolte régulière de son écorce, le liège qui est de loin, le plus favorisé des produits forestiers en région méditerranéenne, un stockeur en volume significatif de carbone tout en utilisant de faibles quantités d'eau. En Outre, l'exploitation du liège, il est à l'origine de service écosystémique tels que la dépollution, la production d'oxygène ainsi que la conservation et l'amélioration des sols.

En Algérie, La superficie occupée par la suberaie est estimée à 440 000 ha, seulement 229 000 ha sont considérés comme productifs (DGF, 2011). La régression de l'aire du chêne liège, dans certains cas au profit des chênaies caducifoliées sur les versants nord et de peuplements de résineux, atteste de la dégradation de la situation des suberaies. Pour ne citer que le cas de l'ouest algérien, pour lequel les chiffres sont disponibles, la superficie occupée par la subéraie passe de 9400 ha dans les années 50 pour atteindre environ 6500 ha (Bouhraoua, 2003). Jadis classé premier producteur de liège dans le pourtour méditerranéen, aujourd'hui, l'Algérie est déclassé en dernière position après les pays producteurs en méditerranée (APCOR, 2012).

Cette régression et dégradation des subéraies est la résultante de :

- une surexploitation de ces milieux soit par défrichements causant une évolution régressive de la suberaie initiale (Amandier, 2002)
- déboisements effectués pour satisfaire notamment les besoins croissants des riverains en matière de bois de chauffage.
- surpâturage, causant un broutage excessif de la végétation et des jeunes semis, empêche toute régénération, épuise les ressources disponibles, dégrade les parcours et les soumet à l'érosion.
- des sécheresses plus sévères dû au changement climatique (Van Mantgem *et al.* 2009, Zhao et Running 2010).

Les écosystèmes de type méditerranéens (Mediterranean-Type ecosystems) sont parmi les biomes les plus vulnérables au changement climatique (IPCC, 2007) , ainsi que le montre le faible recrutement des espèces ligneuses dans ces régions en raison du fort taux de mortalité induit par la sécheresse durant les premières années de vie des semences (Gomez-Aparicio *et al.* 2004).

Les chênes diffèrent dans leurs capacités de résistance aux conditions environnementales, grâce à des adaptations phénologiques, morphologiques et physiologiques particulières :

- D'une part, les traits adaptatifs morphologiques et physiologiques des feuilles incluent la variation de la surface unitaire (Villar-Salvador *et al.* 1997, Bussotti *et al.* 2003), la densité et l'épaisseur (Castro-Diez *et al.*, 1997, Damesin *et al.* 1997) sont des traits adaptatifs des végétaux les plus étudiés. Le rôle fonctionnel de la sclérophyllie après avoir été liée à la résistance à la sécheresse a été remis en question depuis fort longtemps (Joffre *et al.*, 2007). Les feuilles des sempervirents permettent à la plante de puiser N et P pour alimenter la croissance des jeunes pousses et leur octroyer ainsi un avantage dans des milieux où les contraintes climatiques (en particulier de faible teneur en eau) pourraient jouer sur les cycles microbiens de décomposition et limiter leur approvisionnement en nutriments lors des phases de croissance printanière (Cherbuy *et al.* ,2001). La sclérophyllie est alors plus généralement rapportée telle une adaptation à la pauvreté des milieux en nutriments.
- D'autre part, la croissance et la distribution des systèmes racinaires sont aussi des traits adaptatifs bien étudiés. Malheureusement, les adaptations racinaires à la contrainte hydrique et pauvreté des sols, ont été sous étudiées, en dépit de la connaissance de grandes variations dans l'extension et la croissance du système racinaire (Canadell *et al.* 1996).

Notre étude s'inscrit dans une partie de ce second contexte. En effet, dans l'ensemble des écosystèmes forestiers mondiaux, la plupart des racines d'arbres sont associés à des champignons qui forment des structures chimériques appelées ectomycorhize (EcM) impliquées dans les échanges d'eau et des nutriments (Smith et Read, 2008). Cette dernière, permet au végétaux d'accéder plus facilement et rapidement aux éléments disponibles et ou aux formes non disponibles des éléments nutritifs dans les différents horizons du sol.

Dans notre étude, nous nous intéresserons à un aspect très peu étudié de cette symbiose ectomycorhizienne et qui est les types d'exploration tels que définit par Agerer (2001).

Pour ce faire, notre travail sera scindé en cinq parties. Après une revue bibliographique (Chapitre 1) sur la thématique, nous présenterons dans le chapitre 2, l'inventaire, la description et la classification de la communauté ectomycorhizienne qui accompagne le chêne liège durant les quatre saisons de l'année. Le troisième chapitre portera sur la classification fonctionnelle

des ectomycorhizes de *Quercus suber* L. selon les catégories de diamètre pour la saison d'été. Dans le chapitre 4, nous présenterons les résultats des observations réalisées sur de jeunes semis du chêne liège récoltés sous les pieds-mères en automne et au printemps. Le cinquième chapitre sera consacré à une synthèse des différents inventaires et observations des communautés ectomycorhiziennes des différentes saisons, combinées à l'effet des facteurs édaphiques. Enfin, nous terminerons par une discussion générale et conclusion ainsi que des perspectives de recherches dans le domaine.

Chapitre I.
La symbiose mycorhizienne : Revue bibliographique

1 . Historique

L'association symbiotique entre plantes et champignon est une relation très ancienne qui se réfère à la période Ordovician, il y a 460 millions d'années induite par les Glomales (Heckman et al, 2001). L'histoire évolutive décrit le processus dynamique de Symbiose « végétal-champignon mycorhizien » comme une relation multifonctionnelle. Les mycorhizes sont des associations symbiotiques entre certains champignons du sol et des racines de plantes. La mycorhize (Gr. Mykes = champignon. Rhyza=racine) est un organe mixte plante-champignon.

Les microorganismes représentent 70% de la biomasse microbienne du sol. Ils sont constitués en prédominance par les champignons mycorhiziens. De plus Malloch *et al.* (1980) rapportent que le passage des plantes de la vie aquatique vers la vie terrestre a été clairement facilité par l'association entre ces plantes et certains phycomycètes qui représentent les mycorhizes endotrophiques actuelles.

La symbiose plante champignon nommée probablement la première fois par Frank (1877) désigne les relations existantes entre les plantes et les champignons sans exclure les relations de parasitisme. En 1885, Frank introduisit ce terme après avoir observé au niveau des racines des arbres une structure anatomique et morphologique dans laquelle étaient impliqués des mycelia fongiques. Cette observation le conduisit à présager de la nature symbiotique de cette association.

La confirmation de l'hypothèse de Frank fut faite lors d'expériences ultérieures (Melin & Nilsson 1950). Celle de De Bary & Garnsey (1887) donna une définition plus approfondie et/ou il note l'incidence bénéfique de la co-existence du parasite et de son hôte dans une vie où apparemment les deux organismes s'entraident.

Aujourd'hui, le sens du terme symbiose a évolué pour n'englober que les relations bénéfiques augmentant les performances et la résistance de l'hôte à certaines conditions et circonstances environnementales. Toutefois, il apparaît que cette relation existait, il y a 400 millions d'années (Dévonien) et a été observée sur des lames minces de Bryophytes fossilisées rappelant les mycorhizes vésiculaires et arbusculaires (Brundett, 2002).

Toutefois, ce n'est que depuis quelques décennies seulement que les botanistes et mycologues ont réalisé que la majorité des plantes terrestres vivent en symbiose avec des champignons du sol (Mosse, 1956).

Scotland *et al.*, (2003) estiment qu'il y a entre 220 000 et 420 000 espèces de plantes terrestres. Trappe (1987) et Wang & Qiu (2006), signalent que 3617 de ces plantes soit 263 familles étudiées sont entre 80% et 92% mycorhizées. Ce pourcentage varie selon les groupes traditionnels du règne végétal à savoir de 85% à 94% chez les Angiospermes et toutes les Gymnospermes terrestres (84% des espèces chez les Gymnospermes). Les études de Brundrett (2009) et Tedersoo *et al.* (2010) révèlent que plus de 10 000 espèces en majorité des Angiospermes à 86 % d'entre elles possèdent des mycorhizes. Un taux de 52% à 93% chez les Ptéridophytes (Fougères, Prêles) et de 46% à 71% des espèces de Bryophytes, ce qui représente 95% des plantes vasculaires (Davet, 1996) (Tableau 1).

Les mycorhizes arbusculaires sont les plus ancestrales et prédominent actuellement chez les plantes terrestres plus que les ectomycorhizes (EcM) et ces dérivées. Les champignons impliqués dans de telles associations sont telluriques et appartiennent aux Basidiomycètes (Bolets, Lactaires...), aux Ascomycètes (Truffes) et aux Gloméromycètes (Lemanceau *et al.* 2005).

Tableau 1. Statut mycorhizien des quatre groupes principaux des plantes terrestres, indiquant le nombre et le pourcentage de familles et d'espèces qui présente constamment (obligatoire), parfois (facultatif) et jamais (non mycorhiziée) des mycorhizes selon Wang & Qiu (2006).

Group	Number of families/species surveyed	Number (percentage) of mycorrhizal families	Number (percentage) of obligate mycorrhizal species	Number (percentage) of facultative mycorrhizal species	Number (percentage) of non-mycorrhizal families	Number (percentage) of non-mycorrhizal species
Bryophyta	28/143	20 (71)	60 (42)	6 (4)	8 (29)	77 (54)
Pteridophyta	28/426	26 (93)	185 (43)	39 (9)	2 (7)	202 (47)
Gymnospermae	12/84	12 (100)	83 (99)	1 (1)	0 (0)	0 (0)
Angiospermae	195/2964	184 (94)	2141 (72)	396 (3)	11 (60)	427 (14)
Total	263/3617	242 (92)	2469 (68)	442 (12)	21 (8)	706 (20)

2. Définition

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. Elles

améliorent l'alimentation en particulièrement en phosphore, principale carence enregistrée dans les sols dégradés méditerranéens, au même titre que l'azote), en eau lors de déficit hydrique et permettent également à la plante de mieux résister aux attaques de pathogènes (Barea *et al.*, 1997 ; Schreiner *et al.*, 1997 ; Bethlenfalvay & Linderman, 1992 ; Conn & Dighton, 2000 ; Jentschke *et al.*, 2000), protègent les racines contre des agents pathogènes et renforcent la résistance à des stress abiotiques. Aux échelles de l'écosystème et du peuplement, les mycorhizes participent au maintien de la biodiversité végétale et fongique, à la régénération naturelle, au fonctionnement des cycles biogéochimiques (ex. : minéralisation de la matière organique, altération des minéraux primaires) et à la stabilité et la productivité des écosystèmes végétaux terrestres (Odum, 1959 ; Van der Heijden *et al.*, 1998).

La majeure partie des espèces végétales ne peut se développer sans l'établissement d'une symbiose mycorhizienne fonctionnelle au sein de leur système racinaire (Smith & Read 2008).

3. La typologie des mycorhizes :

Il existe plusieurs classifications des associations symbiotiques mycorhiziennes entre autres celles basées sur le partenaire fongique impliquées dans la symbiose car les symbiotes végétaux sont si nombreux et si diversifiées et une classification selon leur genre serait trop complexe (Smith & Read, 2008). La symbiose mycorhizienne est donc classée selon leur écologie, leur morphologie et leur structure. Elle est appréciée par le degré de dépendance des deux partenaires et les conditions environnementales dans laquelle elle évolue. Il y a des champignons mycorhiziens complètement dépendant de leur hôte pour le carbone, d'autres champignons peuvent être cultivés sans racines de l'hôte. Parmi les classifications celles établies par Peyronel *et al.* (1969), les divisent en trois : les ectomycorhizes, les endomycorhizes et les ect-endomycorhizes. Boullard (1982) en fait ressortir cinq groupes : les pseudomycorhizes, les pérимycorhizes, les ectomycorhizes, les endomycorhizes et les ectendomycorhizes. Toutefois, la classification récente est celle de Smith & Read (2008) amendé par Garbaye (2013) constitué de huit groupes (Tableau 2, Fig. 1).

Tableau 2. Les différents types de mycorhizes (Smith & Read, 2008).

	MA ⁽¹⁾	ECM ⁽²⁾	Ectendomycorhizes	Mycorhizes arbutoïdes	Mycorhizes monotropoïdes	Mycorhizes éricoides	Mycorhizes orchidoïdes
Champignon							
Hyphes avec cloison	-	+	+	+	+	+	+
sans cloison	+	-	-	-	-	-	-
Arbuscules	+	-	-	-	-	-	-
Pelotons	-	-	+	+	+	+	+
Manteau	-	+	+ ou -	+ ou -	+	-	-
Réseau de Hartig	-	+	+	+	+	-	-
Taxon	Gloméro.	Basidio./Asco. (Gloméro.)'	Basidio./Asco.	Basidio.	Basidio.	Asco.	Basidio.
Plante hôte							
Taxon	Bryo./Ptérido. Gymno./Angio	Gymno./Angio.	Gymno./Angio.	Erica.	Monotropa.	Erica./Bryo.	Orchida.
Chlorophylle	+ (-)*	+	+	+	-	+	- **

MA =mycorhizes à arbuscules, (2) ECM = Ectomycorhizes, Gymno. =Gymnosperme ; Angio. Angiospermes ; Erica. =Ericacées ; Monotropa. =Monotropacées ; Orchida. =Orchidacées Gloméro. =Gloméromycota ; Basidio. =Basidiomycota ; Asco. =Ascomycota ; Bryo. =Bryophytes ; Ptérido. =Ptéridophytes ; ECM =ectomycorhizes ; - =absent ; + = présent ; *= rare; ** =les Orchidaceae ne sont pas chlorophylliennes au stade juvénile

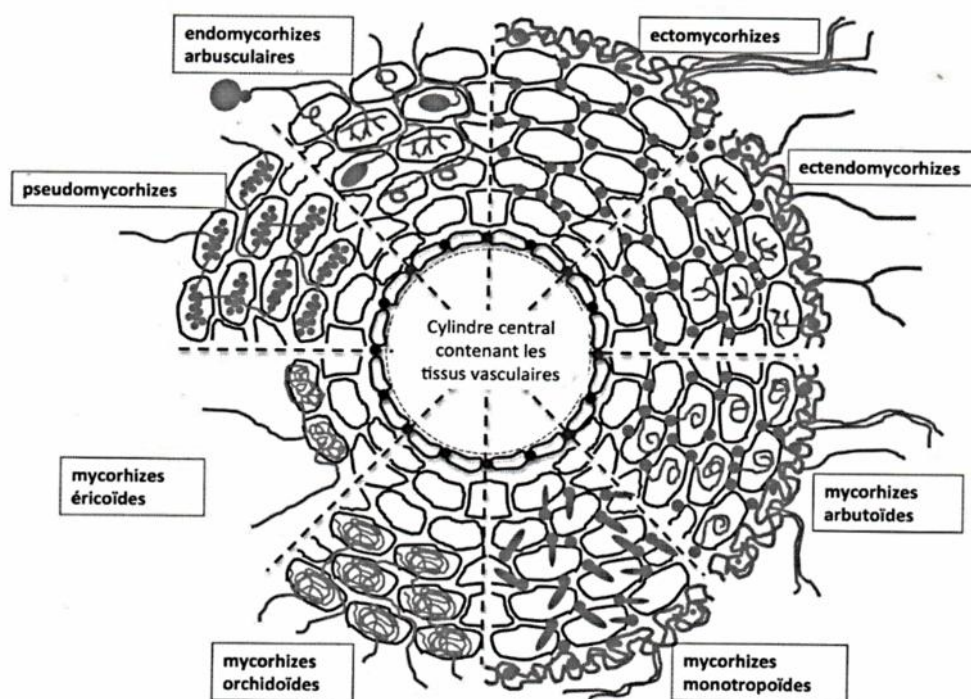


Fig.1 Représentation schématique des sections transversales des huit types de mycorhizes (Garbaye, 2013).

3.1. Les endomycorhizes à arbuscule.

Les endomycorhizes à arbuscule responsables de la formation des endomycorhizes à arbuscule ne présentent aucune spécificité et semble avoir la particularité de s'associer avec toute les espèces végétales notamment chez les plantes herbacées contrairement aux EcMs qui pour certaines présentent une spécificité pour les arbres (Molina *et al.*, 1992). Elles représentent 80% des symbioses mycorhiziennes dans le règne végétal. Les endomycorhizes n'entraînent pas de modifications particulières de l'aspect externe de la racine, contrairement à ce qui peut être observé chez les ectomycorhizes. Tout au plus certaines seront d'un aspect un peu plus charnu. Le plus souvent, on constate une diminution dans la densité des poils absorbants. Comme chez tous les autres types de mycorhizes.

Le champignon colonise les premières assises cellulaires sans jamais traverser l'endoderme. Ici, l'une des particularités des endomycorhizes, est la pénétration dans les cellules végétales des filaments mycéliens (= hyphes). A l'intérieur des cellules de la plante, le champignon forme des structures spécifiques et très diverses (vésicules, arbuscules ou pelotons) (Fig. 2). En réalité, le terme endomycorhize regroupe une très grande diversité de formes et de partenaires. Les endomycorhizes à vésicules et arbuscules, comme leur nom l'indique, différencient à l'intérieur des cellules des vésicules renflées ou des ramifications abondantes. Elles sont extrêmement répandues et s'associent avec une très grande diversité de plantes des «Bryophytes » aux «Angiospermes ». Les champignons qui forment des pelotons intracellulaires s'associent aux espèces végétales de la famille des *Ericaceae* et des *Orchidaceae* (Tab.2).

Les champignons endomycorhiziens sont essentiellement des Zygomycètes de l'ordre des Glomales et sont directement issus de ces espèces fongiques ancestrales. Les interactions que ces champignons forment avec 80 % des espèces végétales (en particulier les plantes des forêts tropicales et les herbacées des régions tempérées). Ils se caractérisent par la pénétration du champignon au niveau des cellules des racines de l'hôte et par des différenciations structurales fongiques : formations d'arbuscules, de vésicules ou de pelotons (Smith & Read, 2008).

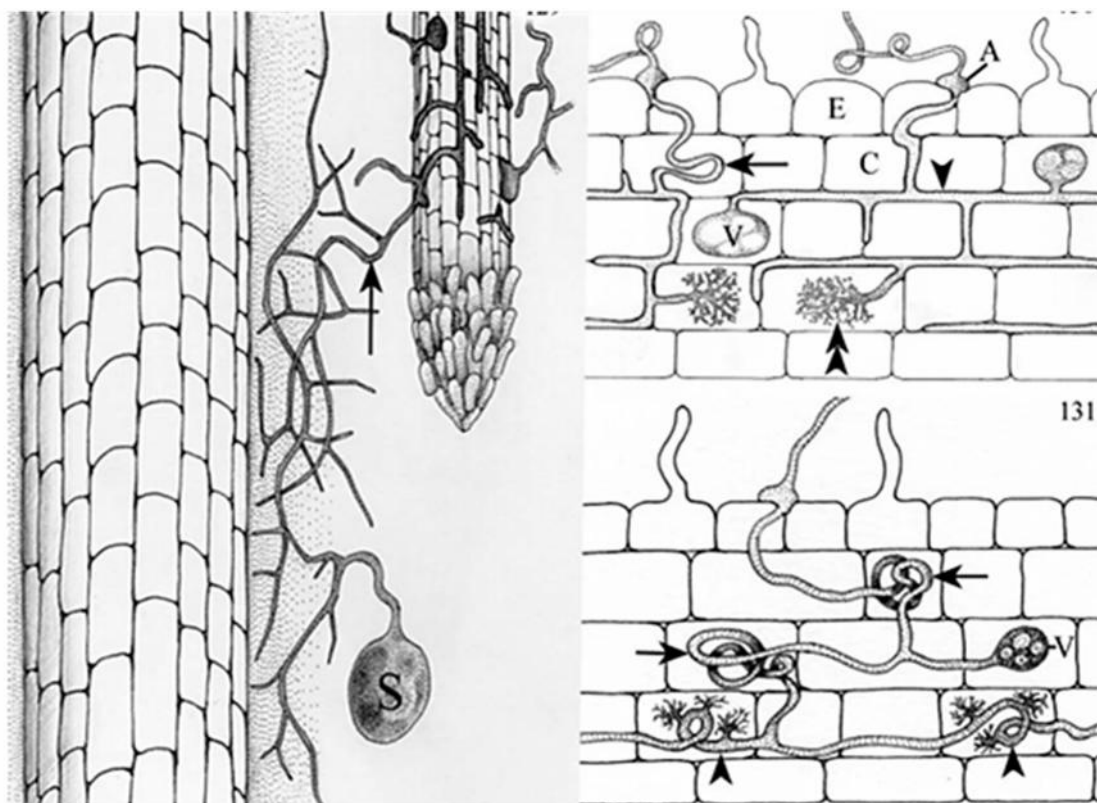


Fig.2. Diagramme représentatif de la colonisation de la racine par les champignons endomycorhiziens(S : sclérote, C : cellule, E : épiderme, V : vésicule ; Peterson *et al.*, 2004)

Par ailleurs, Il existe des groupes particuliers qui sont parfois considéré par certains auteurs comme faisant partie du type endomycorhizien et qui sont restreint à certaines plantes de la famille des Éricacées (mycorhizes éricoïdes et arbutoïdes), Monotropacées (mycorhizes monotropoïdes), Orchidacées (mycorhizes orchidoïdes). Comme déjà signalé précédemment, ils se distinguent par des mycorhizes à Ascomycètes ou Basidiomycètes avec la colonisation intracellulaire dont le manteau et le réseau de Hartig peuvent être présents ou absents (Tab.2).

3.2. Les ectendomycorhizes :

Cette symbiose présente de nombreuses caractéristiques des ectomycorhizes à la différence que le champignon est capable de pénétrer à l'intérieur des cellules corticales de la plante hôte. Elle ne représente pas un groupe fonctionnel mais plutôt une distinction particulière des ectomycorhizes. Elle concerne essentiellement les conifères et les champignons de l'ordre des Pézizales.

3.3. Les mycorhizes arbutoïdes et monotropoïdes (Sebacénoïdes) :

Les plantes de la famille des Monotropacées sont non- chlorophylliennes et dépendent donc totalement du champignon pour répondre à leurs besoins en carbone, dans le cas des mycorhizes monotropoïdes (Smith & Read, 1997). Les champignons associés aux mycorhizes arbutoïdes sont des Basidiomycètes. Les plantes qui leur sont associées appartiennent aux Arbutoïdées et Pyrolacées.

3.4. Les mycorhizes éricoïdes :

Chez les Ericacées, la symbiose a lieu directement au niveau des cellules corticales puisqu'elles ne possèdent pas d'épiderme. Ces mycorhizes se présentent sous la forme de pelotons à l'intérieur des cellules racinaires. Les champignons formant ce type de mycorhizes sont des Ascomycètes principalement du genre *Hymenoscyphus* et *Oidiodendron*.

3.5. Les mycorhizes orchidoïdes :

Toutes les orchidées forment obligatoirement des associations avec des champignons dans les premiers stades de leur développement. La plupart des champignons impliqués appartiennent au genre *Rhizoctonia*.

3.6. Les pseudomycorhizes qui ne forment que des pseudo-pelotons au niveau cellulaire.

3.7. Les Ectomycorhizes.

La diversité taxinomique de champignons répertoriés s'élève actuellement à 72 000 espèces (Hawksworth, 2001). Cette interaction mutualiste (EcM) implique entre 5 à 6000 espèces d'Asco- et surtout de Basidiomycètes. 25 000 espèces de plantes vasculaires et 3% des espèces d'Angiospermes (Fortin *et al.*, 2008) portent ce type de mycorhize (Trappe, 1962 ; Molina *et al.*, 1992 ; Hawksworth, 2001).

La symbiose ectomycorhizienne est remarquable par sa faible spécificité entre partenaires et par sa grande diversité fongique (Diédhiou *et al.*, 2010). Elle est la symbiose qui transforme les racines latérales à structure primaire en les revêtant d'un manteau fongique (Fig.3).

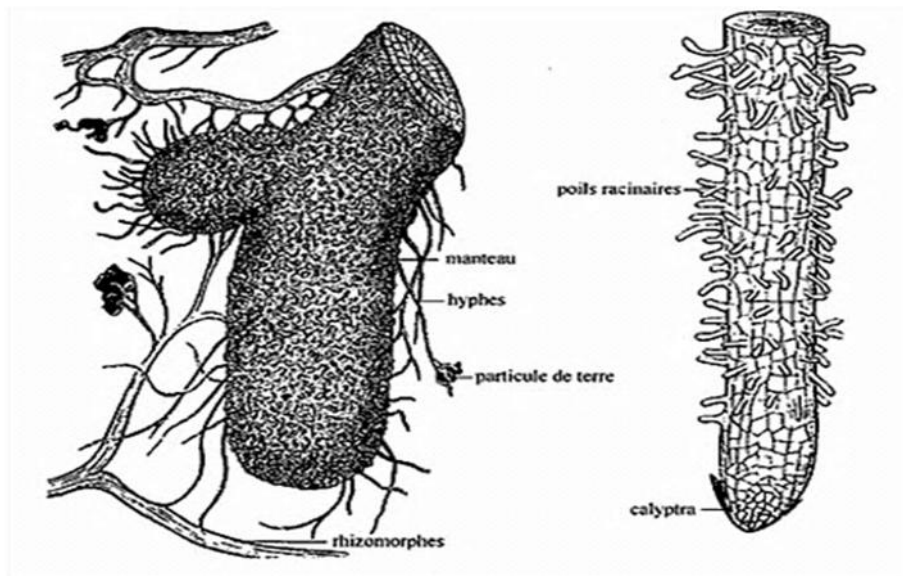


Fig.3. Racine mycorhizée de *Fagus sylvatica*. Le volume plus important de la racine de gauche est dû au manteau mycélien ainsi qu'à l'allongement radial des cellules corticales selon Frank (1885).

Les hyphes pénètrent également la racine en formant dans le cortex un système intercellulaire complexe appelé réseau de Hartig avec peu ou pas de pénétration cellulaire. Les hyphes en s'accolant les uns aux autres forment un manchon fongique autour des radicelles vers l'extérieur appelé manteau et pénètrent aussi dans la racine, mais en se confinant aux espaces intercellulaires, formant dans le cortex un système complexe portant le nom de Hartig, chercheur qui l'a observé et décrit pour la première fois. A partir de cet ancrage, le mycélium peut alors se développer et envahir le sol adjacent (Fortin *et al.*, 2008, Fig. 4).

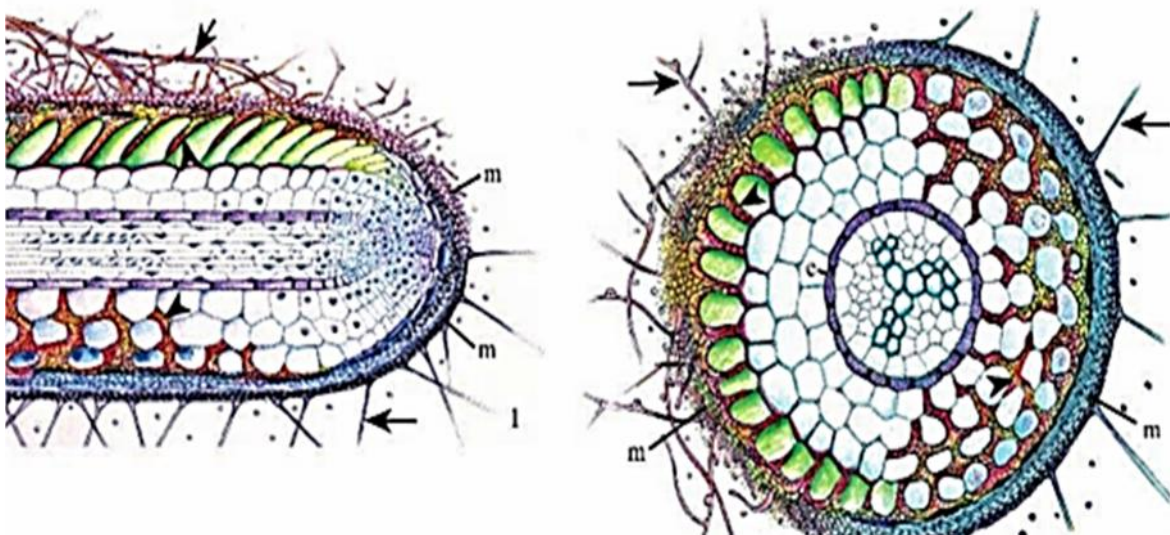


Fig. 4. Représentation d'une coupe longitudinale et transversale illustrant les caractéristiques majeures de l'ectomycorhize chez les Angiospermes (partie du haut (a) et partie de gauche(b)) et des conifères (partie du bas (a) et partie de droite (b)). Les deux présentent un manteau (m), réseau de Hartig (flèches internes) et mycélium extramatricielle (flèche externe).la seule différence entre les deux systèmes est le réseau de Hartig chez les Angiospermes est souvent confiné à l'épiderme. Chez les conifères, le réseau de Hartig est arrêté par l'endoderme (e) (Peterson *et al.* 2004).

3.7.1. Réseau de Hartig

Il consiste en un labyrinthe d'hyphes entre les cellules du cortex racinaire. Il est un caractère utilisé pour désigner l'association EcM (Frank, 1885 ; Harley & Smith, 1983). Le réseau de Hartig résulte de la pénétration plus ou moins profonde d'hyphes mycéliens issus du manteau entre les cellules de la première assise épidermique des racines courtes de la plante hôte ; Il a un rôle équivalant à celui des arbuscules dans les échanges entre partenaires (fig. 5 et 6).

Dans leurs expériences, Duddridge et Read (1984) et Martins (2008) qui ont suivi expérimentalement le développement des mycorhizes, ont constaté que le réseau de Hartig commençait à se former dès la troisième semaine soit 20 jours. Ceci implique qu'il existe des contacts efficaces avec le champignon dès la deuxième voire la première semaine de développement.

Ce réseau joue un rôle essentiel dans le fonctionnement de la symbiose. C'est l'interface où se font les échanges entre les deux partenaires. Il est constitué par des hyphes qui pénètrent entre les cellules corticales de la racine-hôte qui n'atteignent en général pas l'endoderme. Dans beaucoup de mycorhizes, les cellules corticales superficielles modifient leur morphogénèse et s'allongent dans le sens radial en prenant une disposition caractéristique en « arêtes de poisson ». Dans la plupart des ectomycorhizes, les cellules corticales de l'hôte dégénèrent rapidement ou se transforment en cellules à tanins alors que le réseau de Hartig contient encore des hyphes vivants (Dexheimer, 1997).

Les travaux de Burgess *et al.* (1994) et ceux de Dell *et al.* (1994) ont mis en évidence la corrélation entre l'épaisseur du réseau de Hartig et le développement de la plante hôte en réponse à l'intensité d'inoculation fongique. Ces résultats confortent l'hypothèse que le réseau de Hartig est la zone primaire de transfert des nutriments de l'association. Cependant, cette corrélation n'est vraie que pour quelques espèces d'EcM.

Chez la plupart des angiospermes, la pénétration se limite à la couche de cellule épidermique, formant un réseau de Hartig «épidermique» (Godbout & Fortin, 1983). On distingue deux types : i) le type «para-épidermique», majoritaire, dans lequel les cellules sont partiellement encerclées par le champignon et ii) le type péri-épidermique dans lequel les hyphes encerclent la totalité des cellules (Godbout et Fortin, 1983). Chez les gymnospermes, le réseau de Hartig pénètre généralement au-delà de l'épiderme, dans le cortex, se prolongeant parfois jusqu'à l'endoderme. Une fois la colonisation terminée, le champignon ne pénètre pas au-delà de cette limite (fig. 4).

Brunner & Scheidegger (1994) ont mis en évidence le rôle du réseau de Hartig dans l'établissement de l'ectomycorhize. Les résultats de leurs expériences ont permis de corréler le réseau de Hartig au taux d'ammonium (NH_4) existant dans le sol ; et attribuent à ce réseau un rôle dans le transport de NH_4 . Il est le siège des réductions de la croissance et des échanges extramatriciel des nutriments dans ces hyphes, conduisant à l'installation de la symbiose ainsi que sa fréquence (Harley & Smith, 1983). D'après Haug *et al.*, (1992), le développement du réseau de Hartig est interrompu et la pénétration intracellulaire des hyphes fongiques se produit à « concentrations d'azote élevées si la source d'azote est le nitrate (NO_3^-) et ammonium (NH_4^+). De plus Brunner & Scheidegger (1994) ont noté qu'à des concentrations modérées de NH_4^+ , le développement du réseau de Hartig était incomplet avec des intrusions intracellulaires occasionnelles du réseau de Hartig entre les cellules épidermiques et corticales.

3.7.2. Le manteau fongique

Agerer (1987-2002) a reconnu deux types principaux de développement des hyphes dans le manteau des EcMs : i) pseudo-parenchymateux présentent une organisation dense avec des éléments hyphales hautement différenciés, et ii) plectenchymateux présente des hyphes vaguement entrelacées, où leur nature linéaire est encore évidente. La disposition des hyphes dans le manteau a été utilisée par Agerer et ses collaborateurs pour caractériser les manteaux formés par chaque espèce comme une aide à l'identification (Agerer 1987-2002 ; Agerer *et al.*, 1996-2004).

Plusieurs espèces fongiques ectomycorhiziennes (EMF) forment des manteaux appelés hydrophobes (par exemple les espèces qui appartiennent au genre *Cortinarius*, Agerer, (1987-2002), ce qui implique qu'il y a peu d'échange direct de solutés (d'absorption ou exsudation) avec la solution du sol (Taylor & Alexander, 2005). Ces espèces, possédant des propriétés de déperlance et semblent préférer les sols très aérés dans les sols forestiers de conifères (Unestam, 1991). Malgré ce comportement, la stratégie écologique des champignons hydrophiles est pas très clair (Unestam, 1991 ; Unestam & Stenström, 1989 ; Stenström 1991).

Le manteau hydrophile (par exemple, de nombreuses espèces *Lactarius*) semblent avoir un contrôle direct sur le mouvement et l'échange de solutés à travers le manteau (Ashford *et al.*, 1988), et sont le plus probablement responsable de l'absorption d'eau et de nutriments (Cairney & Burke, 1996). Les EMFs contrôlent probablement l'interface entre sol et la plante hôte.

Typologie du manteau fongique :

Habituellement, le manteau peut être divisé en trois couches en vue plane : interne, moyen et manteau externe (Agerer et Rambold 2004-2013). Le manteau interne et les couches du manteau extérieur sont toujours présents dans le ectomycorhizes, tandis que le manteau moyen peut être ou non présent, ou il peut y avoir plus d'une couche, en fonction de sa structure. La couche du manteau interne est en contact avec la surface de la racine, et il est généralement plus mince que le reste des couches. Deux types de manteau se distinguent (Agerer, 1991): le manteau plectenchymateux , dans lequel les hyphes peuvent être identifiés individuellement et le manteau pseudo-parenchymateux, dans lequel les hyphes individuels ne peuvent pas être distingués parce qu'ils ont été agrandis et ont perdu leur forme originale, ainsi prennent un aspect d'un vrai parenchyme. Le manteau pseudo-parenchymateux semble être plus évolué que le plectenchymateux dans un sens structurel et évolutive (Agerer 1995).

Les différents types de manteau sont décrits en détail par Agerer (1987-2012, 1991, 1995, 2006) et Agerer et Rambold (2004-2013) et divisés en 16 types (fig.5) : neuf plectenchymateux et sept pseudo-parenchymateux. Les Laticifères, la présence de latex, longueur, épaisseur, et ramifications des hyphes peuvent se produire dans tous les types de manteau (Agerer, 2006).

Le manteau pseudo-parenchymateux empêche la formation d'éléments émanant, peut-être en raison des grandes dimensions des cellules et de l'enveloppe de la couche extérieure (Agerer, 2006). Ils sont apparemment destinés à être en contact étroit avec les particules de sol qui les entourent et augmente généralement de taille en raison du caractère hydrophile de leurs cellules.

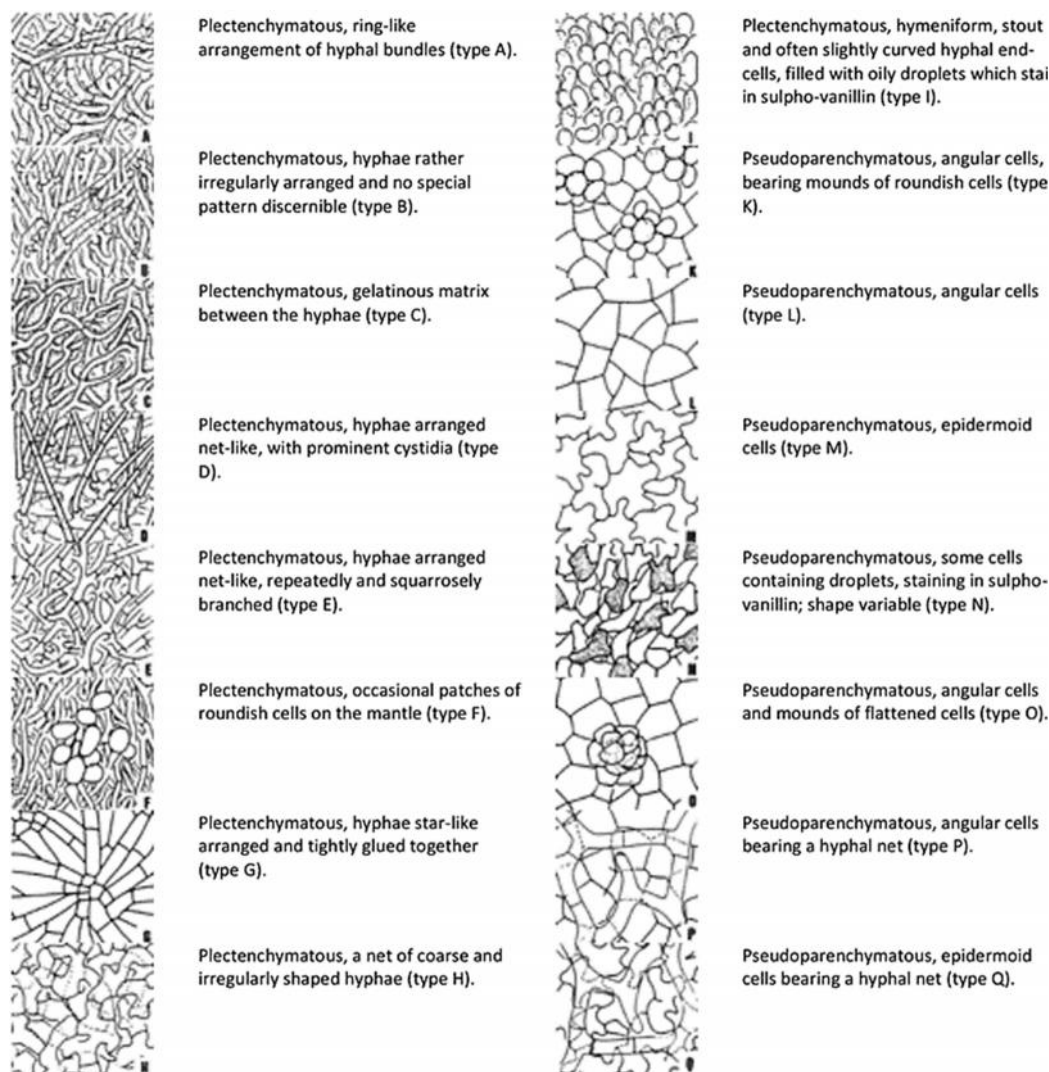


Fig.5. Les différents types de manteau selon Agerer & Rambold (2004-2013).

3.7.3. Phase extramatriceielle des ectomycorhizes

Le mycélium extramatriceiel représente un véritable atout dans le processus de colonisation du sol et des racines des plantes hôtes. Sa spécificité morphologique semble être dépendante des stratégies nutritives des champignons. Le mycélium extramatriceiel de *Paxillus involutus* est très diffus. Ceci lui permet d'augmenter les contacts avec les ressources du sol. Certains champignons qui utilisent une gamme de ressources restreintes, comme *Suillus bovinus*, ont tendance à s'agréger pour former des cordes, ce qui permet un prélèvement des nutriments quantitativement plus efficace (Donnelly *et al.*, 2004).

Le premier type est caractérisé par des hyphes individuelles ou peu agrégées, à surface hydrophile, capables d'absorber l'eau sur toute leur longueur et revêtues d'un film liquide lorsque le sol n'est pas trop sec. Garbaye *et al.* (1993) ont montré que la conduction se fait alors par ce film capillaire à l'extérieur des hyphes, comme dans une mèche. Les hyphes formant un réseau dense, sont en contact avec tous les micro-agrégats du sol entre lesquels elles forment des ponts. La conductivité du sol tout entier au voisinage de la mycorhize qui est ainsi augmentée. Ce type de stratégie, surtout efficace dans les sols relativement humides, concerne un assez petit nombre de champignons tels que *Hebeloma spp.*, *Laccaria spp.*, *Tuber spp.*, *Cenococcum geophilum* ou *Thelephora terrestris*.

Le deuxième type au contraire, est caractérisé par des hyphes hydrophobes (c'est-à-dire non mouillables) sur toute leur longueur à l'exception des extrémités; ces hyphes sont agrégées en cordons plus ou moins structurés (fig.6) qui se ramifient dans les zones du sol.

Les cordons extrêmement différenciés, pourvus de véritables vaisseaux centraux (grosses hyphes vides aux cloisons résorbées) entourés d'un cortex d'hyphes plus petites à paroi hydrophobe assurant l'étanchéité sont dits "rhizomorphes" du fait de leur ressemblance avec des racines.

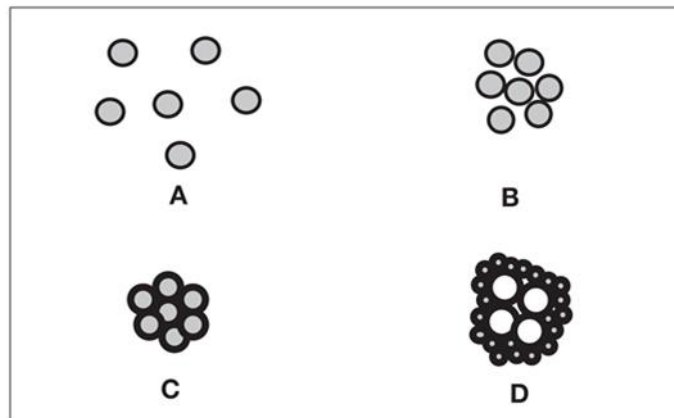


Fig.6. types d'organisation des cordons mycéliens (Garbaye & Guehl,1997)

- A. mycélium diffus composé d'hyphes individuels.
- B. hyphes réunies en mèches lâche.
- C. cordon mycélium formé d'hyphes semblables entre elles étroitement agrégées.
- D. rhizomorphes constitué de grosses hyphes centrales vides conduisant l'eau et d'un cortex de petits hyphes vivants.

Brownlee *et al.* (1983) puis Lamhamedi *et al.* (1992) ont démontré expérimentalement leur rôle décisif dans la fourniture d'eau aux arbres, surtout en conditions de sécheresse car ils explorent alors les microsites encore humides et transfèrent efficacement l'eau aux racines. Les champignons ectomycorhiziens présentant ce mode de conduction de l'eau sont très nombreux ; parmi les plus typiques et les plus communs, citons *Boletus spp.*, *Suillus spp.*, *Paxillus spp.*, *Scleroderma sp.*, *Rhizopogon spp.*, *Cortinarius spp.* ou certains *Lactarius spp.*.

Dans les deux cas (hyphes individuelles hydrophiles ou cordons hydrophobes), le mycélium externe des ectomycorhizes permet de maintenir le contact lorsque la sécheresse s'installe et que la racine et les agrégats du sol se décollent en diminuant de volume du fait de la perte d'eau (Reid, 1978).

Enfin, indépendamment de leur aptitude à accéder à la source, les champignons sont souvent capables d'extraire de l'eau à très bas potentiel (c'est-à-dire très liée à la phase solide du sol), bien en deçà des possibilités de la racine seule (Brown, 1990). Il a d'ailleurs été montré expérimentalement par Boyle et Hellenbrand (1991) sur *Picea mariana* et par Machado (1995) sur *Eucalyptus globulus* que l'efficacité d'une souche fongique à fournir l'eau aux semis en condition de sécheresse était corrélée à sa capacité à croître à bas potentiel hydrique en culture pure in vitro. Par contre, aucune corrélation n'a été trouvée entre le fait qu'un champignon forme des rhizomorphes et ses performances comme symbiote à bas potentiel hydrique. Les stratégies d'acquisition de l'eau et des éléments nutritifs par les champignons ectomycorhiziens diffèrent beaucoup d'un champignon à l'autre, par le biais d'une grande diversité dans les propriétés de surface des hyphes et dans leur organisation au sein du sol. Agerer (1991) et Unestam (1995) proposent une typologie morphologique et fonctionnelle du mycélium externe des champignons ectomycorhiziens, avec deux types principaux :

1. Des hyphes individuels à paroi hydrophile assurant la continuité du film d'eau capillaire entre les micro-agrégats du sol. Le mycélium formé hydrophile présente des structures qui semblent avoir des particules de substrat collées à leur surface (Raidl 1997) et les hyphes sont plus épais (Fig. 7 A)
2. Des cordons d'hyphes qui s'éloignent plus ont des parties proximales relativement hydrophobes. L'extrémité est hydrophile à fonction d'absorption (Unestam & Stun, 1995) conduisant l'eau comme des tuyaux étanches (Fig. 7 B).

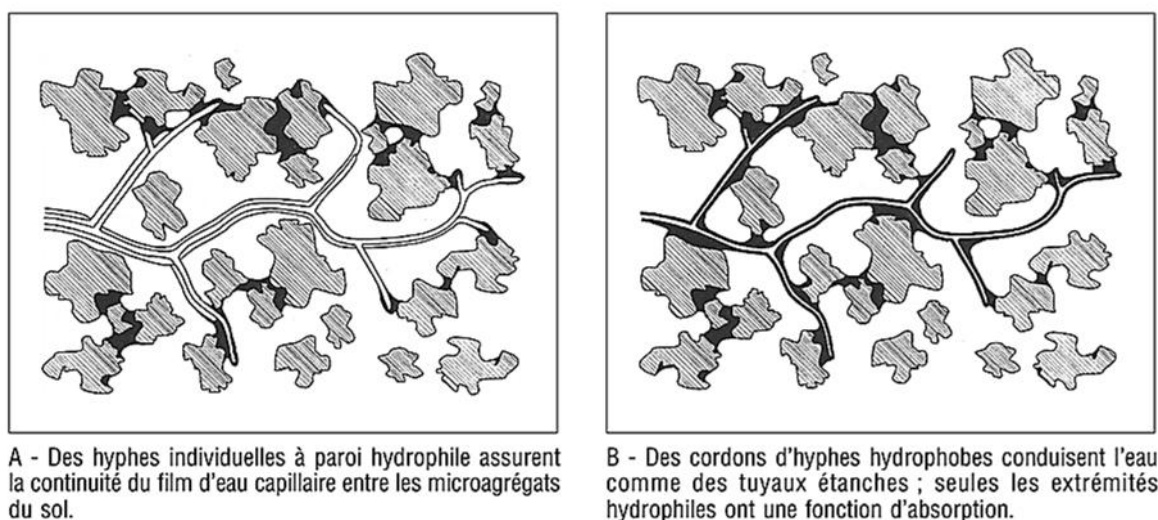


Fig.7. Représentation schématique des deux stratégies d'exploitation de l'eau d'un sol en voie de dessèchement par le mycélium externe des ectomycorhizes (Garbaye & Guehl, 1997)

En fin de vie de l'ectomycorhize, les rhizomorphes vieillissants s'agrègent pour former des cordes et le mycélium diffus tend à disparaître par autolyse. C'est un processus économique en énergie qui permet au champignon de se propager sur de grandes distances en recyclant ses ressources internes et ainsi de se maintenir dans des zones susceptibles de s'enrichir en nutriments (Donnelly *et al.*, 2004).

3.7.3.1. Typologie de rhizomorphes.

Les Rhizomorphes sont des hyphes reliés par divers mécanismes. Ces derniers sont assemblés plus ou moins étroitement et parallèlement ensemble sur une plus grande distance (Agerer 1987-2012), formant des agrégats linéaires multi-hyphes (Agerer, 1999). Sur la base de la structure, et les similitudes ontogéniques et fonctionnelles entre tous les agrégats linéaires multi-hyphes, Cairney *et al.* (1991) recommande l'utilisation du terme rhizomorphe pour décrire toute ces structures, indépendamment de leur organisation interne et leur ontogenèse (Agerer et Iosifidou 2004). Le terme rhizomorphe semble être le premier utilisé pour décrire ce type de structure et met également en évidence leur morphologie semblable à une racine.

Une typologie complète des structures de rhizomorphes a été publiée en 1991 par Agerer, qui inclut les aspects ontogénétiques en 1999. Huit types de rhizomorphes peuvent être distingués (Agerer 1999, 2006 ; Agerer et Iosifidou 2004, Fig. 8) :

1. uniforme et lâche, composée d'hyphes végétatifs d'aspect ordinaire ;
2. uniforme-compact, qui possède des hyphes uniformes et densément agglutinés ;

3. thelephoroïde, avec peu d'hyphes différenciées ;
4. ramarioïde, différenciée par des structures internes et il présente des hyphes gonflés aux extrémités et septés ;
5. russuloïde, qui est un ensemble d'hyphes épaissies avec des septa souvent incomplètement irrégulièrement répartis ;
6. phlegmarioïde, avec quelques hyphes distribués de façon aléatoire un peu plus épais souvent noyées dans une matrice ;
7. agaricoïde, hautement différenciée avec principalement au centre des grosses hyphes qui révèlent des septa complètement à partiellement dissous ou même très différenciés ;
8. et boletoïde, également très différenciée avec au centre des hyphes distincts et plus volumineux qui croissent tantôt vers l'origine tantôt vers l'extrémité des rhizomorphes souvent ramifiées.

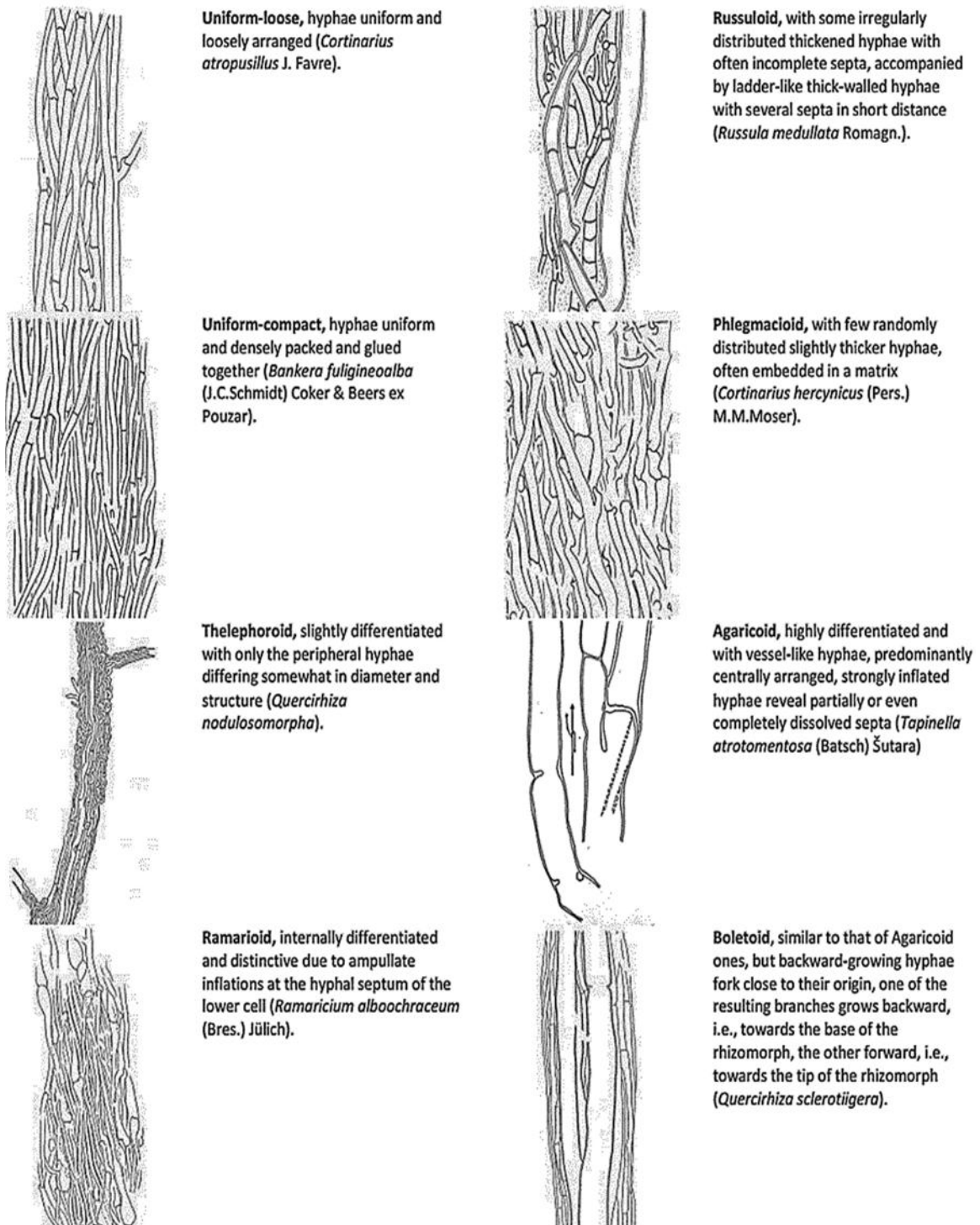


Fig. 8. Différents types de rhizomorphes selon Agerer (1999- 2006)

3.7.4 .Typologie fonctionnelle des ectomycorhizes.

Différentes typologies des ectomycorhizes ont été établies essentiellement basées sur les caractéristiques fonctionnelles de ces dernières que nous présentons ci-dessous :

3.7.4.1. La classification de Molina & Trappe (1982)

Selon Molina & Trappe (1982), les champignons ectomycorhiziens peuvent être classés en trois groupes :

1. les champignons avec un large spectre d'hôte (qui ne présentent aucune spécificité vis-à-vis de la plante hôte),
2. ceux à spectre intermédiaire d'hôte (qui peuvent s'associer avec plusieurs espèces de plantes de différentes familles) et
3. les champignons à faible spectre d'hôte (qui sont généralement spécifiques à une seule famille de végétaux).

3.7.4.2. Classification Abuzinadah & Read (1986) (Anglo-saxonne)

Abuzinadah & Read (1986) ont classé les ectomycorhiziens en trois groupes en fonction de leurs capacités protéolytiques :

1. Les champignons capables d'utiliser facilement les protéines comme source exclusive d'azote, sont décrits selon la terminologie anglo-saxonne comme « **protein-fungi** » c'est le cas de *Suillus bovinus*, *Amanita muscaria* ou *Paxillus involutus* pour obtenir de l'azote sont aussi des champignons considérés comme appartenant au stade tardif.
2. Par opposition, l'absence de cette capacité de la dénomination « **non-protein fungi** » caractéristiques des champignons du stade précoce (*Lactarius rufus* et *Laccaria laccata*).
3. Au troisième groupe, présentant des caractéristiques intermédiaires, appartient *Pisolithus tinctorius*. Les hyphes peuvent s'attacher préférentiellement à des particules organiques. tels que *Laccaria laccata* ou *Lactarius rufus*, qui présentent une capacité plus réduite pour cataboliser ces composés.

3.7.4.3. Classification d'Agerer (2001).

Au cours de la décennie passée, une méthode s'appuyant sur les caractéristiques anatomiques (différentiation et longueur) du mycélium extramatriciel a été développée pour classer les ectomycorhizes en différents types exploratoires (Agerer, 2001). Le mycélium extramatriciel

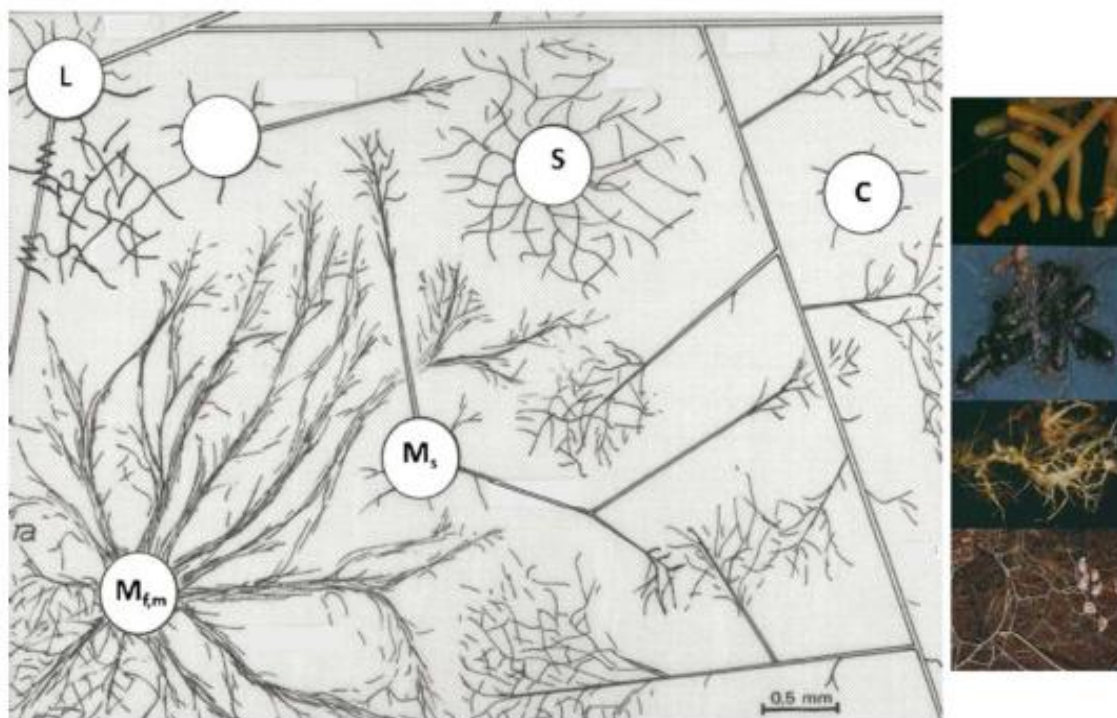
produit par les champignons ectomycorhizien varie d'un petit nombre d'hyphes de plus en plus sur quelques mm (par exemple *Russula spp.*) à de très développé. Ces derniers forment de vastes systèmes de mycélium (par exemple *Suillus spp.*, *Cortinarius spp.*) qui occupent de grands volumes de sol entourant les pointes des racines colonisées (Agerer, 1987-2002). L'extension et la structure de ce mycélium extramatriciel est pensé pour être différent chez les champignons ectomycorhiziens (Agerer, 2001). C'est le cas des lactaires et des russules qui forment des mycorhizes lisses alors que d'autres comme *Pisolithus tinctorius* ou *Suillus bovinus* forment des mycorhizes présentant un réseau très important d'hyphes extramatriciels pouvant se développer sur des distances de plusieurs dizaines de cm (Agerer, 2001 ; Rousseau *et al.*, 1994).

Selon l'hypothèse fonctionnelle d'Agerer (2001) sous-jacente à cette classification est que sur un hôte donné, une espèce fongique donnée peut être caractérisée par un type exploratoire unique, stable entre les individus, qui correspond à une stratégie d'exploitation du sol. Ces espèces sont qualifiées de «types d'exploration» (Fig. 9).

Le type « contact » correspond à un manteau pourvu de quelques rares hyphes extramatriciel courts et non différenciés.

Les types exploratoires à courte- moyenne- et longue distance se caractérisent par la présence de rhizomorphes plus ou moins différenciés :

1. Le «type courte distance d'exploration» est caractérisé par une absence de rhizomorphes.
2. Dans le cas du type « moyenne distance », les rhizomorphes sont soit peu ou pas différenciés, Et enfin les types de « longues distances» présentent peu de rhizomorphes mais ceux-ci sont très différenciés avec des hyphes centraux (Vessel-like) de diamètre plus gros permettant une plus grande efficacité de transport de l'eau et de nutriments (Agerer, 2001).



C. contact, S. courte distance, M. moyenne distance et L. longue distance.

Fig.9 Différents types exploratoires selon Agerer (2001).

Agerer (2006) développe et propose des correspondances au type d'exploration, différentes stratégies d'acquisition et de translocation des nutriments. Dans ce contexte, le but est de classer les EcMs, interprétant leurs caractéristiques anatomiques ainsi que leurs «types d'exploration», comme des stratégies écologiques pour coloniser le sol (Agerer, 2001). Cet aspect est l'un des plus important, puisqu'il permet la compréhension du rôle de ces organismes, comme des éléments clés des cycles de nutriments forestiers et de forte diversité des processus des écosystèmes forestiers (Read *et al.*, 2004).

3.7.5. Etablissement de l'ectomycorhize.

La colonisation ectomycorhizienne est le résultat de relations de compétition des champignons entre eux et d'interactions avec d'autres micro-organismes du sol (Duponnois *et al.*, 1993). La symbiose ectomycorhizienne s'établit spontanément à partir : des propagules dormantes naturellement utilisées par les champignons ectomycorhiziens, comme des sclérotés ou pseudo-sclérotés dispersées dans le sol superficiel et assurant la conservation du champignon, des spores des vieilles mycorhizes où le réseau de Hartig est encore vivant et de petits amas de mycélium protégés dans des microsites favorables (Garbaye 1991).

Le système racinaire des arbres se différencie en racines longues, ayant un potentiel de croissance illimité, à partir duquel se développent de manière saisonnière des racines plus fines, produisant à leur tour des radicelles. Ce sont les racines fines de deuxième ou troisième ordre, qui se prêtent à la mycorhization. Les poils racinaires prolifèrent sur la surface qui se libère juste en retrait de l'apex, formant une étendue susceptible de rentrer en contact avec un mycélium. Le réseau de Hartig ne peut se développer que dans cette zone racinaire nouvellement formée ou dans des racines latérales émergentes. En effet, au fur et à mesure de la croissance de la racine, la paroi des cellules végétales se lignifie, ne permettant plus la pénétration des hyphes (Smith & Read, 2008).

Des molécules signales sont produites précocement, par la plante et le champignon, entraînant une cascade de réponses conduisant au contact, à l'adhésion et éventuellement à la symbiose (Martin *et al.*, 1997). Les racines sécrètent des composés dans leur environnement immédiat, dont certains pourraient jouer le rôle d'attracteurs pour le champignon, par chimiotropisme sélectif (Horan & Chilvers, 1990). L'élucidation des mécanismes de reconnaissance précoces entre les champignons et la plante a pu progresser grâce à l'association *in vitro* de plantules d'arbres aux mycéliums. Des protéines de la paroi cellulaire du champignon, appelées hydrophobines, jouent un rôle dans la reconnaissance de la racine par les hyphes et dans leur adhésion (Tagu & Martin, 1996 ; Martin & Tagu, 1999). La sécrétion d'auxine fongique induit la formation de racines latérales chez la plante, et favorise de ce fait l'établissement de la symbiose (Gay *et al.*, 1994).

Les expériences d'inoculations des semis de plusieurs espèces ont permis d'apprécier l'efficacité de l'intensité de la colonisation EcM sur la croissance des plants obtenus qui était plus haute. La mycorhization peut s'établir soit par l'intermédiaire de spores soit par le mycélium fongique. Cependant la colonisation par les EcMs des racines fongiques est plus importante (61–65%) lorsque les plants sont inoculés par le biais des spores qu'avec mycélium (35–37%) (Rai & Varma, 2011). De plus, l'expérience de Turjaman *et al.* (2007) a révélé un gain de poids sec deux fois plus important après 7 mois de croissance lors de la mycorhization des plants.

La mycorhization entraîne un changement morphologique des racines. Deux types de stratégie de colonisation des racines par les champignons ectomycorhiziens sont rapportés par Van der Heijden & Kuyper (2003) qu'ils ont dénommés : « root manipulation » et « root replacement ». Dans le premier cas, la racine continue de pousser lors de la mycorhization. Le taux de colonisation est assez faible et le manteau est fin. Cependant les auteurs ont mis en évidence que dans ce cas, le rapport de N/P transloqué du champignon vers la plante est très important.

Les Cortinaires et Hebelomes en sont des exemples. Dans le cas de la stratégie de « root replacement », les racines sont courtes, cela sous-entend une capacité moindre à prélever les nutriments. Une symbiose efficace devrait permettre à ces racines courtes d'acquérir autant de nutriments que les plus longues grâce aux capacités d'absorption du champignon associé. Cependant, dans ce cas, le taux de colonisation de la racine par le champignon est important et le manteau fongique est épais. Le champignon se développe donc davantage comparativement au premier cas et mobilise une grande quantité d'azote pour sa propre croissance, transférant peu de nutriments à la racine. C'est le cas pour les Laccaires et Paxilles.

Le taux de colonisation de la racine par le champignon n'est donc pas forcément un bon marqueur de l'efficacité de la symbiose. En plus d'être espèce dépendant, ce phénomène peut être renforcé par des conditions environnementales. Plus les conditions azotées sont limitées au sein d'un sol, moins le champignon transférera de composés azotés à la plante et l'échange devient alors coûteux pour la plante. Cela a été démontré grâce à des déterminations du fractionnement isotopique ^{15}N dans les différentes composantes du système symbiotique (Robbie & Colpaert, 2003). Il en est de même si les conditions de lumière sont limitées ; la photosynthèse est réduite et la plante se carence en carbone en transférant des composés carbonés au champignon. Par ailleurs, la fertilisation accrue peut affecter les plantes en diminuant la diversité des espèces fongiques et supprimant ainsi les atouts autres que ceux d'ordre trophique, apportés par ces champignons (Lilleskov *et al.*, 2001).

3.7.6. Durée de vie de la mycorhize et du mycélium extraracinaire.

La durée de vie de la mycorhize est étroitement liée à la sénescence des cellules végétales impliquées dans le réseau de Hartig, qui précède de peu celle de tout le réseau de Hartig. Dans les parties âgées de la racine, les hyphes peuvent pénétrer dans les cellules corticales (Nylund *et al.*, 1982). Dans un premier temps, la racine garde le potentiel de produire des bourgeons latéraux, et le mycélium celui de continuer à croître. La plus grande longévité (980 jours) a été observée chez les mycorhizes des racines sans branchements émergeant directement de la racine longue, situées à une profondeur de 40-85 cm à l'abri du gel hivernal (Majdi *et al.*, 2001). Des cellules sénescents ont été observées dans des mycorhizes âgées de 60-85 jours chez *Tylospora* et de 25-50 jours chez *Paxillus involutus* (Downes *et al.*, 1992).

Du côté de la plante, la durée de vie des racines courtes est de 2-3 mois, mais comme la racine longue continue de croître, de nouvelles racines courtes sont générées tout au long de la saison. Les racines latérales qui bourgeonnent juste en retrait de l'apex traversent le manteau déjà

installé et sont de ce fait immédiatement colonisées. Par contre, l'apex de la racine croît un peu plus rapidement que le manteau mycélien, laissant ainsi la possibilité à des nouveaux venus de s'installer. Cette particularité pourrait expliquer la diversité d'espèces et de populations (Perotto *et al.*, 1996) ou de génets (Guidot, 2000) observés côte à côte sur le même tronçon de racine, respectivement de *Calluna vulgaris* (mycorhizes éricoïdes) et *Pinus pinaster* (ectomycorhizes d'*Hebeloma cylindrosporum*).

3.7.7. Rôle des ectomycorhizes

L'association symbiotique entre arbres et champignons telluriques est une règle quasi-générale et qu'elle contribue à l'établissement et à la pérennité de l'écosystème forestier de même qu'à sa productivité (Read, 1991). Les études relatives au fonctionnement de la symbiose ont entériné le constat de diversité sur les bases conceptuelles de la spécialisation et de la complémentarité fonctionnelle : absorption de l'eau, mobilisation et assimilation des nutriments, production de régulateurs de croissance et protection contre les agents pathogènes (Smith & Read 2008).

3.7.7.1. Amélioration du statut hydrique de la plante hôte

Les racines fines superficielles des arbres forestiers se situent dans les dix à vingt premiers centimètres du sol, là où le recyclage des éléments nutritifs est important, et sont totalement soumises à la symbiose ectomycorhizienne (Blaise & Garbaye, 1983 ; Prévost & Pargney 1995; Bakker *et al.*, 2000). Par leurs facultés de développer un vaste réseau mycélien, les champignons symbiotiques permettant aux arbres d'assurer l'absorption de l'eau et des éléments minéraux (Garbaye & Guehl, 1997). Elle revêt ainsi un rôle fondamental dans la physiologie et la croissance des arbres. Elle représente l'interface de la plante et du sol et elle constitue donc un maillon essentiel dans le transfert des éléments du sol vers la plante (Smith & Read, 1997). L'amélioration directe de l'absorption d'eau est chez les ectomycorhizes très importante. Tout d'abord le volume de sol exploré est largement augmenté par l'existence de plusieurs centaines d'hyphes émanant du manteau ectomycorhizien et s'étendant jusqu'à plusieurs dizaines de centimètres de celui-ci (Bowen, 1973). En plus, le très faible diamètre d'un hyphe extramatriciel (environ 2 à 5 μm) qui contraste avec celui d'une racine (100 à 500 μm), permet l'exploitation des microsites du sol. Comme la force capillaire qui retient l'eau à la phase solide du sol est inversement proportionnelle au diamètre des pores, la capacité qu'a le champignon d'accéder à la porosité fine est un avantage décisif lorsque l'eau devient rare et

ne subsiste que dans ce compartiment du sol (Garbaye et Guehl, 1997). Lorsque l'eau devient rare, cette capacité d'accès à la porosité devient fondamentale.

3.7.7.2. La stabilité structurale des sols.

Lors de son développement et plus particulièrement celui du mycélium extramatriciel, elle influence significativement la stabilité structurale des sols (Caravaca *et al.*, 2002) ainsi que la structure de la microflore tellurique non symbiotique ou symbiotique (ex. : rhizobia) et ses caractéristiques fonctionnelles (Frey-Klett *et al.*, 2005 ; Calvaruso *et al.*, 2007) (Fig.10).

Plusieurs études ont largement mis en évidence le grand rôle des ectomycorhizes dans la respiration des sols notamment dans la zone rhizosphérique qui varie de 17% (Fahey *et al.*, 2005) à 70 % (Heinemeyer *et al.*, 2007). Ces écarts des chiffres sont dus aux type de végétation, séries de végétation (précoce et tardif) (Phillips *et al.*, 2012) et aux différentes techniques d'étude (Subke *et al.*, 2006; Bond-Lamberty *et al.*, 2004).

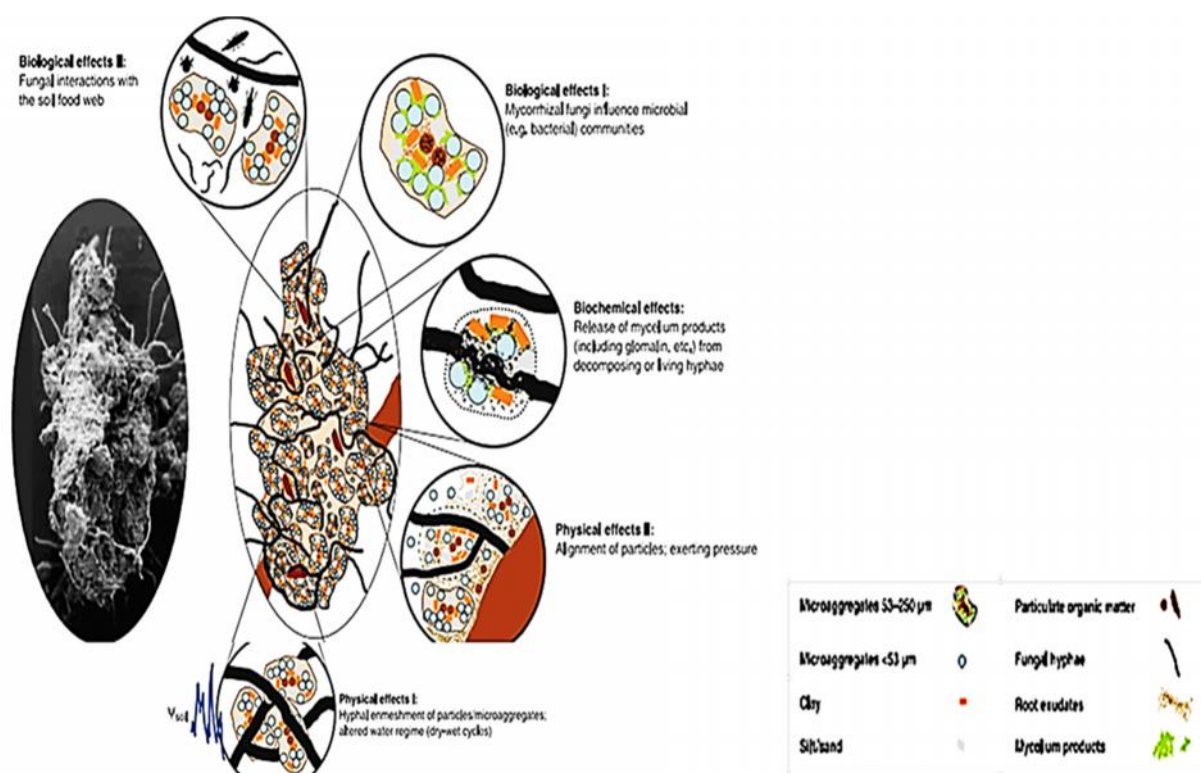


Fig.10. Vue d'ensemble de plusieurs mécanisme (inclure des processus supposés) des services des hyphes mycéliens médiateur et influençant la formation et/ou la stabilité de la balance du sol en macro-agrégats. Les mécanismes sont divisés en processus physiques, biochimiques et biologique (Caravaca *et al.*, 2002).

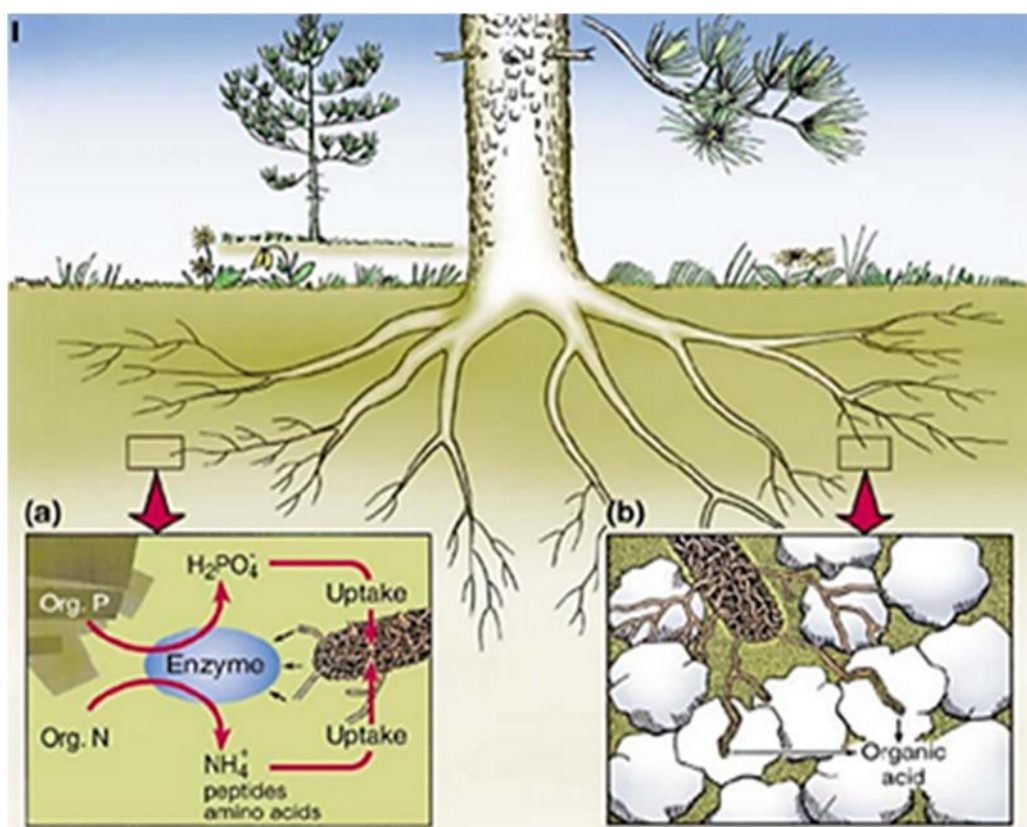
3.7.7.3. L'aspect nutritionnel.

Le champignon ectomycorhizien mobilise dans le sol l'azote et le phosphore présents sous forme inorganique ou organique, qui en temps normal sont inaccessibles à la plante. Par les hyphes extramatriciels, il améliore la nutrition et augmente du volume du sol exploré. La disponibilité augmentée en phosphore (Coleman, 1990), peut jouer un rôle clef dans la modification du statut hydrique des végétaux hôtes et l'amélioration des relations hydriques de ces hôtes, surtout en cas de stress hydrique. La régulation osmotique (combinée ou non à la « 'régulation élastique ») peut être un moyen efficace de modifier le statut hydrique du végétal hôte et de limiter les effets du stress hydrique (perte de turgescence notamment). Les effets positifs de l'ectomycorhization sur la nutrition peuvent avoir un effet concomitant direct ou indirect en permettant même en cas de stress un métabolisme actif, et en autorisant l'accumulation de composés protecteurs. Les composés carbonés prodigués aux champignons seront un élément indispensable à son activité et sa croissance. Les différents transferts entre les deux partenaires se traduisent par un rôle important de la symbiose ectomycorhizienne dans le fonctionnement des écosystèmes et la réalisation des cycles biogéochimiques tels que celui du carbone, de l'azote et du phosphore (Smith & Read, 1997 ; Treseder & Allen, 2000).

2.7.7.3.1. Phosphate inorganique (Pi) (orthophosphate)

La source principale de phosphore pour les végétaux est bien la forme inorganique (Mousain, 1989). Son absorption est significativement améliorée par la symbiose ectomycorhizienne grâce à la prolifération des hyphes mycéliens qui augmentent considérablement le volume de sol prospecté par les racines (Alexander, 1983 ; Abuzinadah et Read, 1986 ; finlay *et al.*, 1992 ; Read, 1997 ; Garbaye et Guehl, 1997 ; Moyersoen *et al.*, 1998 ; Landeweert *et al.*, 2001 ; De Grandcourt *et al.*, 2004). Le champignon est capable de prélever du P bien au-delà de la zone d'épuisement. Grâce à leurs activités phosphatasiques (acides), les champignons ectomycorhiziens hydrolysent des substrats phosphatés (ex. : phosphates d'inositol, polyphosphates inorganiques) peu accessibles directement aux plantes dépourvues d'EcM (Bowen *et al.*, 1975 ; Colpaert & Van Laere, 1996 ; Wallander, 2000 ; Landerweert *et al.*, 2001 ; Fig. 11).

Wallander *et al.* (2002) ont aussi montré que les rhizomorphes (cordons d'hyphes mycéliens) contenaient plus de calcium lorsqu'ils étaient associés à l'apatite et que ce calcium se déposait sous forme de cristaux d'oxalate de calcium à la surface des rhizomorphes.



a : Utilisation d'azote (N) et du phosphore (P) par la voie d'excrétion enzymatique ;
b : mobilisation du phosphore, potassium, calcium et magnésium par la voie d'excrétion d'acide organique.

Fig.11. Utilisation et mobilisation des nutriments par action des EcM
(Landerweert *et al.* 2001).

3.7.7.3.2. Amélioration de l'absorption de l'ammonium.

Plassard *et al.* (1997) ont fait ressortir les grandes capacités d'absorption du champignon en rapport à la plante pour l'ammonium et par conséquent que l'association fongique permettait d'augmenter les capacités de prélèvement de la plante. Pour exemple, les champignons qui produisent un abondant réseau d'hyphes extramatriciels comme *Paxillus involutus* ou *Suillus bovinus* présentent des taux d'absorption du phosphore plus élevés (Coalpert *et al.*, 1999; Van Tichelen & Coalpert, 2000). De plus, les capacités du système symbiotique seraient plus élevées que celles cumulées des deux partenaires.

3.7.7.3.3. Décomposition de la matière organique

Les symbiotes fongiques ont aussi la capacité de décomposer des substrats tels que la matière organique contenue dans la litière (Bending & Read, 1995 ; Perez-Moreno *et al.*, 2000), le pollen (Perez-Moreno et Read, 2001), les nématodes et collemboles (Klironomos & Hart, 2001;

Perez- Moreno & Read, 2001) et de transférer une partie importante de ces nutriments à la plante. En ce qui concerne la litière, Perez-Moreno & Read (2000) rapportent que dans l'association de *Paxillus involutus* - *Betula pendula* mobilise 37% du phosphore et entre 0,1 et 14% d'azote selon le type de litière (hêtre, bouleau ou pin). Les plants mycorhizés présentent alors 3 fois plus de phosphore et 4 fois plus d'azote que les plants non mycorhizés.

3.7.7.4. Protection de l'hôte contre les pathogènes.

La protection des plantes hôtes par les champignons est un fait avéré. En forêt, les racines courtes des jeunes semis sont, dès leur naissance, colonisées par des champignons mycorhiziens. La mycorhizosphère, définie comme l'espace entourant immédiatement la mycorhize mais comprenant aussi la zone où se développe le mycélium extramatriciel, héberge grand nombre d'autres micro-organismes. Ces derniers peuvent n'avoir aucun effet sur la plante, avoir un rôle néfaste ou au contraire un rôle bénéfique (Schönhar, 1987). Le champignon symbiotique ectomycorhizien joue un rôle important dans la protection de son partenaire autotrophe contre des pathogènes et les agressions environnementales.

Zak (1964) et Marx (1972) ont observé la capacité des champignons ectomycorhiziens à protéger les racines par différentes voies :

- Le manteau des ectomycorhizes agit comme une barrière mécanique contre les pathogènes qui tenteraient de pénétrer dans la racine. La racine elle-même construit un autre obstacle mécanique grâce à la paroi externe des cellules de l'épiderme ou des cellules subérifiées. Le manteau mycorhizien est un obstacle unique à la pénétration des pathogènes par la formation d'un réseau d'hyphes enchevêtrées et agglomérées, recouvrant aussi bien les méristèmes apicaux que les zones corticales (Marx, 1972). De plus, la partie active du manteau agit aussi comme une barrière physiologique en dégradant les toxines et les enzymes produites par les pathogènes pour dégrader les tissus des racines (Damm & Unestam, 1997) ;

- Les champignons mycorhiziens peuvent produire des substances antibiotiques. Ces observations ont essentiellement été effectuées en culture pure ou sur des carpophores. Marx (1972) a donné une liste des champignons ectomycorhiziens capables de produire des antibiotiques et une liste de leurs effets sur les pathogènes du sol. Bien que beaucoup de champignons ectomycorhiziens présents dans les pépinières ne soient pas considérés comme producteurs d'antibiotiques, il n'est pas impossible qu'ils puissent acquérir ces propriétés dans certaines circonstances (Duchesne *et al.*, 1988) ;

- Les champignons ectomycorhiziens agissent contre les pathogènes par compétition dans l'utilisation des substances carbonées exsudées par la racine. La présence de champignons symbiotiques limite la quantité totale de substances exsudées par la racine et utilisables par les pathogènes. La plupart des exsudats de la racine doivent passer par le réseau de Hartig et le manteau. Les exsudats non utilisés par les champignons ectomycorhiziens, ou les métabolites qu'ils produisent et excrètent eux-mêmes, pourraient avoir un effet contre les pathogènes.

La présence de *Pisolithus tinctorius*, *Thelephora terrestris* et *Laccaria laccata* a permis de réduire l'impact de champignons pathogènes sur des plantules de Pin. Cet effet a été attribué à la barrière physique que représente le manteau fongique (Marx, 1973) ou à la production de composés phénoliques dans les tissus végétaux en réponse à la présence du symbiote (Sylvia & Sinclair, 1983). Une autre étude menée sur *Pisolithus tinctorius* a mis en évidence la production par le champignon de deux antibiotiques, qui ont été appelés pisolithin A et B.

3.7.7.5. Déterminisme hormonale.

Un grand nombre de micro-organismes, bactéries et champignons sont capables de produire des hormones végétales (Young *et al.*, 1991) et peuvent ainsi influencer le développement des plantes. Karabaghli *et al.* (1997) rapportent que le partenaire fongique au sein du partenaire végétal contribue au déterminisme hormonal. C'est, en particulier, le cas des champignons ectomycorhiziens. Selon les mêmes auteurs, L'auxine fongique participe certainement à l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne, vraisemblablement en interaction avec d'autres signaux. De plus, son action directe sur la plante n'est sans doute pas limitée spatialement à la zone des racines située à proximité du champignon puisque cette substance est connue pour son rôle de médiateur agissant à distance de son site de production. Il en résulte un bouleversement de l'équilibre hormonal qui se répercute à la plante entière et modifie toute sa physiologie.

Si l'action d'ABA produite par le champignon sur la régulation stomatique n'est aujourd'hui que suggérée, Morte *et al.* (2001) ont précisé que la symbiose mycorhizienne modifie la sensibilité stomatique à l'ABA et/ou les quantités d'ABA transférés vers les feuilles.

3.7.7.6. Protection contre les métaux lourds.

Au cours de l'établissement de la symbiose, la physiologie de la plante hôte est transformée aboutissant à des modifications qualitatives et quantitatives au niveau de la composition des exsudats racinaires. Ces changements dans les apports trophiques facilement métabolisables par les micro-organismes du sol, matérialisent deux compartiments microbiens caractérisés par une structure et une diversité fonctionnelle qui leur est propre, à savoir le compartiment mycorrhizosphérique soumis à l'activité de la mycorhize *sensu stricto* et le compartiment hyphosphérique soumis à l'activité du mycélium extramatriciel issu de la mycorhize (Linderman, 1988 ; Garbaye, 1991). De manière plus directe, les champignons ectomycorhiziens emploient deux stratégies pour faire face à la pollution par les métaux (Garbaye, 2013) :

- La première, appelée stratégie d'évitement ou de résistance, consiste à réduire la quantité de métaux entrant dans la cellule en les précipitant à l'extérieur de la cellule, en augmentant leur efflux, ou en diminuant leur absorption, notamment grâce à la densité du manteau fongique qui représente une véritable barrière physique (Colpaert & Van Assche, 1993). Ce rôle filtre des hyphes mycéliennes sous-entend que le champignon est capable de se protéger contre ces métaux et de les immobiliser pour éviter leur transfert vers la plante (Mehrag, 2003).
- La seconde stratégie, dite de séquestration ou de tolérance, consiste à transloquer les métaux dans des organes spécifiques de la plante ou du champignon qui présentent des activités métaboliques limitées ou dans des compartiments subcellulaires tels que les vacuoles.

Sur le plan économique, cette symbiose est d'une importance considérable (Jones *et al.*, 1991 ; Durall *et al.*, 1994). En effet, elle concerne les principales familles d'Angiospermes des forêts boréales et tempérées à forte valeur économique, dont les Fagaceae, les Pinaceae et les Salicaceae (Smith & Read 2008).

3.7.8. La communauté ectomycorhizienne

Bien que les recherches sur la structure des populations des ectomycorhizes aient débutées depuis plusieurs décennies, sa compréhension reste faible (Bonello *et al.*, 1998 ; Peay *et al.*, 2010). Il est établi qu'une communauté ectomycorhizienne est composée de plusieurs taxons, mais que quelques-uns seulement représentent la majorité de la biomasse épigée (Dahlberg *et*

al., 1997) et sont très abondants pour laisser la majorité d'espèces rares (Richard *et al.*, 2005 ; Di Marino *et al.*, 2009). Par exemple, dans un inventaire effectué sur six ans, Dahlberg *et al.*, (1997) remarquent que plus de la moitié des espèces recensées avaient été observées au cours d'une seule année et seulement sept espèces (sur 47) ont été observées sur les six années d'étude.

3.7.8.1. Les facteurs déterminant les communautés ectomycorhiziennes

Les facteurs qui influencent le développement de ces communautés et le maintien d'une telle diversité sont encore mal connus. Des facteurs abiotiques, comme le pH ou le statut azoté du sol, ont été identifiés comme influençant la structure des communautés d'ectomycorhizes (Dighton & Skeffington 1987 ; Jany *et al.* 2002 ; Erland & Taylor 2002). Les travaux d'Erland & Taylor (2002) révèlent également que des espèces d'ectomycorhizes se distinguent par leur aptitude à exploiter les éléments du sol ; ce caractère pourrait expliquer leur répartition en niche écologique. Sur les bases conceptuelles de la spécialisation et de la complémentarité fonctionnelle : absorption de l'eau, mobilisation et assimilation des nutriments, production de régulateurs de croissance et protection contre les agents pathogènes, des études relatives au fonctionnement de la symbiose ont entériné le constat de diversité des communautés ectomycorhiziennes (Smith & Read, 1997; Baxter & Dighton ; 2001; Dahlberg ; 2001).

Selon Courty *et al.* (2010), les structures taxonomiques de la communauté d'EcM sont influencées par (Fig.12) :

- D'une part, la phénologie de l'arbre déterminée par les saisons (présence ou absence de feuilles utilitaires, cassure du bourgeon, sénescence de la feuille, périodes d'allongement de la pousse, augmentation de la racine ou activité du cambium, carbone, l'allocation modèle, organes en voie de développement comme évier du carbone, ...etc.). L'efficacité photosynthétique qui détermine le statut alimentaire de l'arbre de ce fait la quantité de photosynthates disponible ; du statut nutritionnel de la plante pour l'eau, phosphore, l'azote ; des propriétés du sol (pH, composition minérale et qualité de la matière organique).
- D'autre part, la structure utilitaire de la communauté EcM dépend de sa structure taxonomique et les différents symbiotes affichent des profils différents d'activités potentielles, sur des propriétés physico-chimiques du sol. La disponibilité d'éléments nutritifs est déterminée par les propriétés du sol et par la structure utilitaire de la communauté EcM qui permet la solubilisation des minéraux et la déchéance enzymatique de la matière organique.

Alors, la totalité d'éléments nutritifs mobilisée par la communauté EcM détermine directement la nutrition minérale de l'arbre, lequel à son tour contrôle l'efficacité de la photosynthèse, qui referme entière la boucle d'alimentation des deux partenaires (Courty *et al.*, 2010).

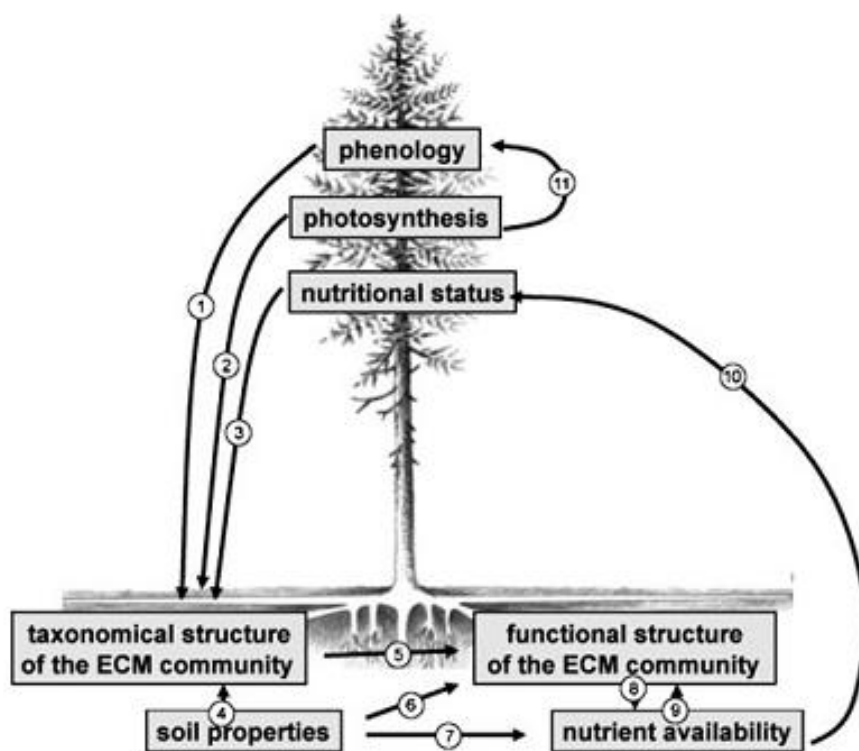


Fig 12. Représentation Synthétique des rapports causaux dans l'établissement des ectomycorhizes dans les écosystèmes forestiers (les nombres entourés se rapportent aux nombres gras dans la légende). Parce que les champignons EcM ont diverses exigences alimentaires et écologiques, la structure taxonomique de la communauté EcM est influencée par la phénologie de l'arbre (1 saisonnier. L'efficacité photosynthétique (2 : quantité de photosynthates disponible) ; (3 : eau, éléments minéraux satisfaits par la racine) ; et propriétés du sol (4 : composition minérale et qualité de la matière organique). La structure utilitaire de la communauté EcM en premier dépend de sa structure taxonomique (5) parce que les différents symbiotes affichent des profils différents d'activités potentielles, mais aussi sur les propriétés physico-chimiques du sol (6) et sur la disponibilité d'éléments nutritifs (9) qui est à son tour déterminée par les propriétés du sol (7) et par la structure utilitaire de la communauté EcM (8 solubilisation des minéraux et dégradation enzymatique de la matière organique). Alors, la totalité d'éléments nutritifs mobilisée par la communauté EcM détermine directement la nutrition minérale de l'arbre (10), lequel à son tour contrôle l'efficacité de la photosynthèse (11), qui referme entièrement la boucle d'alimentation en arrière (Courty *et al.* 2010)

3.7.8.2. Le concept de "wood-wide web".

Les arbres d'une forêt sont connectés grâce à l'existence d'un réseau mycorhizien formant de véritables synapses au sein de l'écosystème forestier : c'est le concept de "wood-wide web" de Helgason *et al.* (1998, Fig. 13). Le mycélium extramatriciel forme un réseau d'hyphes reliant plusieurs plantes entre elles. Des expériences de marquage ont permis de montrer qu'il existait un transfert de carbone et autres nutriments de plante à plante par l'intermédiaire de ces hyphes (Read *et al.*, 1988). Ce processus permet un gain d'énergie important lors du développement de nouvelles plantules notamment dans des sites perturbés. Il permet aux plantes dites «de lumière» de se développer dans des sites sombres grâce aux apports de carbone d'une plante voisine (Griffiths *et al.*, 1991). De plus, ces connexions réduisent la compétition entre plantes pour l'acquisition des ressources (Amaranthus & Perry, 1994). He *et al.* (2003) ont fait une synthèse des connaissances concernant le transfert de composés entre plantes connectées par un réseau d'hyphes extramatricielles. Les données présentées ont été obtenues grâce à des expériences de marquage isotopique ou radioactif. Ce transfert a été démontré aussi bien pour des formes azotées comme l'ammonium ou le nitrate, que pour le carbone ou le phosphore.

Bien que ces études aient été menées en laboratoire du fait de la fragilité du réseau mycélien dans les sols forestiers, il a tout de même été prouvé que ces systèmes de connexion existaient dans la nature (Onguene *et al.*, 2002). Les auteurs ont montré que la survie de plantules de *Parabelinia bifoliata* placées en contact avec des racines d'arbres adultes mycorhizées, étaient bien supérieures à celle des plantules isolées, et ce, grâce à la colonisation des nouvelles plantules par le réseau mycélien préexistant au sein du système racinaire des arbres adultes environnants.

Querejeta *et al.*, (2003) ont montré qu'il existait aussi un transfert d'eau de la plante vers le champignon. En effet, en fournissant de l'eau contenant le traceur Lucifer Yellow carbohydrazide seulement à la partie supérieure non mycorhizée d'un système racinaire en microcosme, la fluorescence du marqueur est détectée le lendemain matin dans la mycorhize et les hyphes extramatriciels du champignon associé. Ce transfert se produit seulement la nuit et est symbiose-spécifique, il ne se produit pas lorsque la plante est mise en présence d'organismes non mycorhiziens.

Lors de son évolution très complexe, le même partenaire fongique peut être associé avec différentes plantes hôtes, en ayant différente structure et fonction pendant qu'une espèce végétale peut être colonisée par différentes espèces de champignon mycorhizien. Il y a plusieurs

exemples d'ectomycorhizes (EcM) et même mycorhizes à arbuscule (AMF) avec un lien hyphal établi entre différentes plantes et plantules de la même espèce (Brownlee *et al.*, 1983) ou d'espèces différentes (Molina *et al.*, 1992 ; Arnebrant *et al.*, 1993 ; Simard *et al.*, 2002 et Ishida *et al.*, 2007).

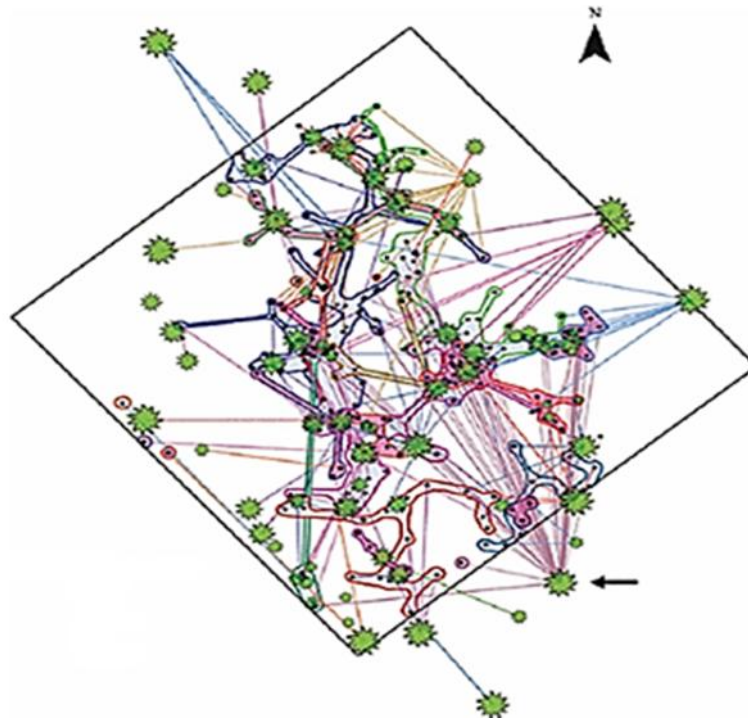
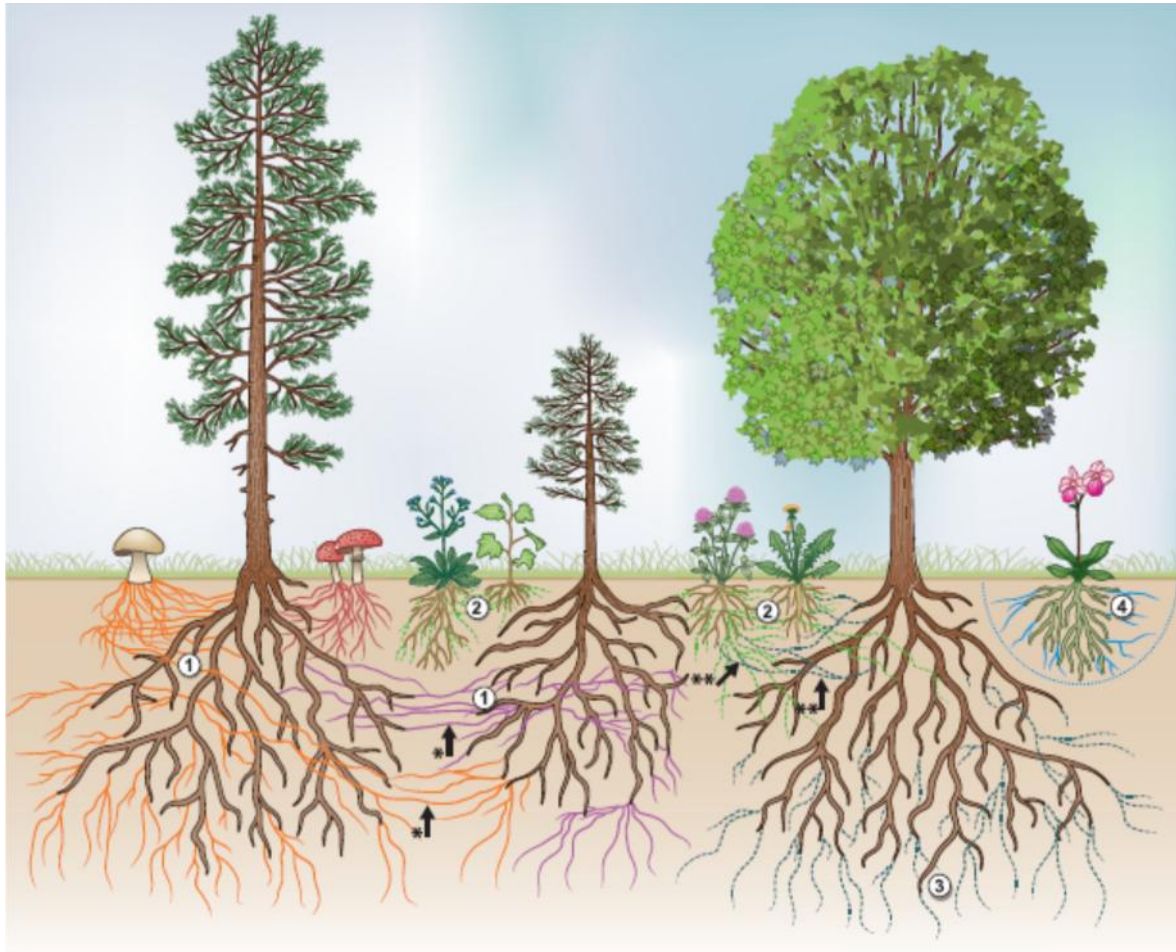


Fig.13. Interconnexion des arbres d'un peuplement à travers le réseau mycélien commun (le 'Wood-Wide Web' (Simard *et al.*, 1997).

Ce processus permet le transfert d'éléments nutritifs ainsi que le carbone entre les différentes plantes hôtes dans un même écosystème (Duddridge *et al.*, 1980 ; Finlay & Read, 1986 ; Ekblad & Huss-danell, 1995 ; Watkins *et al.*, 1996 ; Simard *et al.*, 1997 a, b; MC Kendrick *et al.*, 2000). Ce processus est surtout vrai dans le cas des symbioses ectomycorhiziennes d'espèces de champignons généralistes (ex. : Thelephoraceae et Russulaceae) qui sont dominants et peuvent relier plusieurs espèces d'arbres (Horton & Bruns, 1998 ; Peay *et al.*, 2009 ; Diédhiou *et al.*, 2010) (Fig.14).



1) Arbres formant des ectomycorhizes (avec des traits plein) qui sont inter connecté entre eux ; 2) différents arbres et plantes herbacées ; 3) formant des endomycorhizes aussi reliés par le réseau mycélien (trait en tiret) ; 4) des formes de mycorhize d'orchidacée non connecté.

Fig. 14. Représentation de la communauté végétale et des hypothétiques associations (Ursus Kaufmann *in* Van der Heijden *et al.*, 2015).

Les jeunes plants d'espèces ectotrophes ainsi connecté aux arbres matures de la même espèce ou d'espèces différentes par un réseau ectomycorhizien, vont dans certains cas améliorer leur croissance et leur survie (Alexander *et al.*, 1992 ; Newbery *et al.*, 2000 ; Onguene & Kuyper, 2002).

Un seul genet de champignon peut former des ectomycorhizes avec plusieurs arbres. Les éléments nutritifs peuvent circuler d'un arbre à l'autre, ceci a été démontré pour le carbone et pour le phosphore grâce à des traceurs isotopiques stable (^{13}C) ou radioactifs (^{32}P). Ceci remet en cause les concepts de l'écologie des communautés végétales : il faut tenir compte des interactions mutualistes en plus des relations de compétition. En contrepartie, l'organisme

hétérotrophe reçoit environ 15 à 50% des substances carbonées primaires (glucose et fructose) produites par la plante lors de la production primaire (Fogel & Hunt, 1979 ; Vogt *et al.*, 1982).

3.7.8.3. Richesse et diversité de la communauté ectomycorhizienne.

Dans les écosystèmes forestiers, la richesse et la diversité des communautés ectomycorhiziennes contrastent fortement avec le faible nombre d'espèces ligneuses. Plusieurs dizaines d'espèces fongiques sont couramment associées à un même arbre et d'un arbre à l'autre, l'hétérogénéité du cortège fongique porte cette estimation à plusieurs centaines d'espèces à l'échelle d'un peuplement. Cette diversité s'exprime également d'un point de vue morphologique (Agerer, 1987-2006).

Les communautés de champignons ectomycorhiziens sont impliquées dans la dynamique des groupements végétaux dans les forêts tempérées, et plus particulièrement encore dans les forêts méditerranéennes, des centaines d'espèces fongiques participent à la constitution d'assemblages (i) diversifiés à l'échelle locale, (ii) d'une grande variabilité dans l'espace (*patchiness*) et (iii) dynamiques dans le temps (Horton & Bruns 2001, Kennedy 2010).

Certains travaux révèlent aussi que la diversité spatiale et temporelle des espèces ectomycorhiziennes repose en partie sur leur aptitude à exploiter les éléments du sol, expliquant ainsi leur répartition hétérogène en niche écologique (Luis *et al.*, 2005 ; Courty *et al.*, 2006). Ainsi, différents champignons ectomycorhiziens, issus d'une même niche écologique, peuvent exprimer différentes activités enzymatiques, illustrant la complémentarité fonctionnelle de ces espèces. Par ailleurs, une même espèce peut également s'adapter d'un point de vue fonctionnel à son environnement pédoclimatique.

3.7.8.4. Succession des communautés mycorhiziennes

Dans les successions primaires comme dans les successions secondaires, les communautés de champignons ectomycorhiziens se succèdent dans le temps et dans l'espace selon l'âge des formations végétales (Dighton & Mason, 1985 ; Lilleskov & Bruns, 2003 ; Henry 2014). Les échanges trophiques entre plantes que permet le réseau ectomycorhizien est impliqué dans les successions primaires (Nara, 2006) et secondaires (Simard *et al.*, 1997 ; Simard & Durall 2004, Bingham & Simard 2012). Les champignons qui apparaissent en premier peuvent persister, régresser ou disparaître en laissant la place à d'autres. Plusieurs travaux suggèrent que les symbiotes fongiques s'installent en fonction de l'âge des arbres selon un processus de

succession et/ou d'addition (Garbaye *et al.*, 1986 ; Dighton & Mason, 1985 ; Chilvers *et al.*, 1987 ; Bâ *et al.*, 1991 ; Read, 1997). Plusieurs études ont mis aussi en évidence la succession d'espèces mycorhiziennes durant la saison sur un même système racinaire (Vander Heijden *et al.*, 2000 ; Corcobado *et al.*, 2015). Les mycorizhes de *Lactarius* et *Paxillus*, absents en été, sont apparus en automne, alors qu'*Hebeloma* et *Inocybe* étaient plus abondants en automne dans l'étude de Vander Heijden (2000). Bien que la croissance des racines s'arrête (ou ralentisse) pendant l'hiver, certains mycélia extraracinaires ont la faculté de continuer à pousser, comme celui de *Telephora terrestris*. Ce champignon, en terrain submergé pendant la mauvaise saison, voit son mycélium disparaître, mais se régénère à partir des rhizomorphes qui ont survécu, dès que les conditions s'améliorent (Coutts & Nicholl, 1990a). Par contre, le mycélium de *Laccaria laccata* n'est plus visible à partir de novembre (Coutts & Nicholl, 1990b).

La dynamique de la composition spécifique des symbiotes fongiques se pose dans les formations végétales en évolution et n'est à ce jour pas totalement élucidé. Cependant, il est établi que l'âge des arbres, la composition et la structure du sol, la disponibilité en nutriments, les formes d'humus, la litière, la fermeture de la canopée, la strate herbacée sont autant de facteurs évoluant avec l'âge du système et susceptibles d'influer sur les micro-organismes du sol.

A l'échelle d'un écosystème, il existe une dynamique temporelle et spatiale des populations de champignons ectomycorhiziens. Frankland (1998) a défini le phénomène des successions des champignons ectomycorhiziens au cours du temps comme des changements dirigés, dans la composition, l'abondance relative et la distribution spatiale des espèces constituant une communauté. Les successions se traduisent par des phénomènes de colonisation et de disparition d'espèces différentes qui aboutissent théoriquement à la fin à un stade d'équilibre stable ou climax. Les premières études ont toutes été basées sur le suivi au cours du temps, de l'apparition-disparition des carpophores des espèces qui fructifient. Il est ainsi apparu qu'il existe au cours de la succession une gradation dans l'apparition-disparition des champignons ectomycorhiziens. Plusieurs études, comme celle de Dahlberg et Stenlid (1995), se sont attachées à décrire la dynamique des populations fongiques en fonction du vieillissement du peuplement forestier. En règle générale, la diversité fongique augmente au cours du temps lors des stades précoces, via le recrutement de nouvelles espèces, puis la diversité des carpophores diminue (Selosse, 2001). S'il est bien établi que la répartition des types mycorhiziens est en fonction du climax, en forêt, on distingue deux types de succession telles que décrites par Selosse (2001) :

- les successions primaires, c'est-à-dire l'établissement de la forêt ex-novo (sur sol brut de montagne, sur alluvions nouvellement déposée...)
- les successions secondaires, résultant de fortes perturbations naturelles ou d'origine anthropiques (coupes rases, incendies, inondations).

En forêt, les stades de succession primaire ont été étudiés par de nombreux auteurs et plusieurs observations ont été effectuées en plantations. Ainsi, la succession temporelle des espèces ectomycorhiziennes a été observée par Mason *et al.* (1982), Deacon *et al.* (1983) ainsi que par Fleming (1983), sur la base des apparitions successives des sporophores autour d'arbres nouvellement plantés. Ils ont proposé un modèle d'évolution de la mycoflore en fonction de l'âge des plantations (Fig.15) :

- le stade précoce (early-stage), qui comprend des représentants des genres *Hebeloma*, *Thelephora*, *Laccaria*, *Inocybe*, ...etc., suivrait la plantation et durerait de quatre à cinq ans.
- le stade tardif (late-stage), où l'on retrouve des représentants des genres *Cortinarius*, *Leccinum*, *Russula*, *Tricholoma*, ...etc., n'apparaîtrait qu'après cinq voire dix ou quinze ans.

Cependant, la dichotomie de ce modèle a été remise en question par l'existence d'espèces multi-stades (multi-stage), pouvant être présentes à tous les stades de développement de la forêt, comme relevé par Danielson & Pruden (1989), Kranabetter & Wylie (1998) et Senn-Irlet & Bieri (1999). Dans cette dernière étude, *Laccaria laccata* a fructifié bien plus abondamment dans les parcelles de forêt âgée que dans les jeunes, alors que cette espèce est considérée comme typiquement colonisatrice, il s'agirait donc d'une espèce multi-stade.

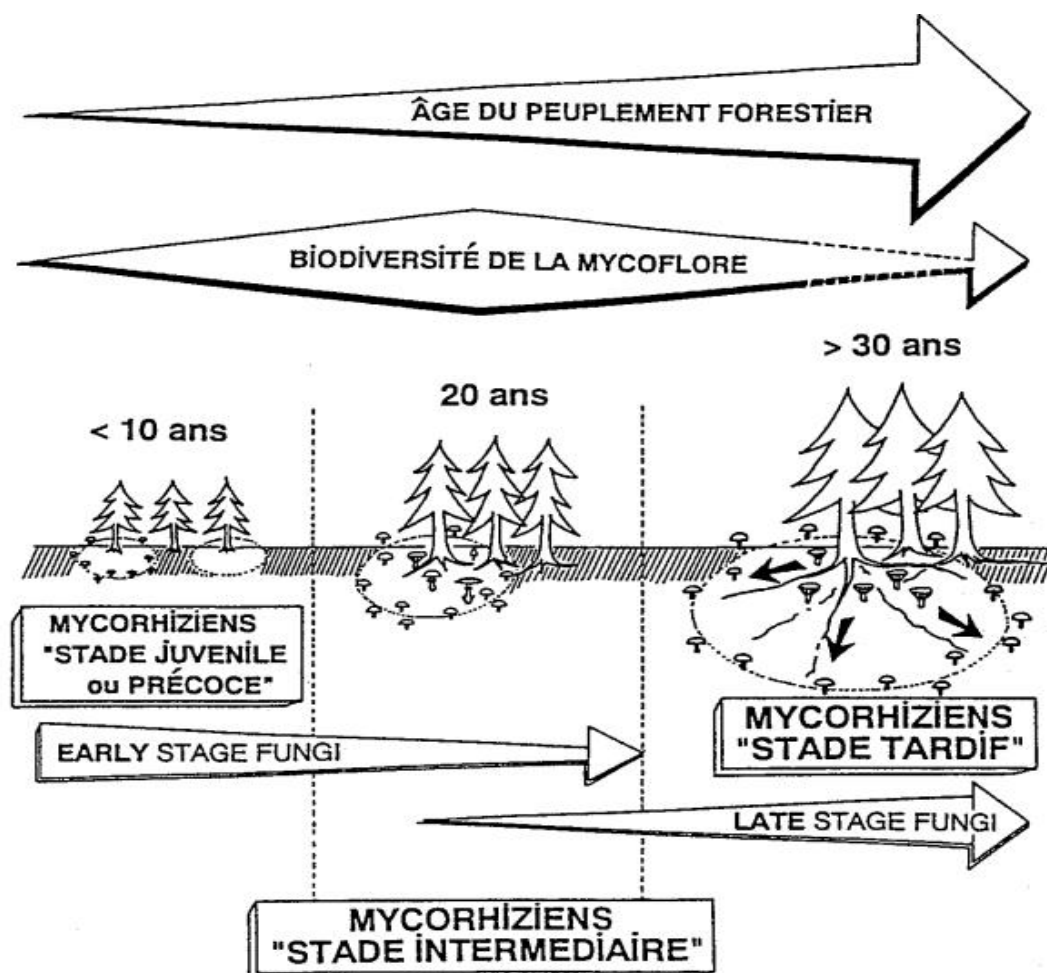


Fig. 15. Successions fongique en fonction du vieillissement forestier. Le diagramme est basé sur des carpophores et définit des espèces de stades précoces et tardifs (Last *et al.*, 1987 in Selosse, 2001)

3.7.8.5. Rôles des communautés ectomycorhiziennes dans l'écosystème forestier.

Du point de vue des bénéfices pour la plante hôte, le concept de la multifonctionnalité de la symbiose mycorhizienne a été introduit par Newsham *et al.*, (1995). Selon ce concept, chaque espèce mycorhizienne ne peut à elle seule assurer tous les effets positifs de la symbiose, comme l'accroissement de l'approvisionnement en nutriments, une meilleure récupération après un stress, une protection contre les parasites et les bénéfices non nutritionnels.

Du point de vue de la plante, la grande diversité de communautés et populations de champignons symbiotiques sur son système racinaire serait favorable. Des expériences ont permis de montrer que les champignons s'associant avec diverses espèces d'arbres et qui entretiennent un mycélium extraracinaire étendu présentent une capacité de transférer du

carbone (notamment, mais probablement d'autres nutriments) d'un arbre à l'autre (Finlay & Read 1986). C'est observations ont été constatées aussi *in situ* (Simard *et al.*, 1997) même entre espèces végétales différentes (Mc Kendrick *et al.*, 2000).

Références bibliographiques.

- Abuzinadah R. A., Read D. J. 1986. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. III. Protein utilization by *Betula*, *Picea* and *Pinus* in mycorrhizal association with *Hebeloma crustuliniforme*. *New Phytologist*, 507-514.
- Adouane M. 2011. Diversité des macromycètes et des mycorhizes du chêne-liège dans deux stations du Nord-Est algérien : une subéraie naturelle et une subéraie envahie par *Acacia decurrens* (Willd). Mém. Mag. Ecol. et Envir. Université Badji Mokhtar / Annaba
- Agerer R. (1987–2002). *Colour atlas of ectomycorrhizae*. Schwäbisch Gmünd, Munich: Einhorn-Verlag
- Agerer R. 1995. Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: an attempt towards a natural classification. In: Varma AK, Hock B (Eds). *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 685–734
- Agerer, R 1999. Comparison of the ontogeny of hyphal and rhizoid strands of *Pisolithus tinctorius* and *Polytrichum juniperinum*. *Crypt Bot* 2/3:85–92
- Agerer R. 2001. Exploration types of ectomycorrhizae. A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza* 11:107–114. Doi: 10.1007/s005720100108
- Agerer R. 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycol Prog* 5:67–107. Doi: 10.1007/s11557-006-0505-x
- Agerer R., Iosifidou P. 2004. Rhizomorph structure of hymenomycetes: a possibility to test DNA-based phylogenetic hypotheses? In: Agerer R, Piepenbring M, Blanz P (Eds) *Frontiers in basidiomycete mycology*. IHW-Verlag, Eching, pp 249–302
- Agerer R., Rambold G. 2004–2016 [first posted on 2004-06-01; most recent update: 2011-01-10]. DEEMY – An Information System for Characterization and Determination of Ectomycorrhizae. www.deemy.de – München, Germany
- Alexander I. J. 1983. The significance of ectomycorrhizas in the nitrogen cycle. In Lee J. A., McNeill S., Rorison I. H. (eds.): *Nitrogen as an Ecological Factor*, Oxford, Blackwell: 69-94.
- Amandier L. 2002. La subéraie : biodiversité et paysage. [En ligne]. Vivexpo : biennale du liège et de la forêt méditerranéenne. Colloque biodiversité et paysage, 21 mai 2002, Vivès , Perpignan.
- Amaranthus M. P., Perry D. A. 1994. The functioning of ectomycorrhizal fungi in the field: linkages in space and time. *Plant and soil*, 159(1), 133-140.
- APCOR. 2012. Cork, 2012. Available in: [ww.apcor.pt/userfiles/File/Publicacoes/Anuario APCOR2012.pdf](http://ww.apcor.pt/userfiles/File/Publicacoes/AnuarioAPCOR2012.pdf). Accessed February 7, 2013.

- Arnebrant K., Ek H., Finlay R.D., Söderstrom B. 1993. Nitrogen translocation between *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Seedlings inoculated with *Frankia* sp. and *Pinus contorta* Doug. ex Loud seedlings connected by a common ectomycorrhizal mycelium. *New Phytologist* 124: 231–242
- Ashford A.E., Allaway W.G. 1982. A sheathing mycorrhiza on *Pisonia grandis* R. Br. (Nyctaginaceae) with development of transfer cells rather than a Hartig net. *New Phytol* 90: 511–519
- Bâ A. M., Garbaye J., Dexheimer J. 1991. Influence of fungal propagules during the early stage of the time sequence of ectomycorrhizal colonization on *Afzelia africana* Sm. seedlings. *Canadian Journal of Botany*, 66: 2442-2447.
- Bâ A., Duponnois R., Diabaté M., Dreyfus B. 2011. Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest : méthodes d'étude, diversité, écologie, utilisation en foresterie et comestibilité. IRD Eds, 252 p.
- Bakker M.R., Garbaye J., Nys C. 2000. Effect of liming on the ecto-mycorrhizal status of oak. *Forest Ecology and Management* 126: 121-131
- Barea J.M., Azcon R., Azcon-Aguillar C. 1993. Mycorrhiza and crops. *Adv Plant Pathol* 9:167–189
- Barea J.M., Azcon-Aguilar C. Azcon R. 1997. Interactions between mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms within the context of sustainable soil-plant systems. In: Gange A.C., Brown V.K. (eds.), and *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*. Cambridge, Blackwell Science: 65-77
- Bary A., Garnsey H. E. F. 1887. Comparative morphology and biology of the fungi, mycetozoa and bacteria. Clarendon Press.
- Bellarosa L., Fowler P. W. Lijnen E., Deza M. 2004. Addition patterns in carbon allotropes: Independence numbers and d-codes in the Klein and related graphs. *Journal of chemical information and computer sciences*, 44(4), 1314-1323.
- Bending G. D., Read D. J. 1995. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. *New Phytologist*, 130(3), 401-409.
- Bethlenfalvay G.J., Linderman R.G. 1992. Mycorrhizae in Sustainable Agriculture. Madison, ASA Special Publication, WI, 124 p.
- Bingham M. A., Simard S. W. 2012. Mycorrhizal networks affect ectomycorrhizal fungal community similarity between conspecific trees and seedlings. *Mycorrhiza*, 22(4), 317-326.
- Blaise T., Garbaye J. 1983. Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. *Oecol. Plant.* 18: 165–169
- Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S. T. 2004. Net primary production and net ecosystem production of a boreal black spruce wildfire chronosequence. *Global Change Biology*, 10(4), 473-487.
- Bonello P., Bruns T. D., Gardes M. 1998. Genetic structure of a natural population of the ectomycorrhizal fungus *Suillus pungens*. *New Phytologist*, 138(3), 533-542.
- Bouhraoua R.T., 2003- Situation sanitaire de quelques forêts de chêne liège de l'ouest algérien : étude particulière des problèmes posés par les insectes. Thèse de doctorat d'état en foresterie. Univ. Tlemcen, 290 p + annexes.

- Boullard B. 1982. Brève réponse a une question : que recouvre la notion de mycorhize ? *Colloques de l'INRA*.
- Bowen GD., Bevege D.I., Mosse B. 1975. Phosphate physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizas. In: Sanders FE, Mosse B, Tinker PB (Eds) *Endomycorrhizas*. Academic, New York, pp 241–260
- Boyle C.D., Hellenbrand K.E. 1991. Assessment of the effect of ectomycorrhizal fungi on drought tolerance of conifer seedlings. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 69, 1991, pp. 1764-1771.
- Brown A.D. 1990. *Microbial water stress physiology: principles and perspectives*. London: John Wiley and Sons, 313 p.
- Brownlee C., Duddridge J.A., Malibari A., Read J. 1983. The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter-plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant Soil* 71: 433–444
- Brundrett M. C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New phytologist*, 154(2), 275-304.
- 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 and Soil*, 320 (1-2), 37-77.
- Brunner I., Scheidegger C. 1994. Effects of high nitrogen concentrations on ectomycorrhizal structure and growth of seedlings of *Picea abies* (L.) Karst. *New Phytol* 129:83–95
- Burgess T., Dell B., Malajczuk N. 1994. Variation in mycorrhizal development and growth stimulation by 20 *Pisolithus* isolates inoculated on to *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. *New Phytologist*, 127(4), 731-739.
- Bussotti F., Borghini F., Celesti C., Leonzio C., Cozzi A., Bettini D., Ferretti M. (2003). Leaf shedding, crown condition and element return in two mixed holm oak forests in Tuscany, central Italy. *Forest Ecology and Management*, 176 (1), 273-285.
- Cairney J. W. G., Burke R. M. 1996. Physiological heterogeneity within fungal mycelia: an important concept for a functional understanding of the ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 134(4), 685-695.
- Calvaruso C., Turpault M. P., Leclerc E., Frey-Klett P. 2007. Impact of ectomycorrhizosphere on the functional diversity of soil bacterial and fungal communities from a forest stand in relation to nutrient mobilization processes. *Microbial Ecology*, 54(3), 567-577.
- Canadell J., Jackson R. B., Ehleringer J. B., Mooney H. A., Sala O. E., Schulze E. D. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108 (4), 583-595.
- Caravaca F., Hernandez T., Garcia C., Roldan A. 2002. Improvement of rhizosphere aggregate stability of afforested semiarid plant species subjected to mycorrhizal inoculation and compost addition. *Geoderma*, 108(1), 133-144.
- Castro-Diez P., Villar-Salvador P., Pérez-Rontomé C., Maestro-Martíne, M., Montserrat-Martí G. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees*, 11(3), 127-134.

- Cherbuy B., Joffre R., Gillon D., Rambal S. 2001. Internal remobilization of carbohydrates, lipids, nitrogen and phosphorus in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex*. *Tree Physiology*, 21(1), 9-17.
- 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.
- Cléménçon H. 1997. Anatomie der Hymenomyceten. *Benteli Druck, Wabern-Bern*, 1-996.
- Coleman M. D., Bledsoe C. S., Smit B. A. 1990. Root hydraulic conductivity and xylem sap levels of zeatin riboside and abscisic acid in ectomycorrhizal Douglas fir seedlings. *New Phytologist*, 115 (2), 275-284.,
- Colpaert J. V., Van assche J. A. 1993. The effects of cadmium on ectomycorrhizal *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist*, 123(2), 325-333.).
- Colpaert J. V., Van Laere A., van Assche J. A. 1996. Carbon and nitrogen allocation in ectomycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* L. seedlings. *Tree Physiology*, 16(9), 787-793.
- Colpaert J. V., Van Tichelen K. K., Van Assche J. A., Van Laere A. 1999. Short-term phosphorus uptake rates in mycorrhizal and non-mycorrhizal roots of intact *Pinus sylvestris* seedlings. *New Phytologist*, 143(3), 589-597.
- Conn C., Dighton J. 2000. Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(4), 489-496.
- Corcobado T., Moreno G., Azul A. M., Solla A. 2015. Seasonal variations of ectomycorrhizal communities in declining *Quercus ilex* forests: interactions with topography, tree health status and *Phytophthora cinnamomi* infections. *Forestry*, 88(2), 257-266.
- Courty P. E., Pouysegur R., Buée M., Garbaye J. 2006. Laccase and phosphatase activities of the dominant ectomycorrhizal types in a lowland oak forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(6), 1219-1222.
- Courty P. E., Buée M., Diedhiou A. G., Frey-Klett, P., Le Tacon F., Rineau F., Garbaye J. 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(5), 679-698.
- Coutts M. P., Nicoll B. C. 1990. Waterlogging tolerance of roots of Sitka spruce clones and of strands from *Thelephora terrestris* mycorrhizas. *Canadian journal of forest research*, 20(12), 1894-1899.
- Dahlberg A. 2001. Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytologist* 150: 555-562.
- Dahlberg A., Stenlid J. 1995. Spatiotemporal patterns in ectomycorrhizal populations. *Canadian Journal of Botany*, 73(S1), 1222-1230
- Dahlberg A., Jonsson L., Nylund J. E. 1997. Species diversity and distribution of biomass above- and below-ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in South Sweden. *Can J Bot* 75:1323–1335
- Damesin C., Rambal S., Joffre R. 1997. Between-tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* among Mediterranean habitats with different water availability. *Oecologia*, 111(1), 26-35.
- Danielson R.M., Pruden M. 1989. The ectomycorrhizal status of urban spruce. *Mycologia* 81, 335–341

- Davet P. 1996. Vie microbienne du sol et production végétale. Paris : INRA. Biodiv. Conser. 5: 197-209
- De Grandcourt A., Epron D., Montpied P., Louisanna E., Béreau M., Garbaye J., Guehl J. M. 2004. Contrasting responses to mycorrhizal inoculation and phosphorus availability in seedlings of two tropical rainforest tree species. *New phytologist*, 161(3), 865-875.
- Deacon J.W., Donaldson S.J., Last F.T. 1983. Sequences and interactions of mycorrhizal fungi on birch. *Plant and Soil* 71, 257–262.
- Dell B., Malajczuk N., Bougher N.L., Thomson G. 1994. Development and function of *Pisolithus* and *Scleroderma* ectomycorrhizas formed in vitro with *Allocasuarina*, *Casuarina* and *Eucalyptus*. *Mycorrhiza* 5:129–138
- Dexheimer J. 1997. Etude structurale et fonctionnelle des interfaces entre le champignon et la plant-hôte. *Rev. Forest. F*, 49, 43-56.
- Di Marino E., Montecchio L., Scattoli L., Abs C., Agerer R. 2009. The ectomycorrhizal community structure in European beech forests differing in coppice shoot age and stand features. *Journal of Forestry*, 107(5), 250-259.
- Diédhiou A. G., 2005. Champignons ectomycorhiziens des forêts tropicales d’Afrique de l’Ouest : étude de la compétitivité et analyse de la diversité génétique. Thèse, École nationale supérieure agronomique (Ensa) de Montpellier, 186 p
- Diédhiou A. G., Dupouey J. L., Buée M., Dambrine E., Laüt L., Garbaye J. 2010a The functional structure of ectomycorrhizal communities in an oak forest in central France witnesses ancient Gallo-Roman farming practices. *Soil Biology and Biochemistry*, 42 : 860-862
- Diédhiou A. G., Selosse M.A., Galiana A., Diabaté M., Dreyfus B., Bâ A. M., De Faria S. M., BÉNA G. 2010b. Multi-host ectomycorrhizal fungi are predominant in a Guinean tropical rainforest and shared between canopy trees and seedlings. *Environmental Microbiology*, 2 (8): 2219-2232
- Diédhiou A.G., Verpillot F., Guèye O., Dreyfus B., Duponnois R, Bâ A.M. 2004a. Do concentrations of glucose and fungal inoculum influence the competitiveness of two early-stage ectomycorrhizal fungi in *Azelaia africana* seedlings? *For Ecol Manag* 203:187–194
- Diédhiou A.G., Bâ A.M., Sylla S., Dreyfus B., Neyra M., Ndoye I. 2004b. The early-stage ectomycorrhizal Theleporoid fungal sp. Is competitive and effective on *Azelaia africana* Sm. in nursery conditions in Senegal. *Mycorrhiza* 14:313–322
- Dighton J. 2001. Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host–symbiont culture conditions. *New Phytol.* 152: 139–149.
- Dighton J., Mason P. A. 1985. Mycorrhizal dynamics during forest tree development. *Developmental biology of higher fungi*, 117-139.
- Dighton J., Skeffington R. A. 1987. Effects of artificial acid precipitation on the mycorrhizas of Scots pine seedlings. *New Phytologist*, 107(1), 191-202.
- Donnelly D. P., Boddy L., Leake J. R. 2004. Development, persistence and regeneration of foraging ectomycorrhizal mycelial systems in soil microcosms. *Mycorrhiza*, 14(1), 37-45.

- Downes G., Alexander A., Carney J. 1992. A study of spruce (*Picea stichensis*) ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 122: 141-152.
- 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.
- Duddridge J. A., Malibari A., Read D. J. 1980. Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature*, 287: 834-836
- Duddridge J. A., Read D. J., 1984. The development and ultrastructure of ectomycorrhizas. I. Ectomycorrhizal development on pine in the field. *New phytologist*, 565-573.
- Duponnois R., Garbaye J., Bouchard D., Churin J. L. 1993. The fungus-specificity of mycorrhization helper bacteria (MHBs) used as an alternative to soil fumigation for ectomycorrhizal inoculation of bare-root Douglas-fir planting stocks with *Laccaria laccata*. *Plant and Soil*, 157(2), 257-262
- Durall D. M., Jones M. D., Tinker P. B. 1994. Allocation of ¹⁴C-carbon in ectomycorrhizal willow. *New phytologist*, 128(1), 109-114.).
- Ekblad A., huss-Danell K. 1995. Nitrogen fixation by *Alnus incana* and nitrogen transfer from *A. incana* to *Pinus sylvestris* influenced by macronutrients and ectomycorrhiza. *New Phytologist*, 131: 453-459.;
- Erland S., Taylor A. F. 2002. Diversity of ecto-mycorrhizal fungal communities in relation to the abiotic environment. In *Mycorrhizal ecology*, 163-200.
- Fahey T.J., Siccama T.G., Driscoll C.T., Likens G.E., Campbell J., Johnson C.E., Aber J.D., Cole J.J., Fisk M.C., Groffman S.P., Hamburg S.P., Holmes R.T., Schwarz P.A., Yanai R.D. 2005. The biogeochemistry of carbon at Hubbard Brook. *Biogeochemistry* 75 (1) : 109-176.
- FAO. 2013. Etat des forêts méditerranéennes. FAO Eds. 207p
- Finlay R. D., Read D. J. 1986. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. I. Translocation of ¹⁴C-labelled carbon between plants interconnected by a common mycelium. *New Phytologist*, 103: 143-156.
- Finlay R., Söderström B. 1992. Mycorrhiza and carbon flow to the soil. *Mycorrhizal functioning: An integrative plant-fungal process*, 134-160.
- Fleming L. V. 1983. Succession of mycorrhizal fungi on birch: infection of seedlings planted around mature trees. *Plant and soil*, 71(1-3), 263-267.
- Fogel R., Hunt G. 1979. Fungal and arboreal biomass in a western Oregon Douglas-fir ecosystem: distribution patterns and turnover. *Canadian Journal of Forest Research*, 9(2), 245-256.
- Fortin J. A., Plenchette C., Piché Y. 2008. Les mycorhizes : La nouvelle révolution verte. Editions Multimondes. 148p.
- Frank A.B. 1888. Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorhiza. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 6: 248-269.

- Frank A.B. 1877. Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 2: 123-200.
- Frank A. 1894. Die Bedeutung der Mykorrhiza-pilze für die gemeine Kiefer. *Forst wissenschaftliches Centralblatt* 16: 185-190
- Frankland J. C. 1998. Fungal succession unravelling the unpredictable. *Mycological Research*, 102(1), 1-15.
- Frey-Klett P., Chavatte M., Clauss, M. L., Courrier S., Roux C. L., Raaijmakers J., Garbaye J. 2005. Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads. *New phytologist*, 165(1), 317-328.
- Garbaye J. 1991. Biological interactions in the mycorrhizosphere. *Experientia*, 47(4), 370-375.
- Garbaye J. 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(5), 679-698.
- Garbaye J., Guehl J. M. 1997. Le rôle des ectomycorhizes dans l'utilisation de l'eau par les arbres forestiers. *Revue forestière française*, 49, 110-120.
- Garbaye J., Eltrop L., George E., Guehl J., Vetterlein D., Waringer A., Sun Y.P., Unestam T. 1993. Drought stress and ectomycorrhizas. II- Plant water relations. Neuvième Conférence nord-américaine sur les mycorhizes, Guelph (Ontario, Canada), p. 62.
- Garbaye J., Menez J., Wilhelm M. E. 1986. Les mycorhizes des jeunes chênes dans les pépinières et les régénérations naturelles du Nord-Est de la France. *Acta oecologica.*, 7(1), 87-96.
- Gay G., Normand L., Marmeisse R., Sotta B., Debaud J. C. 1994. Auxin overproducer mutants of *Hebeloma cylindrosporum* Romagnesi have increased mycorrhizal activity. *New Phytologist*, 128(4), 645-657.
- Godbout C., Fortin J. A. 1983. Morphological features of synthesized ectomycorrhizae OF *Alnus crisp* and *A. rugosa*. *New Phytologist*, 94(2), 249-262.
- Gómez-Aparicio L., Zamora R., Gómez J. M., Hódar J. A., Castro J., Baraza E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological applications*, 14(4), 1128-1138.
- Griffiths R. P., Castellano M. A., Caldwell B. A. 1991. Hyphal mats formed by two ectomycorrhizal fungi and their association with Douglas-fir seedlings: a case study. *Plant and soil*, 134(2), 255-259.
- Guidot A. 2000. Populations épigées et souterraines du champignon symbiotique *Hebeloma cylindrosporum* associées au pin maritime : influence de l'habitat" Thèse de Doctorat, Université Claude-Bernard - Lyon 1, Lyon, France. Pp. 214.
- Harley J. L., Smith S. E. 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.
- Haug I., Pritsch K. 1992. Ectomycorrhizal types of spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the Black Forest. A microscopical atlas. Kernforschungszentrum, Karlsruhe
- Hawksworth D. L. 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1· 5 million species estimate revisited. *Mycological research*, 105(12), 1422-1432.
- He X. H., Crichtley C., Bledsoe C. 2003. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22(6), 531-567.

- Heckman D.S., Geiser D.M, Eidell B.R., Stauffer R.L, Kardos N.L., Hedges S.B. 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science*, 293, 1129–1133. doi:10.1126/science.1061457.
- Heinemeyer A., Hartley I. P., Evans S. P., Carreira De la fuente J. A., Ineson P. 2007. Forest soil CO₂ flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas. *Global Change Biology*, 13(8), 1786-1797.
- Hobbie E.A., Colpaert J.V. 2003. Nitrogen availability and colonization by mycorrhizal fungi correlate with nitrogen isotope patterns in plants. *New Phytol.* 157: 115–126.
- Horan D. P., Chilvers G. A. 1990. Chemotropism—the key to ectomycorrhizal formation?. *New phytologist*, 116(2), 297-301.
- Horton T. R., Bruns T. D. 1998. Multiple-host fungi are the most frequent and abundant ectomycorrhizal types in a mixed stand of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and bishop pine (*Pinus muricata*). *New Phytologist*, 139(2), 331-339.;
- IPCC. 2007. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Ishida T. A., Nara K., Hogetsu T. 2007. Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed coniferbroadleaf forests. *New Phytologist*, 174: 430-440.
- Jany J. L., Garbaye J., Martin F. 2002. Cenococcum geophilum populations show a high degree of genetic diversity in beech forests. *New Phytologist*, 154(3), 651-659.;
- Jentschke G., Brandes B., Kuhn A. J., Schröder, W. H., Becker J. S., Godbold D. L. 2000. The mycorrhizal fungus Paxillus involutus transports magnesium to Norway spruce seedlings. Evidence from stable isotope labeling. *Plant and Soil*, 220(1-2), 243-246.
- Joffre R., Rambal S., Damesin C. 2007. Functional attributes in Mediterranean-type ecosystems. In: Handbook of functional plant ecology. Pugnaire Francisco & Valladares Fernando, Eds., CRC Press, Boca raton, Florida, 285-312.
- Joffre R., Rambal S., Damesin C. 2007. Functional attributes in Mediterranean-type ecosystems. In: Handbook of functional plant ecology (Pugnaire Francisco & Valladares Fernando, Eds.), CRC Press, Boca Raton, Florida, 285-312.
- 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.
- Karabaghli C., Sotta, B., Gay G. 1997. Hormones fongiques, ectomycorhizes et rhizogénèse. *Revue forestière française*, 49, 99-109.
- Klironomos J. N., Hart H. H. 2001. Animal nitrogen swap for plant carbon. *Nature*, 410, 651-652
- Koerner C., Sarris D., Christodoulakis D. 2005. Long-term increase in climatic dryness in the East-Mediterranean as evidenced for the island of Samos. *Regional Environmental Change* 5:27-36.
- Kranabetter J. M., Wylie T. 1998. Ectomycorrhizal community structure across forest openings on naturally regenerated western hemlock seedlings. *Canadian Journal of Botany*, 76(2), 189-196.

- Kropp B. R., Langlois C. G. 1990. Ectomycorrhizae in reforestation. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(4), 438-451.
- Lamhamedi M.S., Bernier P.Y., Fortin J.A. 1992. Hydraulic conductance and soil water potential at the soil-root interface of *Pinus pinaster* seedlings inoculated with different dicaryons of *Pisolithus* sp. *Tree Physiology*, vol. 10, 231-244
- Landeweert R., Hoffland E., Finlay R., van Breemen N. 2001. Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(5), 248-254.
- Last F.T., Pelham J., Ingleby K. 1982. Ecology of some fungi associated with an ageing stand of birches (*Betula pendula* and *B. pubescens*). *Forest Ecology and Management* 4, 19-39.
- Lemanceau P., Pivato, B., Mougél C., Avoscan L., Mazurier S. 2005. Diversité et activités microbiennes dans la rhizosphère : des atouts majeurs en agroécologie.
- Lilleskov E.A., Fahey T.J., Lovett G.M. 2001. Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications* 11: 397-410.
- Lilleskov E. A., Bruns, T. D. 2003. Root colonization dynamics of two ectomycorrhizal fungi of contrasting life history strategies are mediated by addition of organic nutrient patches. *New Phytologist*, 159(1), 141-151.
- Linderman R. G. 1988. VA (vesicular-arbuscular) mycorrhizal symbiosis. *ISI atlas of science: Animal and plant sciences (USA)*.
- Ling-Lee M., Chilvers G. A., Ashford A. E. 1977. A histochemical study of phenolic materials in mycorrhizal and uninfected roots of *Eucalyptus fastigata* Deane and Maiden. *New Phytologist*, 78(2), 313-328.
- Luis P., Kellner H., Zimdars B., Langer U., Martin F., Buscot F. 2005. Patchiness and spatial distribution of laccase genes of ectomycorrhizal, saprotrophic, and unknown basidiomycetes in the upper horizons of a mixed forest cambisol. *Microbial Ecology*, 50(4), 570-579.
- Machado M. H. 1995. La mycorrhization contrôlée d'*Eucalyptus globulus* au Portugal et l'effet de la sécheresse sur la symbiose ectomycorhizienne chez cette essence. Thèse de doctorat.
- Majdi H., Damm E Nylund J-E. 2001. Longevity of mycorrhizal roots depends on branching order and nutrient availability. *New Phytologist*, 150: 195-202.
- Malloch D.W., Pirozynski K.A., Raven F.H. 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbiosis in vascular plants (A review). *Proc. NatL Acad. Sci. USA*, 77, 2113-2118.
- Martin F., Lapeyrie F., Tagu D. 1997. Altered gene expression during ectomycorrhizal development *In The Mycota*. Ed. Carroll G & Tudzynski P. Springer-Verlag, Berlin. ,223-242.
- Martin F., Tagu D. 1999. Developmental biology of a plant-fungus symbiosis: the ectomycorrhiza. *In Mycorrhiza*, 51-73. Springer Berlin Heidelberg.
- Marx D. H. 1972. *Agtechem. Age* 15:13-14, 16.

- Marx H. 1973. Mycorrhizae and feeder root diseases. In: Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology (Ed. by G. C. Marks & T. T. Kozlowski), 351–382. Academic Press, New York (Damm (E.)),
- McKendrick S. L., Leake, J. R., Taylor D. L., Read D. J. 2000. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* and characterization of its mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 145(3), 523-537.
- Meharg A. A. 2003. The mechanistic basis of interactions between mycorrhizal associations and toxic metal cations. *Mycological research*, 107 (11), 1253-1265.
- Melin E., Nilsson H. 1950. Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. *Physiologia Plantarum*, 3(1), 88-92.
- Molina R., Massicotte H., Trappe J.M. 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbiosis: community-ecological consequences and practical implications. – In: Allen MF (ed.): Mycorrhizal functioning. Chapman&Hall: London, UK. pp. 357–423.
- Molina R., Trappe J. M. 1982. Patterns of ectomycorrhizal host specificity and potential among Pacific Northwest conifers and fungi. *Forest Science*, 28 (3), 423-458.
- Morte A., Diaz G., Rodriguez P., Alarcon J.J., Sanchez-Blanco M.J. 2001. Growth and water relations in mycorrhizal and nonmycorrhizal *Pinus halepensis* plants in response to drought. *Biologia Plantarum* 44, 263–267
- Mosse B. 1956. Fructifications of an *Endogone* species causing endotrophic mycorrhiza in fruit plants. *Annals of Botany*, 20(2), 349-362.
- Mousain D. 1989. Étude de la nutrition phosphatée de symbiotes ectomycorhiziens These de Doctorat d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- Moyersoen B., Alexander I. J., Fitter A. H. 1998. Phosphorus nutrition of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal tree seedlings from a lowland tropical rain forest in Korup National Park, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 14(01), 47-61.
- Nara K. 2006. Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist*, 169(1), 169-178.
- Newbery DM, Alexander IJ, Rother JA, 2000. Does proximity to conspecific adults influence the establishment of ectomycorrhizal trees in rain forest? *New Phytol* 147:401–409.
- Newsham K. K., Watkinson A. R., West, H. M., Fitter A. H. 1995. Symbiotic fungi determine plant community structure: changes in a lichen-rich community induced by fungicide application. *Functional Ecology*, 442-447.
- Nylund J. E., Kasimir, A., Arveby, A. S., Unestam, T. 1982. Simple diagnosis of ectomycorrhiza formation and demonstration of the architecture of the Hartig net by means of a clearing technique. *European Journal of Forest Pathology*, 12(2), 103-107.
- Odum E.P. 1959. Fundamentals of Ecology. Philadelphia, Saunders, 546 p.
- Onguene N., Kuyper T. 2002. Importance of the ectomycorrhizal network for seedling survival and ectomycorrhiza formation in rain forests of south Cameroon. *Mycorrhiza*, 12(1), 13-17.).
- Parry M. L., Canziani O. F., Palutikof J. P., Van der Linden P. J., Hanson C. E. 2007. Contribution of working group II to the fourth assessment report of the

- intergovernmental panel on climate change, 2007. *Climate Change 2007: Working Group II: Impacts, Adaptation and Vulnerability*.
- Pausas J. G., Marañón T., Caldeira M., Pons J. 2009. Natural regeneration. *Cork Oak Woodlands on the Edge*, 1, 115-125.
- Peay K. G., Garbelotto M., Bruns, T. D. 2009. Spore heat resistance plays an important role in disturbance-mediated assemblage shift of ectomycorrhizal fungi colonizing *Pinus muricata* seedlings. *Journal of Ecology*, 97(3), 537-547.
- Peay K.G., KennedycP. G., Bruns Th. D. 2010. Rethinking ectomycorrhizal succession: are root density and hyphal exploration types rivers of spatial and temporal zonation? *Fungal Ecology*, 4(3), 233-240.
- Perez-Moreno J., Read D. J. 2000. Mobilization and transfer of nutrients from litter to tree seedlings via the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. *New Phytologist*, 145 (2), 301-309.
- Perez-Moreno J., Read D. J. 2001. Exploitation of pollen by mycorrhizal mycelial systems with special reference to nutrient recycling in boreal forests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1474), 1329-1335.;
- Perotto S., Actis-Perino E., Perugini J., Bonfante P. 1996. Molecular diversity offungi from ericoid mycorrhizal roots. *Molecular Ecology*, 5: 123-131.
- Peterson R. L., Massicotte H. B., Melville L. H. 2004. Mycorrhizas: anatomy and cell biology. CABI publishing. 182 p.
- Peyronel B., Fassi B., Fontana A., Trappe J. M. 1969. Terminology of mycorrhizae. *Mycologia*.
- Phillips R. P., Meier I. C., Bernhardt E. S., Grandy A. S., Wickings K., Finzi A. C. 2012. Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂. *Ecology Letters*, 15(9), 1042-1049.
- Plassard C., Chalot M., Botton B., Martin F. 1997. Le rôle des ectomycorhizes dans la nutrition azotée des arbres forestiers. *Revue forestière française*, 49, 82-98.
- Prevost A., Pargney J. C. 1995. Comparison of natural ectomycorrhizas between beech (*Fagus sylvatica*) and 2 fungi (*Lactarius blennius* var *viridis* and *Lactarius subdulcis*). 1. Morphological and cytological characteristics. *Annales des Sciences Forestieres*, 52: 131-146.
- Querejeta J. I., Barea J. M., Allen M. F., Caravaca F., Roldán A. 2003. Differential response of $\delta^{13}\text{C}$ and water use efficiency to arbuscular mycorrhizal infection in two arid land woody plant species. *Oecologia*, 135(4), 510-515.
- Raidl S. 1997. Studien zur Ontogenie an Rhizomorphen von Ektomykorrhizen. *Bibliotheca Mycologica*, vol 169. Cramer, Braunschweig
- Read D. 1997. Mycorrhizal fungi: the ties that bind. *Nature*, 388(6642), 517-518.
- Read D. J., Birch C. P. D. 1988. The effects and implications of disturbance of mycorrhizal mycelial systems. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences*, 94, 13-24.
- Read D. J., Leake J. R., Perez-Moreno J. 2004. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany*, 82(8), 1243-1263.

- Reid C.P.P. 1978. Mycorrhizae and water stress. In : Comptes-rendus du Symposium Physiologie des Racines et Symbioses / A. Riedacker et J. Gagnaire-Michard Éd. - Nancy : INRA -, 392-408.
- Richard F., Millot S., Gardes M., Selosse M.A. 2005. Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. *New Phytologist* 166, 1011-1023.
- Richard F., Roy M., Shahin O., Sthultz C., Duchemin M., Joffre R., Selosse M. A. 2011. Ectomycorrhizal communities in a Mediterranean forest ecosystem dominated by *Quercus ilex*: seasonal dynamics and response to drought in the surface organic horizon. *Annals of Forest Science* 68:57-68.
- Rousseau J.V.D., Sylvia D.M., Fox A.J. 1994. Contribution of ectomycorrhiza to the potential nutrient-absorbing surface of pine *New Phytol* 128:639-644
- Schönhar S. 1987. Untersuchungen über das Vorkommen pilzlicher Parasiten an Feinwurzeln 70-90 jähriger Fichten (*Picea abies* Karst.). *Mitt. Ver. Forstl. Standortskde. u. Forstpflanzenzücht.* 33, 77-80.
- Schreiner R. P., Mihara K. L., McDaniel H., Bethlenfalvay G. J. 1997. Mycorrhizal fungi influence plant and soil functions and interactions. *Plant and Soil*, 188(2), 199-209.
- Scotland R.W., Olmstead R.G., Bennett J.R., 2003. Phylogeny Reconstruction: The Role of Morphology. *Systematic biology*, 52 (4) : 539-548.
- Selosse M. A. 2001 Apport des techniques génétiques et moléculaires à la connaissance des communautés et des populations de champignons ectomycorhiziens. *Revue de botanique Lejeunia*. N°165. 56p.
- Senn-Irlet B., Bieri G. 1999. Sporocarp succession of soil-inhabiting macrofungi in an autochthonous subalpine Norway spruce forest of Switzerland. *Forest Ecology and Management*, 124(2), 169-175.
- Simard S. W., Perry D. A., Smith J. E., Molina R. 1997a. Effects of soil trenching on occurrence of ectomycorrhizas on *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in mature forests of *Betula papyrifera* and *Pseudotsuga menziesii*. *New Phytologist*, 136(2), 327-340.
- Simard S. W., Molina R., Smith J. E., Perry D. A., Jones M. D. 1997b. Shared compatibility of ectomycorrhizae on *Pseudotsuga menziesii* and *Betula papyrifera* seedlings grown in mixture in soils from southern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(3), 331-342.
- Simard S. W., Jones M. D., Durall D. M. 2002. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. In van der Heijden M. G. A., Sanders I. (eds.): *Mycorrhizal ecology*, Berlin, Springer-Verlag, 157: 33-74.
- Simard S. W., Durall, D. M. 2004. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany*, 82(8), 1140-1165.,
- Sinclair W. A., Sylvia D. M., Larsen A. O. 1982. Disease suppression and growth promotion in Douglas-fir seedlings by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata*. *Forest Science*, 28(2), 191-201.
- Smith S.E., Read, D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 2nd edition. Academic Press, Toronto, Canada, 605 p.
- Subke J. A., Inglima I., Cotrufo F. 2006. Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: a metaanalytical review. *Global Change Biology* 12: 1-23.

- Taylor A. F., Alexander I. A. N. 2005. The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist*, 19(03), 102-112.
- Tedersoo L., May T. W., Smith M. E. 2010. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, 20(4), 217-263.
- Trappe J. M. 1962. Fungus associates of ectotrophic mycorrhiza. *Botanical Review*, 28:538-606.
- 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.
- Treseder K. K., Allen M. F. 2000. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO₂ and nitrogen deposition. *New Phytologist*, 147(1), 189-200.
- Turjaman M., Tamai Y., Santoso E., Osaki M., Tawaraya K. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi increased early growth of two non timber forest product species *Dyera polyphylla* and *Aquilaria filaria* under greenhouse conditions. *Mycorrhiza* 16: 459-464.
- Unestam T. 1991. Water repellency, mat formation and leaf stimulated growth of some ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 1:13-20
- Unestam T.. 1997. Protection of *Pinus sylvestris* seedlings by ectomycorrhiza. I- Damage caused by *Rhizoctonia* sp. on non mycorrhizal and mycorrhizal roots. *Scandinavian Journal of Forest*
- Unestam T., Stenström E. 1989. A method for observing and manipulating roots and root associated fungi on plants growing in non sterile substrates. *Scandinavian Journal Forest Research* 48 4:51-58
- Unestam T., Sun Y.P. 1995 Extramatrical structures of hydrophobic and hydrophilic ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 5:301– 311
- Van der Heijden M.G., Martin F.M., Selosse M. A., Sanders, I.R. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205(4), 1406-1423.
- Van der Heijden E.W., Kuyper T.W. 2003. Ecological strategies of ectomycorrhizal fungi of *Salix repens*: root manipulation versus root replacement. *Oikos* 103, 668–680.
- Van der Heijden E. W., Vosatka M. 2000. Mycorrhizal associations 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.
- Van der Heijden M. G., Klironomos J. N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Sanders I. R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396(6706), 69-72.
- Van Mantgem P. J., Stephenson N. L., Byrne J. C., Daniels L. D., Franklin J. F., Fule P. Z., Harmon M. E., Larson A. J., Smith A., Taylor A. H., Veblen T. T. 2009. Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States. *Science* 323:521-524.
- Van Tichelen K. K., Colpaert J. V. 2000. Kinetics of phosphate absorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal Scots pine seedlings. *Physiologia Plantarum*, 110(1), 96-103.

- Veillon S. 1998. Guide technique de subériculture dans les Pyrénées-orientales. Typologie de peuplement et étude préliminaire. Stage de fin d'étude, FIF-ENGREF, France, 68p+ annexes.
- Villar-Salvador P., Castro-Díez P., Pérez-Rontomé C., Montserrat-Martí G. 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees*, 12(2), 90-96.
- Vogt K. A., Grier C. C., Meier C. E., Edmonds R. L. 1982. Mycorrhizal Role in Net Primary Production and Nutrient Cycling in *Abies Amabilis* Ecosystems in Western Washington. *Ecology*, 63(2), 370-380.
- Wallander H., 2000. Uptake of P from apatite by *Pinus sylvestris* seedlings colonised by different ectomycorrhizal fungi. *Plant Soil* 218:249–256
- Wallander H., Johansson L., Pallon J. 2002. Pixe analysis to estimate the elemental composition of ectomycorrhizal rhizomorphs grown in contact with different minerals in forest soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 39(2), 147-156.
- Wang B., Qiu Y. L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16(5), 299-363. Washington, DC, Island Press. D.C., Etats Unis
- Watkins N. K., fitter A. H., graves J. D., Robinson D. 1996. Carbon transfer between C3 and C4 plants linked by a common mycorrhizal network, quantified using stable carbon isotopes. *Soil biology and Biochemistry*, 28: 471-477
- Zak B. 1964. Role of mycorrhizae in root disease. *Annual Review of Phytopathology*, 2(1), 377-392.
- Zhao M., Running, S. W. 2010. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 329(5994), 940-943.

Chapitre II

Les ectomycorhizes du chêne liège *in natura*

1/ Introduction

Quercus suber est une essence forestière d'importance économique indéniable. C'est une espèce qui cantonne dans les zones les plus chaudes de l'aire biogéographique humide et subhumide de l'ouest de la méditerranée. De caractère héliophile, thermophile et calcifuge, il préfère les sols siliceux et légers. Outre l'exploitation du liège, il est à l'origine de services écosystémiques tels que la dépollution, la production d'oxygène ainsi que la conservation et l'amélioration des sols. Il est une composante caractéristique de l'écosystème méditerranéen. Le chêne liège représente, selon APCOR (2012), une surface totale d'environ 2,5 millions hectares dans le bassin méditerranée avec 1,5 millions d'hectares (soit 67 %) pour la rive septentrionale (Portugal 34% ; Espagne 27% ; France 3% et Italie 3%) et 33% de la surface totale dans la rive méridionale (Algérie 11%, Maroc 18% et Tunisie 4 %). Cependant, son aire biogéographique se morcelle et diminue d'année en année.

D'après Kropp & Langlois (1990), en milieu naturel l'ectomycorhization est une réalité écologique qui procure des avantages nutritionnels, métaboliques et prophylactiques pour les arbres. Ces associations contribuent sans doute à une régularité importante de l'absorption d'eau pendant la saison de sécheresse estivale (Garbaye & Guehl, 1997). Dans les forêts méditerranéennes, les causes climatiques constituent un premier facteur de perturbation de l'écosystème, dont les conséquences sur les assemblages fongiques des EcMs commencent à être comprises (Richard *et al.*, 2011).

La diversité des champignons associés aux plantations de chêne-liège est bien connue (Antunes 1984, Branzanti & Zambonelli 1989 ; Santos *et al.*, 1999, Dinis *et al.* 2016). Plusieurs subéraies sur sols sablonneux, schisteux et argilo-schisteux ont été prospectées.

Santos *et al.* (1999) ont mis en exergue la grande diversité du cortège des espèces fongiques associées au chêne liège. Les espèces rencontrées dans les subéraies ne sont en général pas strictement inféodées à *Q. suber*, mais sont une composante caractéristique de la flore fongique quercilicole. La mycoflore est globalement thermophile avec une dominance marquée d'espèces xérothermophiles, caractéristiques des chênaies ouvertes et très chaudes. Plusieurs sont communes aux peuplements de *Quercus spp.* Selon Santos *et al.* (1999), ces espèces sont entre autre *Scleroderma meridionale*, *S. verrucosum*, *S. geaster*, *S. citrinum*, *Xerocomus rubellus*, *X. subtomentosus*, *X. chrysenteron*, *Astraeus hygrometricus* et *Pisolithus tinctorius*. Ce cortège inclut des champignons comestibles comme *Boletus edulis*, *Amanita caesarea* et *A. rubescens*. D'après ces auteurs, d'autres espèces sont aussi retrouvées et considérés de type

“late stage ” entre autre plusieurs amanites, lactaires, russules et cortinaires, particulièrement fragiles, ne fructifient qu’entre les arbres dont le système racinaire est intact et non perturbé.

Bien que la symbiose ectomycorhizienne soit un acteur majeur dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers (Bâ *et al.*, 2011), le statut mycorhizien du chêne liège en Algérie est très peu étudié. Les travaux sur le statut fonctionnel des communautés ectomycorhiziennes, quant à eux, sont à notre connaissance, inexistantes. Dans ce contexte, nous nous sommes intéressés à inventorier le cortège ectomycorhizien dans une futaie irrégulière pure de chêne liège.

2/ Matériel et méthode.

2.1/ Milieu physique

Le travail est réalisé dans la suberaie de Taksebt (Zekri, Tizi-Ouzou) qui culmine de 700 à 1100 m d’altitude et dont les coordonnées géographiques sont 36 ° 45'28"N et 4 ° 38'49"E (Fig.1). La forêt de Taksebt située dans l’étage altitudinal de végétation thermo-méditerranéen est caractérisée par un climat subhumide supérieur à variante fraîche avec des précipitations moyennes de 950mm /an (ANRH, 1993 in Meddour, 2010) et des minima de 2.95 ° c.

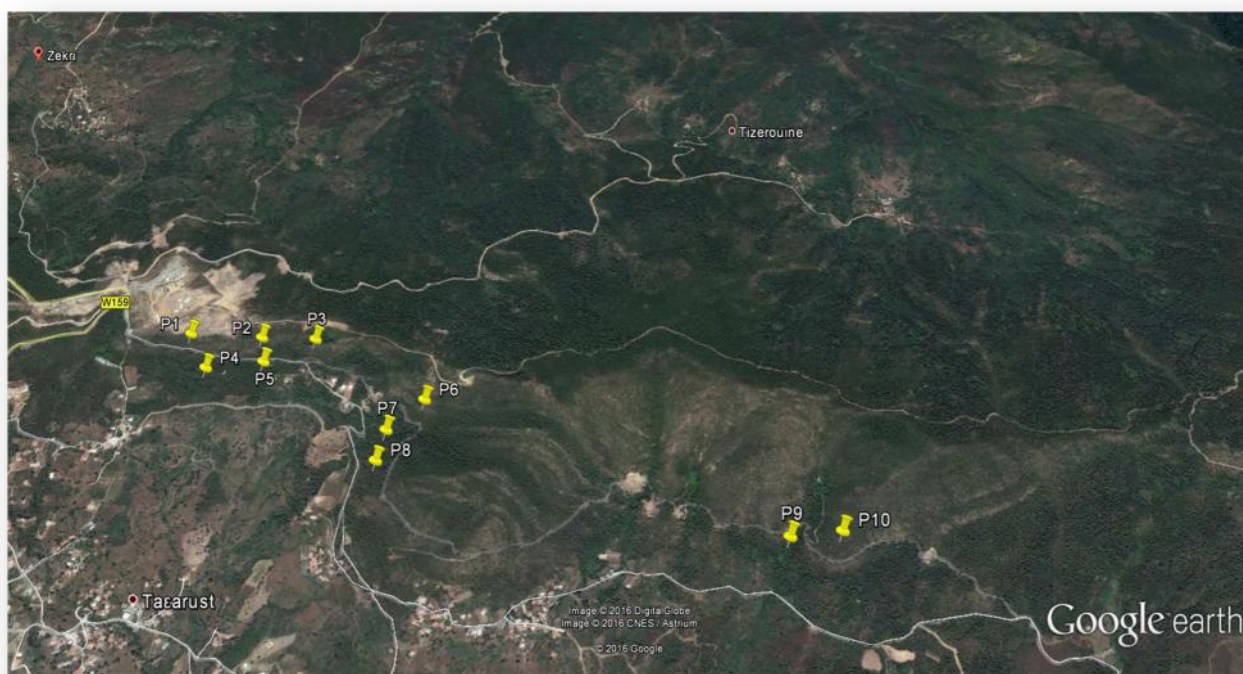


Fig.1 Localisation, à l’aide de Google Earth Pro®, des placettes échantillonnées (P1 à P10) au niveau de la zone d’étude.

2.2/ Collecte des échantillons

Un échantillonnage subjectif a été réalisé pour le choix de dix placettes. Au sein de chaque placette, trois arbres de différent diamètre sont marqués. Les mêmes arbres ont fait l'objet d'un suivi d'une année (de Juin 2011 à Mai 2012) avec des prélèvements à intervalle de trois mois correspondant aux différentes saisons. Chaque arbre a donc fait l'objet de quatre prélèvements par saison selon les points cardinaux, à une distance de 1,5 m du tronc sous le houppier et à une profondeur du sol de 20 à 40 cm. Au total, 480 échantillons de sol et racines ont été observés.

2.3/ Méthode de description

Visser (1995), Karen et Nylund (1996) et Horton et Bruns (2001) considèrent que le prélèvement du sol et la collecte des EcMs des racines, bien que destructrice, permet de visualiser directement la composition des communautés EcMs. Les échantillons sont entreposés dans des sachets en plastiques, étiquetés et conservés au réfrigérateur à 4 °C. Après tris et lavage délicats sous l'eau de robinet, des racines fines sont observées sous la loupe binoculaire Zeiss (Gx20 et x40). Nous avons entrepris la description des différents morphotypes ectomycorhiziens en se basant sur les ouvrages de référence d'Agerer (1987-2001 et 2008). Nous avons complété la description de quelques morphotypes par des coupes à main levée et observation sous microscope optique Zeiss pour compléter la description et la détermination de certains morphotypes. D'autres morphotypes ont pu être déterminés par correspondance de la mycorhize avec les carpophores inventoriés *in situ*.

3/ Résultats

L'observation de plus de 8514 de racines courtes issus de 30 arbres de différents âges et 21 plantules durant les quatre différentes saisons, nous a permis d'inventorier 58 morphotypes ectomycorhiziens pour le chêne liège en conditions naturelles au cours de l'année 2011 et 2012.

Nous distinguons selon les caractéristiques morphologiques (annexe 1 et 2) et anatomiques établies par Agerer (1987-2008) quatre groupes selon le mode d'exploration du sol (Agerer, 2001).

3.1. Types d'exploration contact (C).

Le groupe d'ectomycorhizes à type d'exploration contact est au nombre de 18 morphotypes :

EcM 3 : Correspond à une ectomycorhize simple à ramifiée de couleur noire (Fig.2). Elle est fine à la base et à extrémité bombée et de forme ondulée (Fig.3). La coupe révèle un manteau très épais pseudo-parenchymateux avec des ornements en soies septées et des anastomoses. Le réseau de Hartig de distribution para-épidermale sur trois couches de cellules corticales. Une assise de tanin entrecoupée et un allongement partiel dans le sens radial de la première couche de cellule corticale sont observés (fig. 4).

EcM 4 : Ectomycorhize simple à ramifiée avec des étranglements. Elle est de couleur blanche (Fig. 5). Le manteau fongique est de texture feutrée et présente une structure épaisse et plectenchymateuse lâche sur ces deux phases (interne et externe) de type E. Elle présente des ornements simples de type A et F présentant des clampes à la base (Fig.6). Le réseau de Hartig se retrouve sur une seule couche, parfois deux, avec un allongement prononcé de la première couche de cellule corticales (Fig.7). Présence d'une seule couche de tanin. Cette EcM rappelle les ectomycorhizes formées en association avec *Chroogomphus rutilus* (Shaeff. :Fr.) O.K. Miller.

EcM 5 : Ectomycorhize orange à jaune lisse monopodiale à pyramidale feutrée (Fig.8). Le manteau fongique très épais avec des structures pseudo-parenchymateuses de type O, avec une phase interne plus lâche plectenchymateuse. Réseau de Hartig épi-épidermal peu profond sur une seule série de couche corticale. Une assise de tanins (Fig.9). On reconnaît le morphotype formé en association avec les espèces du genre *Russula sp.*.

EcM 11 : simple à ramifiée, épaisse et lisse de couleur noire (Fig.10). Elle présente un manteau à texture granuleuse peu épais et de type pseudo-parenchymateux de type L. Le réseau de Hartig est sur une seule couche de cellules corticales de type para-épidermal avec un allongement des cellules (Fig.11). Les hyphes sont siphonnées avec des clampes

EcM 14 : C'est un morphotype de forme simple à pyramidal de couleur miel. Elle présente un manteau lisse transparent sans ornementation et d'aspect externe gélatineux qui suggère la présence de matrice laticifère et un caractère hydrophobe de l'EcM (Fig. 12). Le manteau est de type pseudo-parenchymateux peu épais avec un réseau de Hartig sur une seule couche (Fig.13).

EcM 15 : De formes ramifiées, sinueuses et de couleur grise. L'aspect externe du manteau fongique est granuleux (Fig.14). Le manteau est de type pseudo-parenchymateux (L) et fin.

Présence d'ornementation de type A et N (Fig.15). Le réseau de Hartig est para-épidermal sur une seule couche de cellules allongées. Une seule couche de tanin a pu être observée (Fig.16).

EcM 16 : Simple à ramifiée de couleur miel, longue et ondulée à extrémité arrondie (Fig.17). La texture du manteau est d'aspect lisse avec des ornements en soies frangeantes peu abondantes. La structure du manteau est très épaisse et de type pseudo-parenchymateux (M). Le réseau de Hartig épi-épidermal est à deux couches, (Fig.18). Un allongement des cellules corticales est noté avec la présence d'une seule couche de tanin (Fig.19).

EcM 17 : C'est un morphotype ramifié avec des extrémités arrondies plus épaisses et courbées (Fig.20). Le manteau est pseudo-parenchymateux épais, lâche sur sa phase externe. Le réseau de Hartig est de type para-épidermal sur une à deux couches de cellules corticales (Fig. 21).

EcM 22 est un morphotype de forme simple à monopodiale de couleur verte. La texture du manteau est lisse et d'aspect transparent. Le morphotype présente des extrémités arrondies et courbées de couleur plus claire (Fig.22). Le manteau est composée d'une phase interne de structure lâche plectenchymateuse et d'une phase externe pseudo-parenchymateuse de type N. Le réseau de Hartig est de type F, épi-épidermal sur deux à trois couches avec un allongement de la première couche de cellules corticales. Présence d'une couche de tanin (Fig.23). Les ornements sont peu fréquentes de type N et L (Fig.24).

EcM 24 est un morphotype qui présente une forme irrégulière à monopodiale, patatoïde avec des pointes bombées et courbées de couleur blanche à grise. Le manteau est de texture feutrée (Fig.25).

EcM26 est un morphotype de forme simple à monopodiale. Elle est épaisse à pointes arrondies et courbées, tortueuse de couleur marron verdâtre à extrémité plus clair et translucide. La texture du manteau est transparente et lisse avec des ornements (cystide, K) à la base (Fig 26). Le manteau est de structure plectenchymateuse sur sa phase externe de type C. Le réseau de Hartig est para-épidermal sur deux couches avec un début d'allongement de la première assise de cellule corticale avec des hyphes sont septées et anastomosées (Fig.27).

EcM 27 est un morphotype de forme pyramidale à irrégulière de couleur jaune poussin à orangé, sinueuse à pointes arrondies. Le manteau est de texture feutrée (Fig.29).

EcM 29 correspond à une forme monopodiale épaisse longue et perlée de couleur jaune orangéâtes (Fig.29). Le manteau est de texture granuleuse et présente une structure interne plectenchymateuse et pseudo-parenchymateuse sur sa phase externe (Fig. 30). Cette EcM rappelle celle formée avec les espèces du genre *Lactarius sp.*.

EcM 32 correspond à une forme monopodiale épaisse longue et perlée de couleur jaune orangéâtes (Fig.31). Le manteau est de texture granuleuse et présente une structure interne plectenchymateuse lâche et externe pseudo-parenchymateuse de type L. Les hyphes sont septées. Le réseau de Hartig est sur une couche de cellule allongée, para-épidermal de type E (Fig 32 et 32). Cette EcM rappelle celle formée en association avec *Lactarius subdulcis*

EcM 33 est morphotype de forme simple, épais avec étranglement et des apex plus large que la base. De couleur sombre à la base et une extrémité très claire. La texture du manteau est granuleuse (Fig.34).

EcM 49 est un morphotype ramifié, épais et court de couleur orange avec des extrémités arrondies de couleur marron à noir. La texture du manteau est lisse et transparent avec une phase extramatrielle peu abondante et frangeante (Fig.35).

EcM 50 est un morphotype simple, rare retrouvé que deux fois lors de nos observations. Il se présente sous forme globuleuse à tubéreuse. La texture du manteau externe est granuleuse à creuacée avec un étranglement à la base. Le morphotype est de couleur blanche (Fig.36).

EcM55 correspond à un morphotype de forme monopodiale fine, long et sinuose à extrémités arrondies de couleur miel. La texture du manteau est feutrée avec une phase extramatrielle abondante et des cordons et des rhizomorphes peu fréquents de type uniforme lâche (Fig.37).

3.2. Types d'exploration courte distance (SD).

Le groupe fonctionnel de type d'exploration courte distance est constitué de 15 EcMs :

EcM1 est une ectomycorhize de couleur orange à beige, à extrémités ondulées et plus foncée. Elle est de forme simple à monopodiale (Fig.38). Elle présente une phase extramatrielle abondante. Le manteau très épais est de structure interne plectenchymateuse et externe pseudo-parenchymateuse. Les ornements de type K et M (crosse et soies septées). Les cellules de la couche externe du cortex montrent un allongement dans le sens radial. Cette mycorhize rappelle celle formée avec *Lactarius serifluus* DC.: Fr. (Fig.40).

EcM 6 est un morphotype simple à ramifié de couleur noir (Fig.41). Il est caractérisé par un manteau de type pseudo-parenchymateux K vers l'extérieur peu épais avec un réseau de Hartig épi-épidermal sur une seule couche (Fig. 42 et 43).

EcM 7 correspond au morphotype simple de couleur blanche à claire. Elle se présente sous forme courte. Les hyphes présentent des clampes (Fig.44). Le manteau est de texture laineuse et de structure plectenchymateuse de type L. La phase extramatriceielle est très abondante formée d'hyphes cloisonnées. Présence d'une couche de tanin (Fig.45). Les ornements sont sous forme de cystides fusiformes (Fig.46).

EcM8 correspond à un morphotype ramifié à coralloïde court épais noir cendré avec une phase extramatriceielle abondante (Fig.47). Manteau fongique cotonneux très épais plectenchymateux de type D présentant des ornements en cystide (H). Le Réseau de Hartig sur une seule couche de type épi-épidermal avec un allongement prononcé des cellules corticales (Fig.48). Cette EcM rappelle celle formée en association avec *Quercirhiza tomentella*

EcM9 est un morphotype pyramidal, de couleur orange à beige, à extrémité bombée, granuleuse et ornementée de spinule. La phase extramatriceielle est de couleur plus claire et abondante (Fig.49).

EcM10 correspond à un morphotype simple, noir avec des hyphes cloisonnées, épais et très fréquents (Fig.50). Le manteau est de texture en denses ficelles et sa structure est plectenchymateuse de type cenococoïde (G) (Fig.51, 52 et 53). On reconnaît là l'ectomycorhize formée en association avec *Cenococum geophilum*

EcM 18 est un morphotype de forme ramifiée et de couleur sombre à noire perlée (Fig.54). Il présente un manteau d'aspect laineux, peu épais, pseudo-parenchymateux avec des ornements abondants de type E. La phase extramatriceielle est abondante avec des hyphes cloisonnées et anastomosées retenant des agrégats de terre. Le réseau de Hartig se présente sur une à deux couches de type para-épidermal de type E avec allongement des cellules corticales. Une fine couche de tanin est observée (Fig.55 et 56)

EcM 20 est un morphotype simple à ramifié et tortueux. La phase extramatriceielle très abondante de couleur plus clair (Fig.57). Le manteau est très épais, de texture laineuse et une épaisse structure plectenchymateuse. Le réseau de Hartig est sur une seule couche de type épi-

épidermal (Fig.58). Les hyphes extramatriciels sont septées, anastomosées et présentent des clamps (Fig.59).

EcM 21 est un morphotype de couleur orange clair à beige. Elle est de forme pyramidale à ramifié à extrémité courbée et arrondie (Fig.60). La phase extramatrielle très abondante de la même couleur que la mycorhize couleur clair, septées présentant des clamps (Fig.61). Le manteau est de structure interne est de type pseudo-parenchymateux bien serrée et externe plus lâche. Le réseau de Hartig est sur une seule couche de cellules corticales et est de type épi-épidermal (Fig.62).

EcM 30 est anato-morphotype caractérisée par une forme monopodiale à pyramidale de couleur noire. La texture du manteau est granuleuse avec des hyphes épais noirs et longs de couleur plus claire (Fig.63). La structure du manteau est pseudo-parenchymateuse de type P avec des ornements de type N. Le réseau de Hartig est de type para-épidermal sur deux couches. Les hyphes sont septées sans anastomoses (Fig.64 et 65). Ce morphotype correspond à celui formé en association avec *Quercirhiza squamosa*

EcM 42 est de forme simple à racemeuse avec une extrémité bombée et arrondie avec une extrémité en coiffe plus claire. De couleur noire, elle présente une phase extramatrielle fréquente sur toute la longueur de la mycorhize (Fig.66). Le manteau est de structure pseudo-parenchymateuse de type K. La phase extramatrielle est épaisse de couleur jaune orangé anastomosées). Présence d'une seule couche de tanin et présente un réseau de Hartig sur une seule couche de cellules corticales (Fig.67 et 68).

EcM 43 correspond à une forme simple de couleur beige claire à marron avec une extrémité sinueuse plus large que la base présentant une coiffe d'hyphes jaunes à l'extrémité (Fig.69). Le manteau est de texture feutrée et de structure interne bien serrée plectenchymateuse et le manteau externe de type pseudo-parenchymateux. Les ornements sont de type A et M. Le réseau de Hartig est sur une seule couche épi-épidermal (Fig.70 et 71). Ce morphotype correspond à l'ectomycorhize formée en association avec *Tuber sp1*.

EcM 45 est un morphotype de forme monopodiale, épais et long. De couleur noire, il présente une texture du manteau à denses ficelles et la structure interne plectenchymateuse de type F et externe pseudo- parenchymateuse (Fig.72). La phase extramatrielle peu abondante à la base

est frangeante. Le réseau de Hartig est épi-épidermal de type E sur une seule couche (Fig.73 et 74). Cette description rappelle les ectomycorhizes formées par *Tuber sp.*

EcM 54 est de forme ramifiée fine, longue et courbée de couleur blanc transparent. La texture est laineuse avec une phase extramatrielle abondante en toile d'araignée (Fig.75). Le manteau externe est plectenchymateux mais plus serré dans sa phase interne. Le réseau de Hartig est sur deux couches avec un allongement de la première assise corticale (Fig.76 et 77). Les hyphes extramatrielles sont de type G et H (Fig.78). Cette description rappelle les EcMs induites par *Inocybe sp.*

EcM 58 est un morphotype de forme monopodiale à ramifiée, fine, courbée de couleur noire avec une texture du manteau externe granuleuse de couleur jaune à verdâtre. L'extrémité est plus claire et bombée (Fig. 79).

3.3. Types d'exploration moyenne distance (MD).

Nous avons inventorié 13 morphotypes pour le groupe à type d'exploration de moyenne distance :

EcM2 est anato-morphotype monopodiale à très ramifiée de couleur blanc à beige. La phase extramatrielle abondante avec des rhizomorphes abondant, longs et blancs (Fig.80). Les rhizomorphes sont ornementés de cystides de type (T et B). Un manteau fongique épais, plectenchymateux très lâche vers l'extérieur retenant des agrégats de sol. Le réseau de Hartig est sur une seule couche de cellules avec une distribution épi-épidermale. Une seule assise de tanin avec un début d'allongement de la première assise de cellules corticales (Fig. 81 et 82).

EcM 12 est caractérisée par une forme ramifiée sinueuse, épaisse et longue, de couleur beige à blanche avec des plages de fluorescence (Fig.83). Les rhizomorphes sont abondants émanant de l'extrémité de la mycorhize (Fig.84) rappelant les ectomycorhizes formées en association avec *Amanita muscaria* (Scop :Fr.) Fr.. Nous avons pu identifier cette ectomycorhize par corrélation avec les carpophores retrouvés sur terrain.

EcM 13 : Ce morphotype est de forme simple, ondulée et de couleur blanche (Fig.85). Une phase extramatrielle abondante et claire ainsi que des rhizomorphes de couleur blanche émanant sur toute la longueur de la mycorhize (Fig.86 et 87).

EcM 19 correspond à une forme très ramifiée avec des pointes courbées et bombées. Sombre à la base avec un sommet plus clair. Le manteau présente une texture à dense ficelles et une fine structure interne et externe lâche. Le réseau de Hartig est sur une seule couche para-épidermal de type A (Fig.88 et 89). Un allongement des cellules corticales avec l'ébauche d'une couche de tanin. Présence de phase extramatrielle abondante et feutrée. Ces caractéristiques rappellent celles induites par *Dermocybe sp.* Cette ectomycorhize a pu être identifiée par corrélation sur terrain avec le carpophore de ce genre.

EcM 28 correspond à une forme pyramidale à ramifiée perlée et tortueuse de couleur marron à brun. Le manteau est de texture à ficelles très dense à toile d'araignée (Fig.98). Le manteau est de structure plectenchymateuse. Les rhizomorphes sont de couleur blanches, épais et de type cotonneux (Fig.99). Cette EcM rappelle celles formées en association avec *Ramaria sp.*. Nous avons pu corréler *in situ* cette EcM avec le carpophore de la clavaire jaune (*Ramaria*).

EcM 31 est un morphotype simple à racemeux, linéaire, épais de couleur beige. Il présente des extrémités arrondies. Le manteau est de texture laineuse avec phase extramatrielle en toile d'araignée (Fig.100). Les rhizomorphes sont constitués d'hyphes cloisonnées et anastomosées de type ramaroïde de couleur orange (Fig.101). La structure du manteau est plectenchymateuse de type D avec des ornements de type E. Le réseau de Hartig, para-épidermal, est sur deux couches de cellules corticales (Fig.102 et 103).

EcM 34 est un morphotype pyramidal, de couleur marron à noire avec une texture du manteau cotonneuse (Fig.104). Les rhizomorphes sont peu fréquents émanant de la base (fig.105). Le manteau est épais, de structure externe plectenchymateuse de type C. Le réseau de Hartig épi-épidermal se présente sur deux couches. Présence d'une couche de tanin (Fig.106).

EcM 35 correspond à une forme ramifiée et courbée de couleur marron verdâtre à extrémité arrondie (Fig.107 et 108). Le manteau est de texture laineuse et structure épaisse interne et externe plectenchymateuse. Il présente des ornements de type L (Fig.109). Le réseau de Hartig est sur une seule couche avec un allongement de la première couche de cellules corticales. Une couche de tanin (Fig.110).

EcM 36 correspond à une forme ramifiée à monopodiale, fine, de couleur beige à marron avec des patchs de brillance qui révèle le caractère d'hydrophobie de l'EcM. Le manteau épais est de texture feutrée et d'une structure interne plectenchymateuse à pseudo-parenchymateuse et une autre externe lâche plectenchymateuse de type I. Le réseau de Hartig est para-épidermal sur deux couches avec un allongement de la première couches de cellules corticales. Présence

de clampes et d'anastomoses bien distinctes au niveau des hyphes et des rhizomorphes agaricoides (Fig.113 et 114).

EcM 47 est une ectomycorhize qui se présente sous forme simple à ramifiée aux extrémités courbées et arrondies. Elle est de couleur beige clair à blanc (Fig.115). La texture externe du manteau est lâche et plectenchymateuse (Fig.116). Les rhizomorphes de type théléphoroïde sont fréquents sur toute la longueur de la mycorhize (Fig.117).

EcM 51 est un morphotype monopodial penné à extrémité plus fine et courbée. Il est de couleur beige à miel (Fig.118). Le manteau est entouré d'une phase extramatricielle à ficelles denses et de structure épaisse bien serrée autour du corps de la mycorhize (Fig.119).

EcM 52 est un morphotype monopodiale à très ramifié fin avec des extrémités arrondies et ondulées de couleur marron. Les rhizomorphes sont abondants et émanant de l'extrémité du corps de la mycorhize. Une phase extramatricielle et rhizomorphes de couleur plus claire que la mycorhize (Fig.120). Les rhizomorphes sont très fréquents de type uniforme-compact (Fig.121). Le manteau est de texture en denses ficelles et de structure plectenchymateuse lâche sur sa phase interne et plus serrée sur sa phase externe. Le réseau de Hartig est de type épi-épidermal sur deux couches de cellules corticales (Fig.122).

EcM 53 correspond à un morphotype très ramifiée, de couleur blanche à beige avec des extrémités noires courbées et arrondies. Elle présente une phase extramatricielle très abondante de couleur plus claire que la mycorhize. Les rhizomorphes abondant émanant de tous le corps de la mycorhize (Fig.123, 124 et 125)

3.4. Type d'exploration longue distance

Le groupe à type d'exploration de longue distance est présent avec 12 morphotypes :

EcM 23 est un morphotype de forme simple à monopodiale et de couleur beige à marron (Fig.126). La texture du manteau est laineuse. Le manteau interne se présente plus serré contrairement au manteau externe lâche avec des ornements de type gloeocystidia (Fig.127 et 128). La présence de rhizomorphes abondant de type Boletioide (F) (Fig. 129).

EcM 48 présente un morphotype de forme simple à monopodiale de couleur blanche à beige avec des patches de brillance (Fig.149). Les rhizomorphes sont peu fréquents et très épais amenant de toute la longueur de la mycorhize de type F.

EcM 56 correspond à une ectomycorhize simple ondulée et épaisse à extrémité arrondie, de couleur neige avec un manteau de texture cotonneuse et structure externe plectenchymateuse lâche. Les rhizomorphes sont peu fréquents et localisé à la base de la mycorhize (Fig. 150).

EcM 57 correspond à une forme monopodiale –pennée à ramifiée fine longue et ondulée de couleur sombre présentant un manteau à texture feutré et blanc donnant une couleur miel. Les rhizomorphes sont très fréquent et de couleur blanc bien serrée avec des sclérotés intercalaires en abondance (Fig.151 et 152).

EcM 25 correspond à un morphotype de forme tressée avec des extrémités courbées. L’ectomycorhize est de couleur marron à noire avec des patchs blancs (Fig.130 et 131).

La texture du manteau est en feutrage et la structure est plectenchymateuse. Les rhizomorphes sont peu fréquents de type Boletioïde (Fig.132).

EcM 37 est un morphotype monopodiale -pyramidale à ramifié avec des extrémités arrondies aplatie et courbées de couleur blanche à beige très clair (Fig.133). Elle présente une texture du manteau feutrée entrecoupé de patchs de brillance qui atteste de son caractère hydrophobe. Les rhizomorphes sont peu fréquents bien structurés et ramifiés de type F émanant de l’ectomycorhize (Fig.134). Ce morphotype correspond à l’ectomycorhize formée en association avec *Boletus edulis* pour l’avoir relié au carpophore sur le terrain.

EcM 38 se présente sous une forme simple à racemeuse à ramifiée, courbée et longue et de couleur sombre. Les extrémités sont en forme pointue (Fig.135). Le manteau est de structure plectenchymateuse (Fig.136). Les rhizomorphes sont fréquents, bien structurés présentant des anastomoses de la couleur du corps de la mycorhize (Fig.137) et ramifié de type F (Fig.138).

EcM 39 est un morphotype qui se présente sous forme monopodiale ramifiée de couleur beige avec manteau transparent notamment aux extrémités (Fig.139). Les rhizomorphes sont fréquents, bien structurés, de couleur claire de type F (Fig.140). Le manteau présente un aspect externe plectenchymateux (Fig.141).

EcM40 est un morphotype très ramifié de forme fine. De couleur orangé avec des hyphes extramatriciel peu fréquents (Fig.142). Cette EcM correspond par corrélation *in situ* à celle formée par *Pisolithus tinctorius* (Mich.: Pers.) Coker & Couch.

EcM 41 est un morphotype pyramidal à monopodiale-pyramidale épais. De couleur bleu violacée à cendrée. Les rhizomorphes très abondant de couleur plus claire de type F (Fig.143).

EcM 44 est un morphotype très ramifiée épais avec des extrémités ondulées et arrondies. La texture du manteau est feutrée et épaisse. Les rhizomorphes très fréquents et bien serrés de couleur blanc transparent de type F (Fig.144).

EcM46 correspond à une forme simple de couleur marron à extrémité plus claire et transparente (Fig.145). Le manteau présente une texture lisse avec une structure plectenchymateuse de type I. Le réseau de Hartig est épi-épidermal. Un allongement de la première couche de cellule corticale est observé (Fig.146 et 147). Les rhizomorphes sont peu fréquents de type F(Fig.148).



Fig 2- 11: EcM 3, EcM4, EcM 5 et EcM 11: Fig. 2-4: Fig.2. et 3. EcM 3 ramifié (Gx32), (Gx46) et EcM 3 simple (Gx58), Fig. 4. Manteau fin et réseau de Hartig sur deux couches de type para-épidermal en coupe transversal (Gx440). Fig. 5-7 : . *Chroogomphus rutilus* (EcM4) (G x 80) Fig.6. manteau épais et lâche et allongement de la premier couche de cellule corticale en coupe transversale (Gx820) ; Fig.7. réseau de Hartig de type epi-épidermelle en coupe longitudinale (Gx520). Fig.8-9: Fig.8. *Russula* sp.(Fr.) EcM5 (Gx80), Fig.9. manteau pseudo-parenchymateux épais, couche de tanin et réseau de Hartig épi-épidermale en coupe transversale (Gx420). Fig. 10-11 : EcM 11 (Gx72) ; Fig. 11. Manteau pseudo-parenchymateux et réseau de Hartig sur une seule couches de cellules corticales de type para-épidermal en coupe transversale (Gx820).



Fig. 12-24 : EcM 14, 15, 16, 17 et 24. Fig. 12, 13 : Fig. 12. EcM 14 (Gx40) ; Fig. 13. Coupe transversale (Gx400).
 Fig. 14-16 : Fig. 14. EcM 15 (Gx40) ; Fig. 15. Ornementation du manteau (cystides A et N.), Fig. 16. Coupe longitudinale (Gx400).
 Fig. 17-19 : Fig. 17. *Lactarius chysorrhoeus* (EcM 16) (Gx48) ; Fig. 18. Coupe transversale (Gx400) ; Fig. 19. coupe longitudinale (Gx400).
 Fig. 20-21 : EcM 17. Fig. 20. EcM 17 (Gx40) ; Fig. 21. aspect du manteau et du réseau de Hartig sur deux assises (Gx400).
 Fig. 22-24 : Fig. 22. EcM 22 (Gx40) ; Fig. 23. manteau, assise de tanin et réseau de Hartig sur trois couches de cellules corticales (Gx400) ; Fig. 24. Cystides de type M (Gx1000).



Fig. 25-37: EcM24, EcM27, EcM 29, EcM 32, EcM 33, EcM 49, EcM51, EcM55. Fig. 25. EcM 24 (Gx40). Fig. 26-27 : Fig. 26. EcM26 (GX 40); Fig. 27 Manteau et réseau de Hartig sur deux assises de cellules corticales en coupe transversale (Gx 400). Fig. 28. EcM 27. Fig. 29-30 : Fig. 29. *Lactarius sp.* EcM 29 (Gx40) ; Fig. 30. Manteau pseudo-parenchymateux et allongement de la première assise de cellule corticale (Gx 400). Fig. 31 -33 : Fig. 31. *Lactarius subdilus* EcM 32 (Gx40) ; Fig. 32. Manteau interne plectenchymateux et externe pseudo-parenchymateux (Gx400); Fig. 33. réseau de Hartig sur une seule assise (Gx400). Fig. 34. EcM 33 (Gx85). Fig. 35. EcM 49 (Gx52). Fig. 36. EcM 51 (Gx85), Fig. 37. EcM 55 (Gx85).

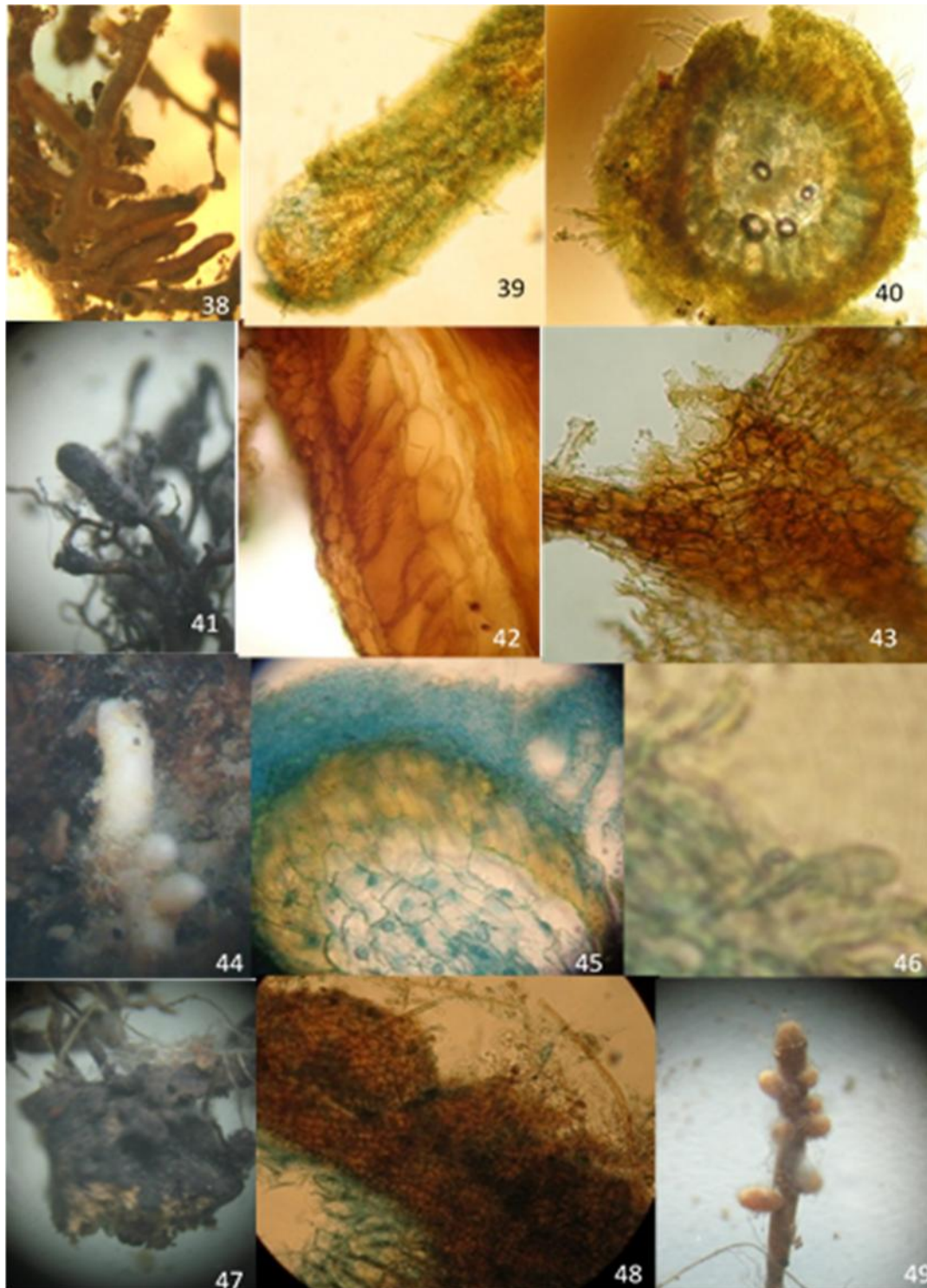


Fig.38-49 : EcM 1, EcM6, EcM7, EcM8, EcM9. Fig.38-40: *Lactarius serifulus* DC. : Fr.(EcM 1): Fig.38. monopodiale beige (Gx65); Fig. 39. aspect externe de EcM1 avec un manteaux externe et hyphes externes (Gx160) ; Fig.40. manteau externe plectenchymateux et interne pseudo-parenchymateux (Gx350). Fig.41-43 : EcM6. Fig.41. EcM 6 de forme simple et noir(Gx52) ; Fig. 42 et 43. Aspect du manteau pseudo-parenchymateux en coupe longitudinale (Gx 560)et vue plane (Gx660). Fig.44-46 : EcM7. Fig.44. EcM 7 monopodiale blanche avec phase extramatrice claire (Gx62) Fig.45. manteau épais et plectenchymateux et tanin (Gx860) ; Fig.46. Cystide fusiforme de type F. Fig.47-48 : EcM 8 *Quercirhiza tomentella*, Fig.47. EcM 8 en forme corallode noir cendré (G x 58) ; Fig.48. manteau pseudo-parenchymateux avec hyphe abondant très épais avec un réseau de Hartig sur deux couches (Gx860). Fig.49 EcM9 pyramidale avec des spinules.



Fig. 50-62: EcM10, EcM18, EcM20, EcM21. Fig.50-53. *Cenococum geophilum* (EcM 10) Fig.50. EcM simple avec des hyphes noire dressées (Gx62) ; Fig.51 Manteau cenococoïde en coupe longitudinale (Gx460) ; Fig.52 et 53 aspect du manteau plectenchymateux cenococoïde (G x 860) et (Gx120). Fig54-56: EcM18. Fig.54. EcM simple à extrémités en boules et de couleur jaune (G x 52) ; Fig.55. manteau très fin plectenchymateux et réseau de Hartig sur trois couches et début d'allongement (Gx440) ; Fig.56. hyphet très abondant à double cloison avec des clamps (Gx520). Fig. 57-59 : EcM 21 ; Fig.57 EcM noire, ondulé simple à extrémités courbées (G x 60), Fig. 58. phase extramatrielle abondante, manteau très épais plectenchymateux et réseau de Hartig sur une couche de tanin (Gx440) ; Fig. 59. Hyphes extramatrielles cloisonnées avec des clamps (Gx560). Fig.60-62 : EcM 21, Fig. 60 EcM pyramidale orange(Gx65) ; Fig.61. hyphes septées avec clamps et anastomoses (G x360) ; Fig.62manteau pseudo-parenchymateux tanin et réseau de Hartig épi-épidermal sur une couches(Gx480).

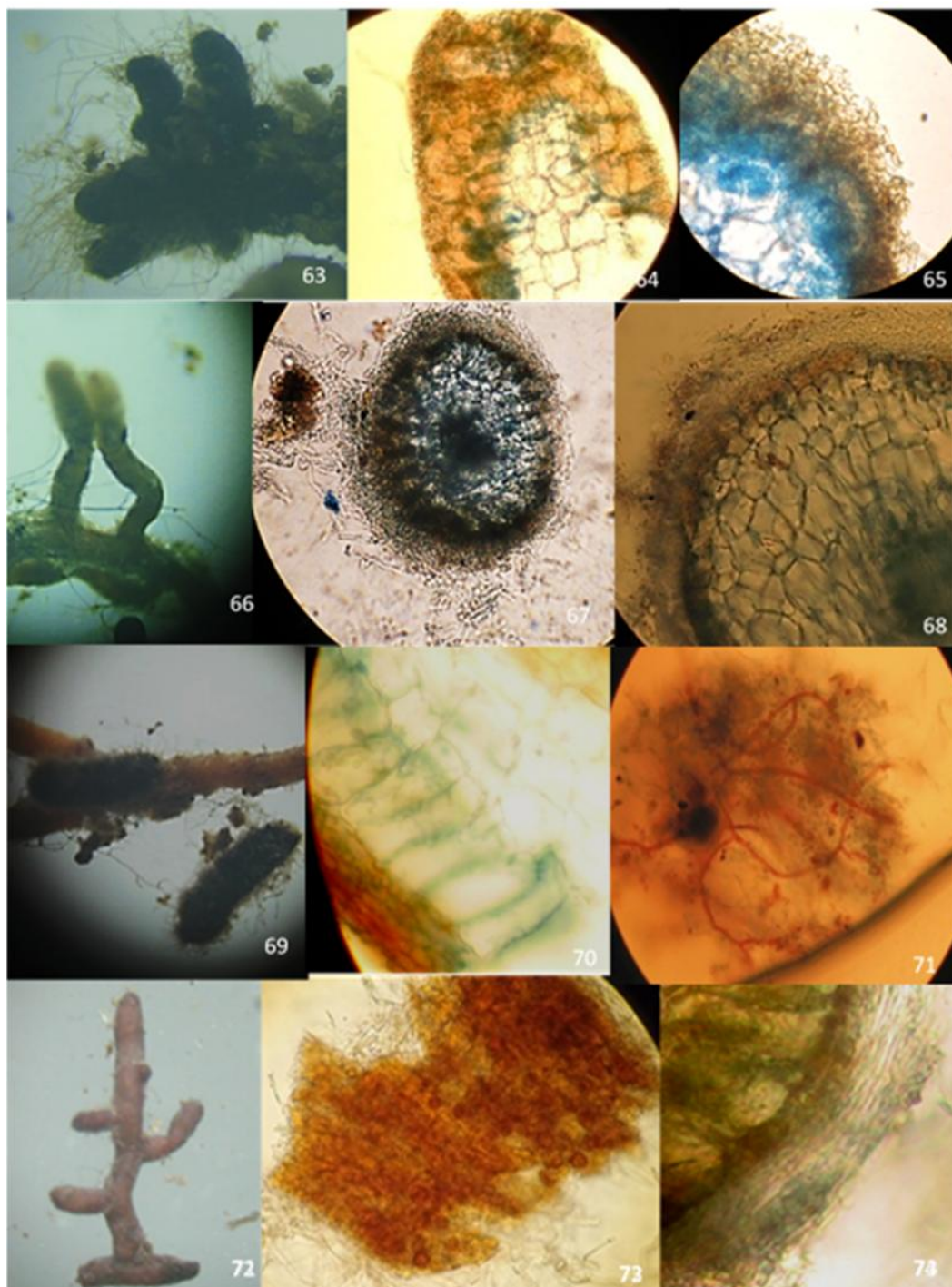


Fig.63-73: EcM30, EcM42, EcM 43, EcM45. Fig. 63-65. *Quercirhiza squamosa* (EcM30), Fig.63. EcM ramifiée avec hyphes marron clair (Gx60), Fig.64 et 65. Aspect du manteau pseudo-parenchymateux et réseau de Hartig sur deux couches en coupe longitudinale et transversal (Gx520) et (Gx650). Fig.66-68 : EcM42, Fig.66. EcM simple ondulé et extrémité en coiffe jaune (Gx50) ; Fig.67.68 phase extramatricielle très abondante, hyphes avec septes anastomoses, réseau de Hartig sur une seule couche et une couche de tanin (G x440) et (Gx620). Fig.69-71 : *Tuber sp.1* (EcM 43), Fig.69. EcM simple et noir (Gx50) ; Fig. 70. manteau externe pseudo-parenchymateux et interne plectenchymateux réseau de Hartig sur une couche en coupe longitudinale (Gx760) ; Fig.71 phase extramatricielle à hyphes avec septes et clamps (Gx420). Fig.72-74 : *Tuber sp.2* (EcM 45), Fig.72 EcM monopodiale beige à orange renflé à extrémités plus épaisses (Gx60) ; Fig.73 Manteau externe pseudo-parenchymateux (Gx460) ; Fig.73 manteau très épais externe pseudo-parenchymateux et interne plectenchymateux (G x760).

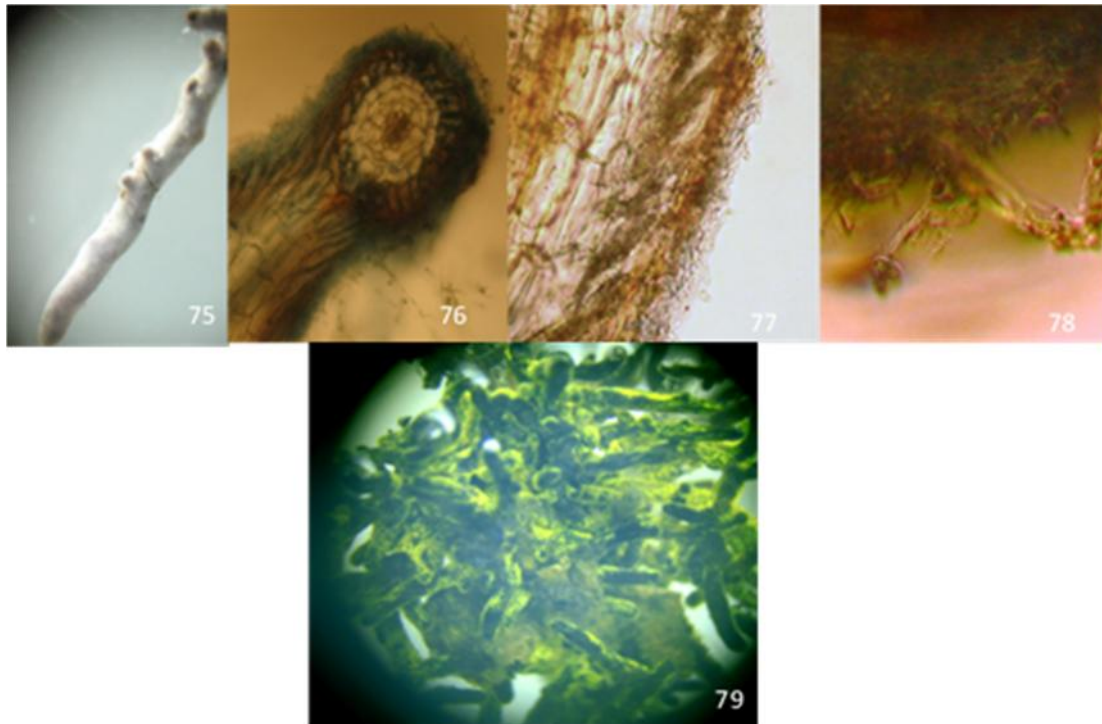


Fig.75-79 : EcM54 et EcM 58. Fig.75-78 : *Inocybe* sp. (EcM54), Fig.75. EcM forme pyramidale ondulé et de couleur blanche (Gx60); Fig.76. manteau plectenchymateux, réseau de Hartig sur une seule couche et tanin en coupe transversale et longitudinale combinées (Gx420) ; Fig.77. Manteau très fin et tanin (Gx650) ; Fig.78. Ornementation de type G et H. (Gx1000). Fig.79. EcM 58 très ramifiée avec phase extramatrixielle jaune (Gx60).

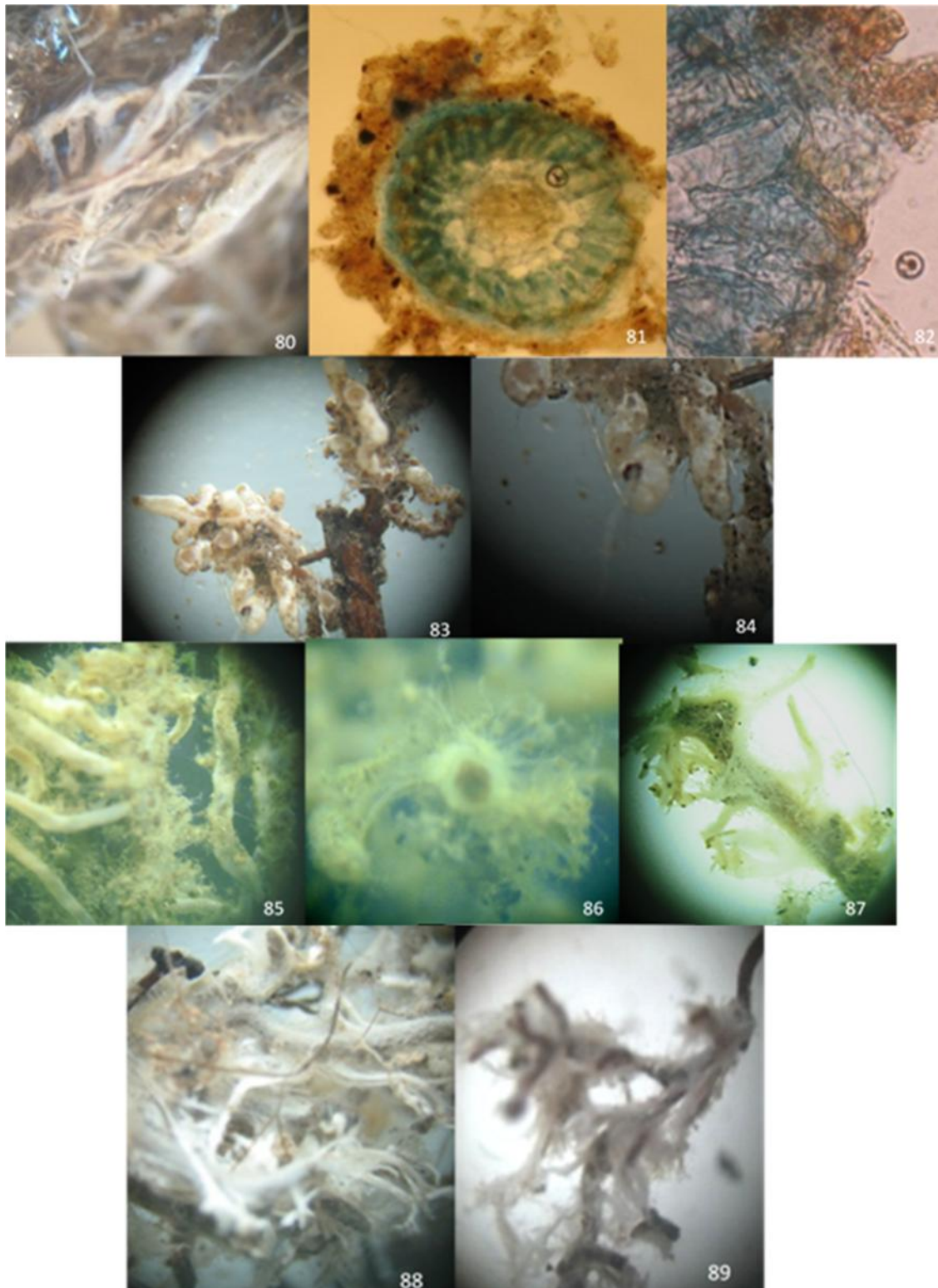


Fig.80-89: EcM 2, EcM 12, EcM 13, EcM19. Fig.80-82 : EcM 2: Fig.80. EcM monopodiale à ramifiée blanche avec d'abondant rhizomorphes (Gx50) ; Fig.81. Manteau plectenchymateux interne bien serré et externe lâche et réseau de Hartig sur deux couches (Gx440) ; Fig.82. Aspect de la cellule allongé et de la couche de tanin (Gx1000). Fig.83et 84. *Amanita muscaria* (EcM12) de forme monopodiale à pyramidale blanche avec des patches de brillance et rhizomorphes blancs (Gx80) et (Gx120). Fig.85-87 : EcM 13, Fig.85. mycorhize blanche avec une phase extramatricielle en forme d'hyphe et rhizomorphes abondants (Gx65) ; Fig.86 phase extramatricielle en forme d'hyphe et rhizomorphes en coupe transversale (Gx80) ; Fig. 87. rhizomorphes émanant de la mycorhize (Gx75). Fig.88: *Dermocybe* sp. (EcM 19) (Gx60).- Fig.89 . *Ramaria* sp (EcM 28) (Gx52).

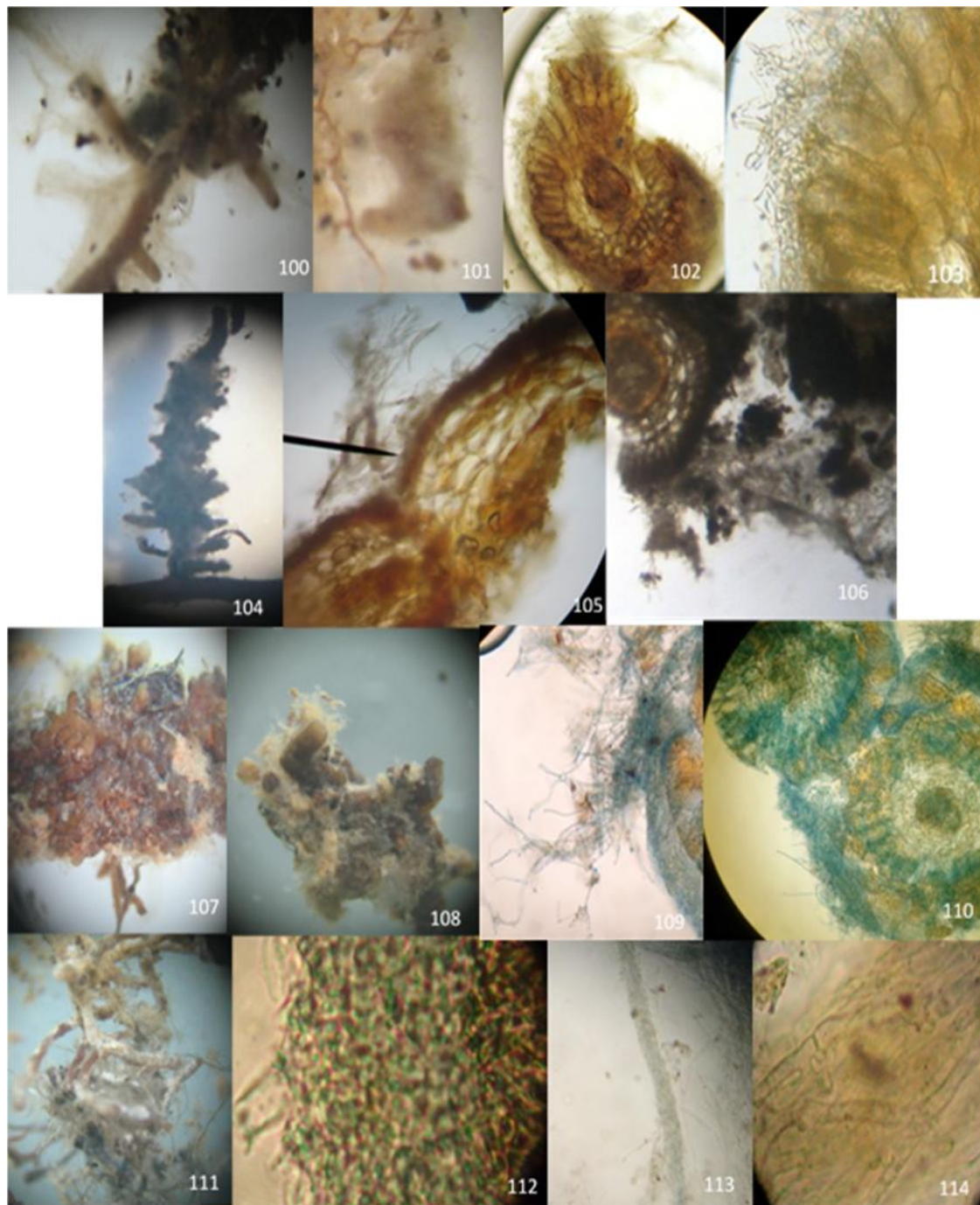


Fig.100-114: EcM 31, EcM 34, EcM 35, EcM 36. Fig.100-103. EcM 31: Fig.100 et 102. mycorhize beige à marron claire avec phase extramatricielle en toile d'araignée (Gx70) ; Fig.102. Manteau plectenchymateux fin et réseau de Hartig sur deux couches (Gx450) ; Fig.103. Ornementations du manteau (Gx1000). Fig.104-106 : EcM 34 ; Fig.104. mycorhize pyramidale noire avec phase extramatricielle sombre (Gx70) ; Fig.105. portion de deux rhizomorphes bien serrés de type ramaroïde (Gx480) ; Fig.106. hyphes cloisonnées et anastomosées (Gx400). Fig.107 -110 : EcM 35 ; Fig. 107 et 108. Mycorhize à coralloïde patatoïde (Gx60) et (Gx80) ; Fig.109. manteau plectenchymateux (Gx520) ; Fig.110. le réseau de Hartig est sur une seule couche, allongement de la première couche de cellules corticales et une couche de tanin avec des ornements de type L. (Gx480). Fig.111-114 : EcM 36 : Fig. 111. monopodiale, beige avec patches de brillance (Gx50) ; Fig.112 manteau plectenchymateux à pseudo-parenchymateux avec ornements (Gx1000) ; Fig.113. rhizomorphes agaricoïdes (Gx 100) ; Fig.114. anastomose, septe et clamps (Gx820).

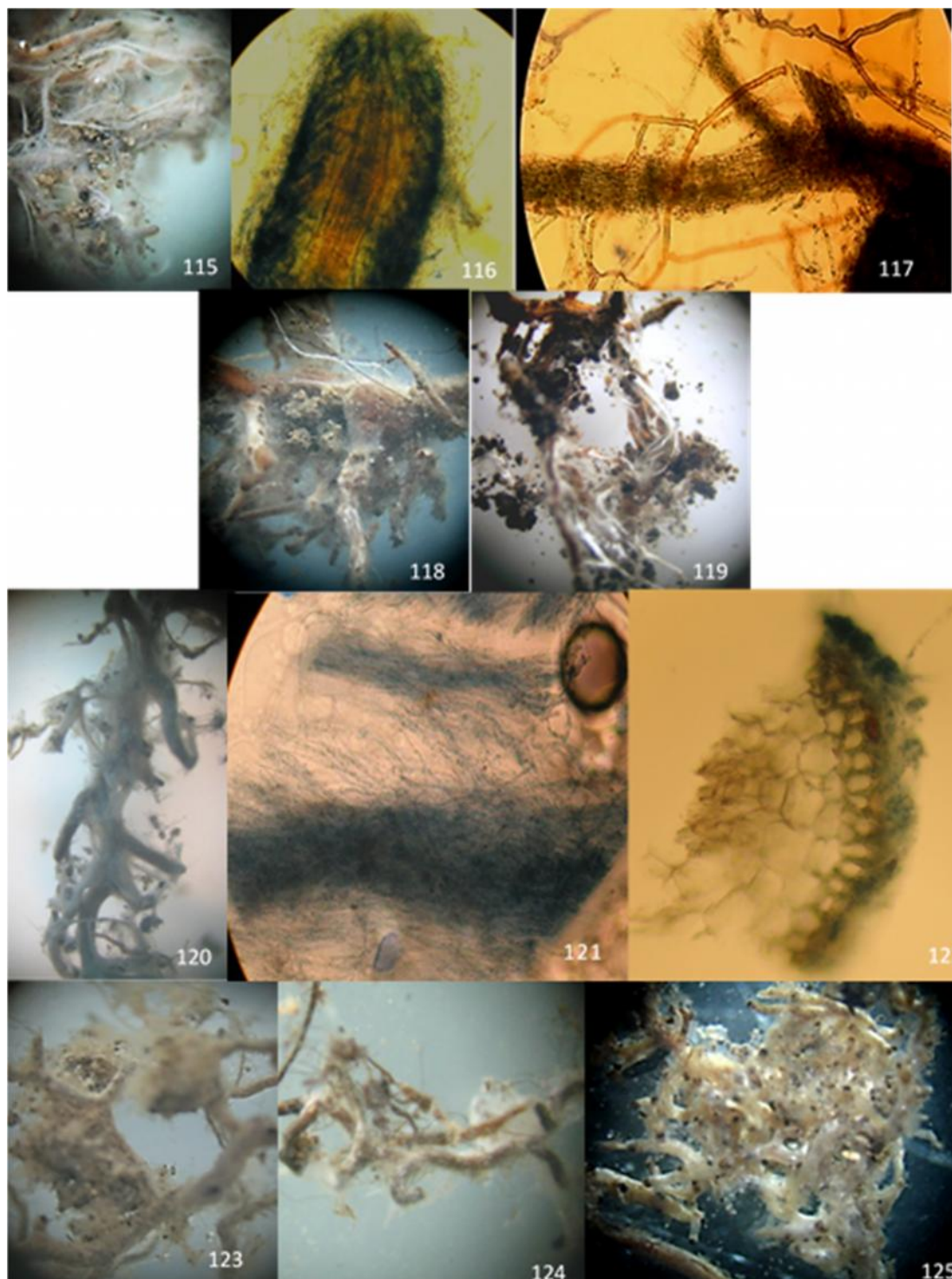


Fig.115-125: EcM47, EcM 51, EcM52, EcM 53. Fig.115-117: EcM47 ; Fig.115. Mycorhize ramifiée aux extrémités courbées et arrondies (Gx65) ; Fig.116. texture externe du manteau plectenchymateuse (Gx520) ; Fig.117. rhizomorphes de type théléphoroïde (Gx760). Fig.118-119. mycorhize beige à miel, monopodiale pennée à extrémité courbée (Gx70) et (Gx48). Fig.120-122. EcM 52, Fig.120. mycorhize monopodiale marron (Gx62) ; Fig.121. rhizomorphes de type uniforme-compact (Gx520) ; Fig.122. manteau plectenchymateux, réseau de Hartig épi-épidermal sur deux couches (Gx450). Fig.123-125. EcM 53. mycorhize blanche à beige avec des extrémités noires courbées et arrondies (Gx70), (Gx40), (Gx32).

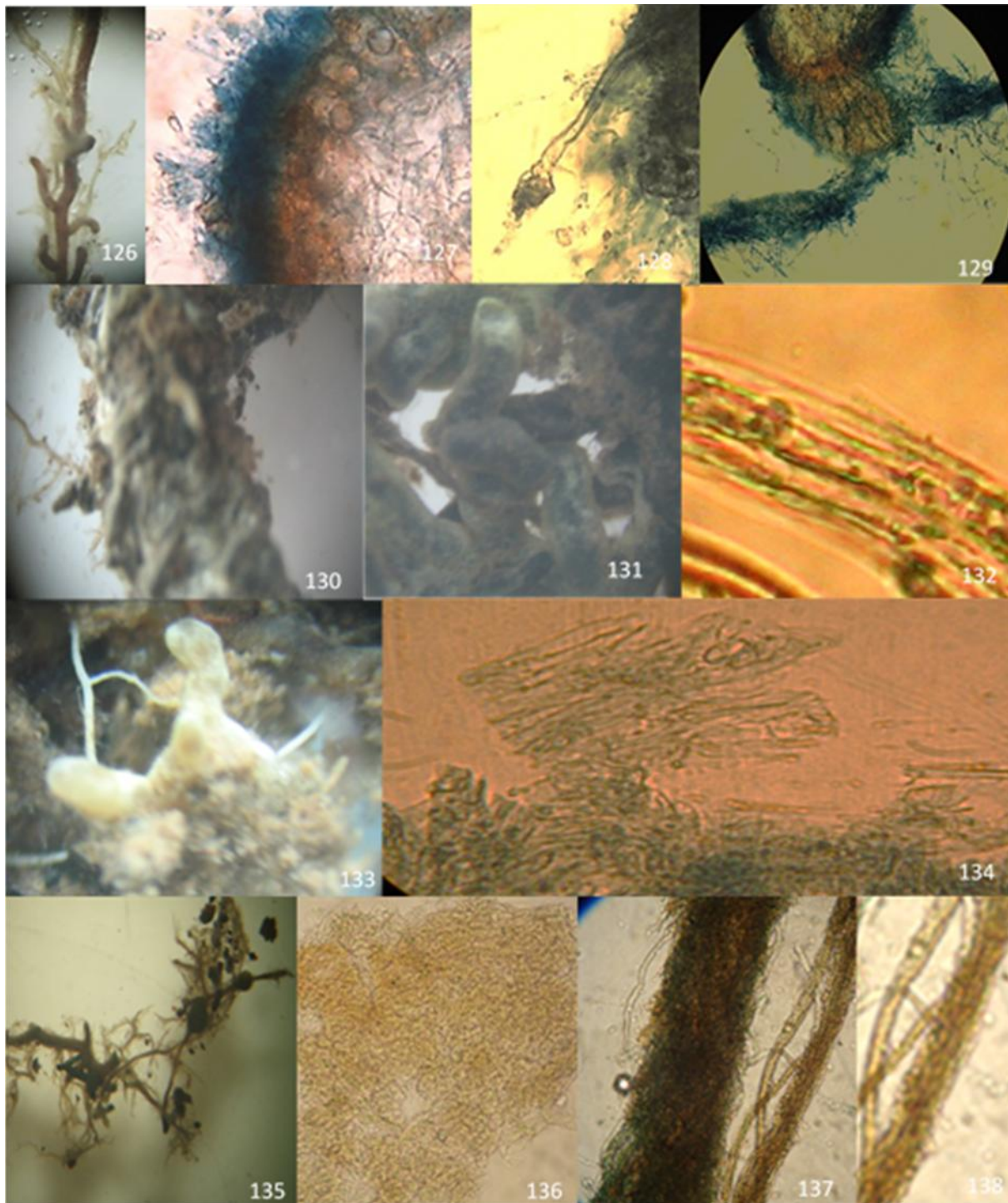


Fig. 126-138: EcM 23, EcM 25, EcM 37, EcM 38. Fig.126-129: EcM23; Fig.126. EcM monopodiale de couleur beige (Gx52); Fig.127. Manteau plectenchymateux épais et ornements (Gx860) ; Fig.128. Ornementation gloeocystidia (Gx1000) ; Fig.129. rhizomorphes boletoides (Gx640). Fig.130-132 : EcM 25 ; Fig.130, 131 : mycorhize tressée et grise (Gx75), (Gx120) ; Fig. 132. hyphes centrales en forme des canaux (Gx1020). Fig.133-134 : EcM 37, Fig.133. *Boletus edulis* (EcM37) mycorhize blanche avec une extrémité en crochet (Gx85), Fig.134. portion de rhizomorphe (Gx900). Fig.135-138 : EcM 38, Fig.135. EcM ramifiée marron avec sclérotés intercalaires (Gx30), Fig.136. manteau plectenchymateux (Gx480) ; Fig.137, 138. rhizomorphe à hyphe cloisonné (Gx620), (Gx850).

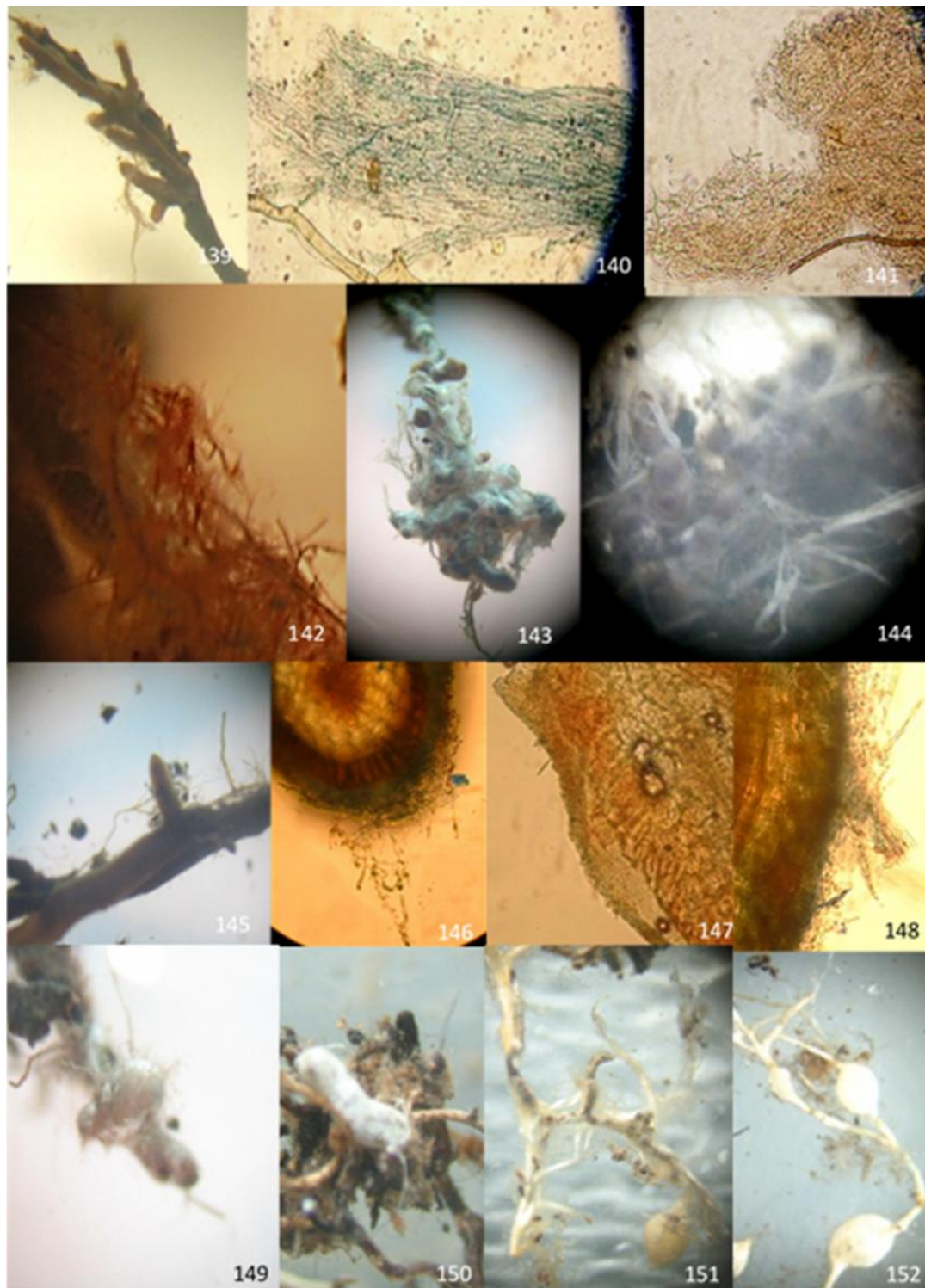


Fig.139-152 : EcM 39, EcM 40, EcM41 EcM44, EcM46, EcM48, EcM56, EcM57. Fig.139-142 : EcM 39 ; Fig.139. mycorhize monopodiale (Gx30) ; Fig.140. Rhizomorphe boletoïde et hyphes en vaisseaux avec clamps (Gx850) ; Fig. 141. Manteau plectenchymateux(Gx460). Fig.42. *Pisolithus tinctorius* (EcM 40) (Gx60). Fig.143. monopodiale-pyramidale bleu cendrée, Fig.144. mycorhize ramifiée à manteau feutrée avec les rhizomorphes fréquent bien serré de couleur blanc transparent (Gx80). Fig.145. mycorhize simple de couleur marron (Gx58) ; Fig.146, 147. manteau plectenchymateux de type I, réseau de Hartig épi-épidermal et allongement de la première couche de cellule corticale (Gx520) (Gx650) ; Fig.148. base d'un rhizomorphe boletoïde (Gx540). Fig.149. EcM 48 simple à monopodiale de couleur beige avec des patches de brillance et des rhizomorphes fréquents(Gx75). Fig.150. EcM56 ectomycorhize blanche simple et ondulée avec un manteau de texture cotonneuse et structure externe plectenchymateuse avec des rhizomorphes F peu fréquent (Gx68). Fig.151, 152. EcM57 monopodiale – pennée sombre fine longue avec manteau blanc(Gx52) ; Fig.152. sclérotés intercalaires.

4. Discussion :

L'aspect anatomique et l'observation des différentes coupes réalisées sur les morphotypes établis par les champignons symbiotiques du chêne liège nous a permis de reconnaître l'organisation structurale des ectomycorhizes rapportée par la littérature (Chivers & Pryor, 1965; Horan *et al.*, 1988, Adjoud, 2004 ; Smith & Read, 2008 ; Di Marino, 2008). Elle se rapproche aussi de la majorité des espèces du sous embranchement des Angiospermes.

L'observation des différentes ectomycorhizes a révélé la présence d'une large gamme d'associés fongiques ectomycorhiziens. L'observation des morphotypes et des coupes anatomiques a permis d'identifier certains morphotypes qui tantôt appartiennent au sous embranchement des Ascomycètes et tantôt au celui des Basidiomycètes.

Les morphotypes inventoriés sont soit à phase extramatricielle absente correspondant au type d'exploration contact, soit présente sous forme : i) d'hyphes abondantes et courtes qui correspondent au type d'exploration courte distance, ii) rhizomorphes fréquents, peu structurés et très ramifiés qui correspondent au type d'exploration moyenne distance, iii) et enfin des rhizomorphes peu fréquents et bien structurés et à ramification limitée qui correspondent au type d'exploration longue distance.

La richesse en morphotypes ectomycorhiziens de types exploratoire contact est composée entre autre de *Lactarius sp.*, *Russula sp.*, *Lactarius subdulcis*, *L. chrysorrheus*, *sp.* et *Laccaria sp.* *Cenococcum geophilum*, *Boletus edulis*, *Tuber sp1.* et *Inocybe sp.*

Les ectomycorhizes formées en association avec les espèces du genre *Laccaria* sont selon Drénou (2006) spécialisées dans la décomposition de la litière et du bois par le biais de la batterie de laccase peroxydases, cellulase et hydrolases (Courty *et al.*, 2005). Garbaye (2013) signale que les mycorhizes de *Russula sp.*, *Lactarius subdulcis*, *L. chrysorrheus*, *sp.* et *Laccaria sp.*, *Cenococcum geophilum*, *Tuber sp1.* et *Inocybe sp.* sont capables, à travers leurs hyphes isolés ou faiblement agrégés en faisceaux lâches à surface hydrophile, d'absorber l'eau sur toute leur longueur et sont revêtus d'un film d'eau capillaire lorsque le sol est humide.

La richesse ectomycorhizienne à phase extramatricielle chez le chêne liège est probablement induite par les qualités chimiques du sol forestier pauvre en général. D'après Rousseau *et al.* (1994), la variation de la communauté ectomycorhizienne est induite par la différence d'absorption du phosphore par les EcMs. Plusieurs auteurs rapportent que les champignons qui produisent un abondant réseau d'hyphes extramatricielles présentent des taux d'absorption du phosphore plus élevés (Coalpert *et al.*, 1999; Van Tichelen & Coalpert, 2000). De plus,

Lilleskov *et al.* (2011) rapportent la sensibilité (réponse négative) des types à moyenne et longue distance à la concentration en azote organique du sol. La présence en grand nombre et richesse des ectomycorhizes du type moyenne et longue distance serait donc induite par les faibles concentrations d'azote organique et du phosphore dans sol de la station d'étude.

Le manteau fongique chez toutes les mycorhizes observées est tantôt plectenchymateux et tantôt pseudo-parenchymateux. Agerer (1995) considère que le manteau pseudo-parenchymateux est plus évolué d'un point de vue structural et évolutif. Ce dernier prévient la formation d'une phase extramatricielle en cause des grandes cellules du manteau externe. Il est apparemment destiné à former des ectomycorhizes en contact direct avec les particules du sol et augment les capacités hydrophiles de ces cellules (Agerer, 2006).

L'épaisseur du manteau varie d'une mycorhize à l'autre. Il se présente parfois sur une seule, deux, voire trois couches (interne, moyen et externe). Le manteau fongique observé chez l'EcM 1, EcM 3, EcM 5, EcM 7, EcM 16, EcM 24 et EcM 32 est très développé. Il aurait selon Peterson *et al.* (2004) un rôle protecteur mais aussi celui de réserve. Cependant, Van der Heijden et Kuyper (2003) rapportent que lorsque le champignon se développe davantage par des épaisseurs importantes du manteau et une forte colonisation de racine, il mobilise une grande quantité d'azote pour sa propre croissance, transférant peu de nutriments à la racine. Il présente un rôle d'absorption de l'eau et d'élément minéraux. Cependant, Peterson *et al.* (2004), rapportent que lorsque le manteau interne est épais et composé de plusieurs couches, un échange bidirectionnel d'eau et de nutriment est observé entre le manteau interne et le réseau de Hartig.

Le réseau de Hartig est le siège même de tous les échanges entre la plante hôte et son partenaire fongique. Chez la plupart des ectomycorhizes que nous avons observées le réseau de Hartig s'étend généralement au-delà de la première couche de cellules corticales. En effet, chez certains anato-morphotypes tels que l'EcM 1, l'EcM 3, l'EcM 4 et l'EcM 5, ce réseau pénètre jusqu'à la deuxième couche voir l'ébauche de la troisième couche de cellules corticales cas de l'EcM 16 et l'EcM 22. Ceci a été signalé par plusieurs auteurs chez les espèces de plusieurs familles d'Angiospermes (Lupi & Gautero, 1967 ; Di Marino, 2008, Adouane et Beddiar, 2011, Agerer et Rambold, 2004 -2013). Les même observations ont été signalées par Adjoud, (2004) chez les ectomycorhizes des espèces du genre *Eucalyptus* et par Hernandez (2014) au niveau de l'ectomycorhizes formées en association entre *Boletus edulis* et *Cistus ladanifer*.

Bien que ce soit caractéristique des Gymnospermes, chez l'EcM 34, ce même réseau atteint la dernière couche corticale avec des allures du réseau épi-épidermal. Cette ectomycorhize présente donc une plus grande surface d'échange de nutriments entre les deux partenaires. Très

peu de travaux ont signalé un réseau de Hartig dépassant les trois couches corticales et allant jusqu'à l'endoderme chez les angiospermes, un seul cas a été signalé dans les travaux de Yokomizo et Krugner (1983), chez la mycorhize formée par *Pizolithus tinctorius* avec les espèces du genre *Eucalyptus*.

A la formation du réseau de Hartig s'ensuit un allongement radial de la première assise de cellules racinaires dans le cas des Angiospermes, contribuant à la formation d'un réseau de Hartig péri-épidermal (Massicotte *et al.*, 1986). Cet allongement est observé chez la majorité des coupes des ectomycorhizes de *Quercus suber* observées. Cependant, l'EcM 2, EcM 22 et EcM 34 présentent une deuxième couche de cellules corticales plus ou moins allongées. D'après Malajezuk *et al.* (1990) et Burgess *et al.* (1994), cet allongement traduirait l'efficacité de la symbiose. En effet, Peterson *et al.* (2004) rapportent que l'allongement des cellules corticales en contact avec le réseau de Hartig offrent une plus grande phase d'échange entre les deux partenaires.

La présence de tanins au niveau des racines n'est point caractéristique de la racine mycorhisée. En effet, les observations de Ling Lee *et al.* (1977) ont révélé la présence de tanins dans les racines mycorhisées et non mycorhisées de l'*Eucalyptus*. D'après ces auteurs, hormis les tanins des cellules épidermiques, toutes les autres substances phénoliques observées ne semblent pas être liées à la mycorhization. Selon Marx & Foster (1973) et Pichè (1983), les tanins seraient produits par la racine pour éliminer les champignons qui ne les tolèrent pas et sélectionner ainsi les champignons symbiotiques. Les tanins n'opposeraient pas de résistance à la colonisation par le champignon mycorhizien (Pichè, 1983). Cependant, selon Rancillac (1983), la présence de tanin exprime plus l'âge de la racine puisqu'il existe aussi dans les racines non mycorhisées. En effet, lors de nos observations, nous avons noté la présence de tanins dans la majorité des coupes réalisées sans toutefois interrompre le développement et l'avancement des hyphes mycélienne du réseau de Hartig.

5. Conclusion.

Le chêne liège est doté d'un nombre important de partenaires fongiques ectomycorhiziens. De par l'analyse globale, les différents types d'exploration sont bien représentés. Cependant, les groupes les plus représentés sont les types d'exploration contact et courte distance. Les caractères anatomiques observés chez la majorité des mycorhizes observées présentent un aspect fonctionnel qui suggère l'efficacité de ces dernières.

Références bibliographiques

- Adjoud D. 2004. La symbiose mycorhizienne chez l'Eucalyptus. Interactions multiples et dynamique de la symbiose en relation avec l'environnement. Thèse de doctorat d'Etat en sciences Biologique. Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou. 161 P.
- Adouane M., Beddiar A. 2011. État mycorhizien du chêne liège (*Quercus suber*) et influence de *Acacia decurrens* W. et de *Eucalyptus camaldulensis* D. sur son développement dans la région d'El Kala (Nord Est algérien). Deuxièmes Rencontres Méditerranéennes Chercheurs-Gestionnaires-Industriels « La Gestion des Subéraies et la Qualité du liège ». Jijel 17-19 Octobre 2011
- Agerer, R. (1987–2002). *Colour atlas of ectomycorrhizae*. Schwäbisch Gmünd, Munich: Einhorn-Verlag
- Águeda Hernández B. 2014. *Boletus edulis* and *cistus ladanifer*: characterization of its ectomycorrhizae, in vitro synthesis, and realised niche. Doctoral thesis, Murcia University, 161p.
- Alajczuk N., Lapeyrie F., Garbaye J. 1990. Infectivity of pine and eucalypt isolates of *Pisolithus tinctorius* on roots of *Eucalyptus urophylla* in vitro. I. Mycorrhiza formation in model systems. *New phytologist*, 114 : 627-361.
- Antunes A. J. 1984. Micorrizas no montado de sobro. Sua determinação e alguns aspectos ecológicos. Relatório de Estágio do Curso de Engenheiro Silvicultor, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa, Portugal, 84 p. .
- Branzanti B., Zambonelli A. 1989. Synthesis of mycorrhizas on *Quercus suber* using *Hebeloma sinapizans* and *Paxillus involutus*. *Agric Ecosyst Environ* 28: 35–40
- Burgess T., Dell B., Malajczuk N. 1994. Variation in mycorrhizal development and growth stimulation by 20 *Pisolithus* isolates inoculated on to *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. *New Phytologist*, 127(4), 731-739.
- Colpaert J. V., Van Tichelen K. K., Van Assche J. A., Van Laere A. 1999. Short-term phosphorus uptake rates in mycorrhizal and non-mycorrhizal roots of intact *Pinus sylvestris* seedlings. *New Phytologist*, 143(3), 589-597.
- DGF 2007. Rapport sur la politique forestière et la stratégie de l'aménagement et de développement durable des ressources forestières et aléatières. 81P.
- Di Marino E., Scattolin L., Bodensteiner P., Agerer R. 2008. *Sistotrema* is a genus with ectomycorrhizal species— confirmation of what sequence studies already suggested. *Mycological Progress*, 7(3), 169-176.,
- Dinis C., Surovy, P., Ribeiro N. A., Machad, R., Oliveira M. R. 2016. Cork Oak Seedling Growth under Different Soil Conditions from Fertilisation, Mycorrhizal Fungi and Amino Acid Application. *Journal of Agricultural Science* ; Vol. 8, No. 1 ; 55-67.
- Drénou C. 2006. Les racines : face cachée des arbres. IDF-CNPPF : 335p.

- Horton T.R., Bruns T.D. 2001. The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black box. *Mol Ecol* 10: 1855–1871.
- Kårén O., Nylund J. E. 1996. Effects of N-free fertilization on ectomycorrhiza community structure in Norway spruce stands in Southern Sweden. *Plant and Soil*, 181(2), 295-305.
- Lilleskov E.A., Hobbie E.A., Horton TR. 2011. Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecol* 4:174–183.
- Ling-Le M., Chilvers G. A., Ashford A. E. 1977. A histochemical study of phenolic materials in mycorrhizal and uninfected roots of *Eucalyptus fastigata* Deane and Maiden. *New Phytologist*, 78(2), 313-328.
- Lupi A.M., Gautero C. 1967. Ricerche sulle micorrize di *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens* in Piedmonté. *Allionia*.13:129-148.
- Marks G.C., Foster R.C. 1973. Structure, morphogenesis, and ultrastructure of ectomycorrhizae. In: *Ectomycorrhizae, Their Ecology and Physiology* (Ed. by G. C. Marks & T. T. Kozlowski), pp. 1-41. Academic Press, New York.
- Massicotte H. B., Peterson R. L., Ackerley C. A., Piché Y. 1986. Structure and ontogeny of *Alnus crispa*-*Alpova diplophloeus* ectomycorrhizae. *Canadian journal of botany*, 64(1), 177-192.).
- Meddour R. 2010. Bioclimatologie, phytogéographie et phytosociologie en Algérie, exemple des groupements forestiers et préforestiers de la Kabylie Djurdjureenne, Thèse de Doctorat d'État en Sciences agronomiques, Université Mouloud Mammeri, Tizi-Ouzou, 397 p.
- Peterso R. L., Massicotte H. B., Melville L. H. 2004. Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Piché Y., Peterson R.L., Howarth M.J., Fortin J.A. 1983. A structural study of the interaction between the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* and *Pinus strobus* roots. *Canadian Journal of Botany* 61, 1185–1193
- Rancillac M. 1983. La mycorrhization in vitro : influence de la morphologie et des structures anatomiques de l'appareil racinaire sur l'établissement des ectomycorhizes. *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques*, 130(2), 47-52.
- Rousseau V., Vaulot D., Casotti R., Cariou V., Lenz J., Gunkei J., Baumann M.E.M. 1994. The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): evidence and hypotheses. *J Mar Sys* 5:23-29.
- Santos M.N., Machado M.H., Bragança M.H., Ramos H, Sousa E, Tomaz I. 1999. Mycoflora associated with cork oak (*Quercus suber*) in Portugal. *IOBC/WPRS Bull.*, 22: 25-28.
- Van Tichelen K. K., Colpaert J. V. 2000. Kinetics of phosphate absorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal Scots pine seedlings. *Physiologia Plantarum*, 110(1), 96-103.

- Van der Heijden E. W., Kuyper T. W. 2003. Ecological strategies of ectomycorrhizal fungi of *Salix repens*: root manipulation versus root replacement. *Oikos* 103, 668–680.
- Visser S. 1995. Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytol* 129:389-401
- Yokomizo N. K. S., Krugner T. L. 1983. *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker et Couche ectomicorrizas em especies de Eucalyptus l'Heritier. *Silvicultura, Sao Paulo*, 17-19.

Chapitre III

Typologie fonctionnelle de la communauté ectomycorhizienne du chêne liège en saison sèche selon les classes de diamètres. Cas de la forêt de Taksebt à Tizi-Ouzou (Algérie)

Article soumis à publication.

Un tableau des correspondances des différentes ectomycorhizes de cet article et du chapitre 2 de la thèse est présenté en annexe 3.

Typologie fonctionnelle de la communauté ectomycorhizienne du chêne liège en saison sèche selon les classes de diamètres. Cas de la forêt de Taksebt à Tizi-Ouzou (Algérie)

Résumé :

L'objectif de cette étude est l'identification des groupes fonctionnels de champignons ectomycorhiziens (EcMs) du chêne liège (*Quercus suber* L.) pour la saison d'été. L'étude est menée au niveau de la subéraie de Taksebt située dans l'étage supérieur thermo-méditerranéen subhumide de la région de Tizi-Ouzou (Algérie) et localisée à 36°46'28" N, 4°37'60" E. Les prélèvements, pendant l'été 2011, ont concerné des racines collectées au niveau des quatre points cardinaux à une distance de 1m50 du collet de trente arbres classés en catégories de diamètre. L'étude morpho-anatomique a été réalisée selon la méthodologie d'Agerer (1987 - 2006). Quarante-sept morphotypes ectomycorhiziens ont été déterminés. La richesse morphotypique la plus importante d'une valeur de 32 morphotypes est enregistrée chez la catégorie des gros et très gros diamètres. La classification fonctionnelle selon la méthode d'Agerer (2001) a permis une répartition des morphotypes distingués en quatre groupes : le type d'exploration par contact, courte distance, moyenne distance et longue distance. Les groupes d'exploration par contact et courte distance, à travers toutes les catégories de diamètre, sont les plus riches en morphotypes : 16 morphotypes pour le groupe contact et 12 pour le groupe courte distance avec un nombre important de morphotypes communs issus de ces derniers groupes pour toutes les catégories de diamètre. A l'opposé, les EcMs des groupes d'exploration moyenne et longue distance, qui présentent une richesse morphotypique faible représentant que 37,5% de la communauté ectomycorhizienne. Ces résultats suggèrent que le chêne liège répond à la sécheresse estivale en s'associant aux champignons qui forment des EcMs de type d'exploration contact et courte distance.

Mots clés : Chêne liège, Ectomycorhizes, Exploration, Classe de diamètre, Été.

Functional typology of ectomycorrhizal community of drought season as oak cork diameter classes in an Algerian forest: Case of Taksebt forest in Tizi-Ouzou (Algeria)

Kadi- Bennane S., Adjoud-Sadadou D., Harchaoui-Bournine C., Mezaour N.

Laboratoire de Production, Amélioration et Protection des Végétaux, Faculté des sciences biologiques et sciences agronomiques, Université Mouloud MAMMERI de Tizi-Ouzou, Algérie. kadilynda@yahoo.fr

Abstract:

The aim of this work is to identify the functional groups of Cork Oak (*Quercus suber* L.) ectomycorrhizae (EcM). Experiments are carried in Taksebt cork oak forest in humid temperate Mediterranean forest of Tizi Ouzou region, in North of Algeria situated at 36°46'28" N, 4°37'60" E. During summer 2011, the sample concerned roots collected at the four cardinal points at a distance of 1.50m from the collar of thirty trees categorized in size diameter. The morpho-anatomical study was conducted using Agerer's methodology (1987 to 2006). Forty-seven ectomycorrhizal morphotypes were found. The most important richness morphotypique of 32 EcMs recorded for the large and very large diameter tree classes. Agerer's functional classification method (Agerer, 2001) proposed a distribution of morphotypes into four groups: contact exploration type (ET), short distance ET, medium distance ET and long distance ET. Across all tree diameter categories, contact and short distance ET are very diverse: 16 morphotypes of the contact ET and 12 of short distance ET with some significant, commonly occurring morphotypes. In contrast, EcM of medium distance ET and long distance ET are representing 37.5 % of EcM communauté (18), respectively, less diverse. These results suggest that cork oak responds to summer drought condition in Taksebt forest by focusing at and diversifying EcMs of contact and short distance ET.

Key words: Cork oak, Ectomycorrhiza, exploration types, tree diameter class, summer.

1. Introduction:

Cork oak (*Quercus suber* L.) is a characteristic component of the Mediterranean ecosystem. It represents a total area of about 2.5 million hectares (ha) in the Mediterranean basin with 1.5 million hectares (67%) in the northern (Portugal 34%, Spain 27%, France 3%, Italy 3%) and 1 million ha (33%) in the southern area (11% Algeria, 18% Morocco and 4% Tunisia) (APCOR, 2012).

Recently, Mediterranean ecosystems are frequently facing drought (Koerner *et al.* 2005, Van Giorgi and Lionello, 2008; Mantgem *et al.*, 2009 ; Zhao and Running, 2010). In fact, cork oak forests are continuously under pressure making their juvenilization and maintenance problematic.

The ectomycorrhizal symbiosis is a key player in forest ecosystems (Bâ *et al.*, 2011). The majority of tree species of the temperate and boreal regions live in symbiosis with ectomycorrhizal fungi (Read 1991, Smith and Read, 2008), which colonize more than 90% of short roots (Taylor *et al.*, 2000). Mycorrhizal symbiosis allows the plant to improve its water balance and mainly contributes to uptake of water from soil through ectomycorrhizal networks. This increases the contact area between soil and root system (Duddridge *et al.* 1980; Garbaye and Guehl, 1997; Smith and Read, 2008; Warren *et al.* 2008). Many authors are interested in *Quercus* EcM in Mediterranean basin (Abourouh, 1979; Antunes, 1984; Garbaye, 1990; Azul and Freitas, 1999; Azul *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 1999; Tomás, 1999; Garcia, 2001; Novel and Miguel, 2005, Adouane and Beddiar, 2011). They revealed some ectomycorrhizal communities that particularly varied in species richness. However, rather rare are studies interested in functional classification of cork oak EcM. The aim of the present study was to evaluate morphotypes richness and to apply a functional typology of ectomycorrhizal community to diameter categories (age) of cork oaks under summer drought.

2. Materials and methods:

Our study was performed in the cork oak forest Taksebt (36 ° 45'28"N and 4 ° 38'49"E), located in Kabylia, a region of northern Algeria with a subhumid climate type. The study stand was located at an altitude of 800-1100 m with a slope of 15- 40%. Average annual rainfall was 800-1200 mm and the average temperature varied from 4.26 °C in the coldest month to 31.44 °C in the hottest. The double sampling is achieved in the first week of July: subjective (for the plots) and stratified (for the categories of diameters). Ten circular plots of 400 m² are installed. In each plot, three trees were selected according to the diameter of the trees for four root samples, according to the 4 cardinal points, at a distance of 1.5 m from the tree. Knowing that, the interval between trees is of at least 5 to 6 m and the crowns of the trees not exceeding 3m of diameter on average. In total, thirty trees were the subject of the study. The adult trees are peeled since more of one year. Each tree is affiliated to four diameter classes corresponding to different developmental stages of *Quercus suber*:

- 9 trees fell in the “perch” category (P) of diameter at 1.30 m height (breast height) between 7.5 and 17.5 cm (aged 10 to 20 years),
- 8 trees fell in the “small wood” category (SW) whose breast height diameter was between 17.5 and 27.5 cm (aged 20-30 years)
- 8 trees fell in the “medium wood” category (MW) with a breast height diameter between 27.5 and 42.5 cm (aged 30-40 years)
- 5 trees fell in the “large wood and very large wood” category (L, VL W) whose diameter was beyond 42.5 cm (aged over 40).

It should be noted that P and SW categories represent the early stage of cork oak.

From the collar of the tree, we followed the roots until 1m50. With the help of a pick and a shovel, we cleared the roots to a depth of 40 cm. the roots and soil thus collected are put in a plastic bags

The samples are labeled , transported to the laboratory and stored at 4 ° C.. Then, the roots are gently rinsed with tap water and observed under a stereoscope. The observed morphotypes are preserved in a FPA conservative (3%Formalin, 5% Propionic acid and 92% alcohol). Furthermore, anatomical sections were carried to the hand in order to observe the mantle, cystidia and Hartig net out in order to complement the morphological description and determination. Under consideration of anatomical features the morphotypes were categorized according to Agerer (2001): i: contact ET (C-ET, only a smooth mantle or emanating hyphae only exceptionally present), ii: short distance ET (SD-ET, a remarkable envelope of hyphae present without rhizomorphs), iii: medium distance ET (MD-ET, presence of simple rhizomorphs), iv: long distance ET (LD-ET, presence of well-differentiated rhizomorphs). The last three groups were proposed by Agerer (2006) as corresponding to different acquisition strategies and nutrient translocation. Morphotypes have received a reference number. The consultations of the online database DEEMY (DEscription of EctoMYcorrhizae, www.DEEMY.de) and Description of Ectomycorrhizas (Igelby *et al.* 1990) enabled to determine some morphotypes.

Statistique analysis (determination coefficient and one-way ANOVA) was performed using Excel and BioStat2009 Professional 5.8.4 software .

3. Results and observations:

2146 short roots observations allowed discerning 47 ectomycorrhizal morphotypes for summer season. Through the morpho-anatomical study, 14 morphotypes are determined: *Russula* sp. *Lactarius subdulcis* Bull. : Fr. *Lactarius chrysorrheus* Fr. and *Chroogomphus rutilus* (Schaeff. : Fr.) O. K. Miller as contact ET (figure1A). Then, *Cenococcum geophilum* Fr.(EcM10), *Quercirhiza squamosa* P.G.(EcM28), *Inocybe obscurabadia* (J. Favre) Grund & D. E. S. (EcM 40) and *Lactarius serifluus* DC. : Fr.. (EcM 1) (fig.1.2.G) and *Tuber* sp2.. (EcM38) was determined for short distance ET (Fig.1.2.H). The third group concerning medium distance-ET: EcM 23 (Fig.1.3.I), *Amanita muscaria* L.:Fr.) (EcM12)(Fig.3.K) , *Dermocybe* sp. (EcM16) (Fig.3.L) and *Ramaria* sp.(EcM26) Fig.1.3.L *Cortinarius* sp.. Long distance ET represent among others: *Boletus edulis* Bull.: Fr. (EcM37), (EcM21) (Fig. 1).

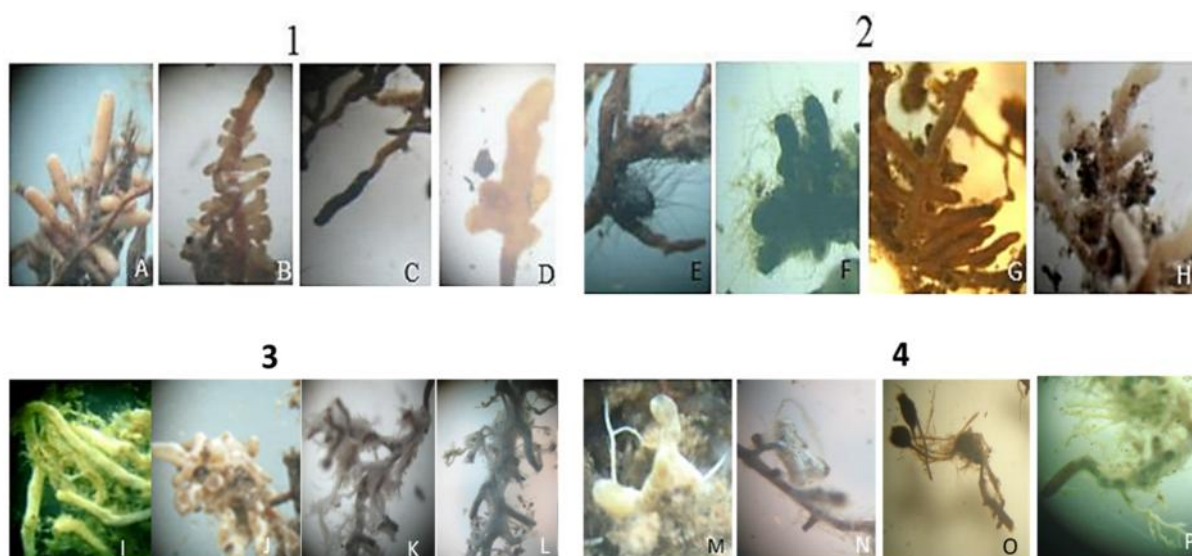


Fig. 1. Example of EcM-ET found at *Quercus suber*: C-ET (1) : A) EcM 5: *Russula* sp. (Gx40), B) EcM 13 (Gx40), C) EcM 3(Gx46), D) EcM 30 *Lactarius subdulcis*. SD-ET(2): E) EcM10 (Gx40): *Cenococcum geophilum* (Gx52), F): EcM 28: *Quercirhiza squamosa* (Gx56), G), EcM 1 :*Lactarius serifluus*. (Gx62) and H) EcM 40 : *Inocybe obscurabadia* (Gx40). MD-ET (3): I) EcM 23 (Gx52), J) EcM12: *Amanita muscaria* (L. :Fr.) (Gx56), K) EcM 18 : *Dermocybe* sp. and L) EcM 26: *Ramaria* sp. (Gx40), LD-ET (4): M) EcM 34: *Boletus edulis* Bull. (Gx40), N) EcM 46 (Gx60), O) EcM 22 (G x 45), P) EcM 39(Gx60) .

Inventory and observations made on the short roots of the cork oak has allowed us to note a rich ectomycorrhizal morphotypes. The results of the functional classification revealed all types of exploration are present at variable rates EcMS of C and SD exploration type at 48 to 50% and 21% to 31%, respectively and on the other hand, a low wealth of exploration morphotypes of type MD and LD with proportions 15% to 28% and 3% to 11percentage respectively (Table 1).

Table 1. Morphological and anatomical characteristics according to Agerer (1986, 1987 to 2001) of all frequent EcMs morphotypes observed on *Q. suber* L.

N EcM	Macroscopique description	Inner mantle	Outer mantle	Emanating hyphae	Cystidia types	Rhizomorphs	ET
EcM2	ramified; whitish brown.	pseudo-parenchymatous	pseudo-parenchymatous (K)	whitish brown ; frequent	tapering, capitate outgrowth	White and Differentiated with randomly distribution of some hyphae very thick (D)	MD
EcM3	branched ;black	pseudo-parenchymatous	plectenchymatous	infrequent	tapering, capitate outgrowth and gloeocystidia	lacking	C
EcM4 <i>Chroogomphus</i> sp.	simple; roundish with constrictions ; white	plectenchymatous	plectenchymatous F	lacking	fusiform	lacking	C
EcM5 <i>Russula</i> sp.	Branched orange to yellow	pseudo-parenchymatous	plectenchymatous (L)	whitish, infrequent	A et C	lacking	C
EcM6	branched ; short ;black	pseudo-parenchymatous	pseudo-parenchymatous	infrequent	-	Lacking	SD
EcM7	branched ; thick; short ; white	plectenchymatous	plectenchymatous, loosely	whitish brown ,infrequent	bristle-like with apical knob	lacking	SD
EcM10 <i>C.geophilum</i>	black; unbranched;	plectenchymatous	plectenchymatous (G)	Dark brown Long, irsute ; straight	lacking	lacking	SD
EcM12 <i>A. muscaria</i>	coralloid ; yellow brown shiny	plectenchymatous	plectenchymatous	lacking	lacking	A, B, D	MD
EcM15 <i>Lactarius chrysorrheus</i>	pyramidal to irregular branched; translucent; yellowish brown	-	-	lacking	lacking	lacking	C
EcM16	irregularly branched grey and sinuous	pseudo-parenchymatous	pseudo-parenchymatous	lacking	D	lacking	C
EcM17	repeatedly constriction ; brown	pseudo-parenchymatous	pseudo-parenchymatous	infrequent	E	scare (E)	SD
EcM18 <i>Dermocybe</i> sp.	branched; white; shiny	plectenchymatous	plectenchymatous (A)	frequent	lacking	frequent	MD
EcM19	branched; dark; tortuous	plectenchymatous	plectenchymatous (E)	frequent as patches	lacking	lacking	SD
EcM20	branched; thick; apex roundish; grey	pseudo-parenchymatous	pseudo-parenchymatous	infrequent	K	lacking	SD
EcM 21	simple; roundish; short; yellowish	plectenchymatous	Pseudo - parenchymatous	green; infrequent	bristle-like	lacking	C
EcM22	irregular	plectenchymatous	plectenchymatous	infrequent	lacking	rarely	LD
EcM23	branched ; thin;brown	plectenchymatous	plectenchymatous	whitish ,frequent	lacking	Frequent and white	MD

Table 1. Continued

N EcM	Macroscopique description	Inner mantle	Outer mantle	Emanating hyphae	Cystidia types	Rhizomorphs	ET
Em24	irregularly; tortuous, long system; brown	plectenchymatous	plectenchymatous (C)	frequent	K	lacking	C
EcM25	simple; smoothy; long; tortuous	-	-	lacking	lacking	lacking	C
EcM26 <i>Ramaria</i> sp.	pyramidal ; brown with white felty patches silvery.	plectenchymatous	plectenchymatous	frequent and clear	F et G	cottony and frequent	MD
EcM27	pyramidal to irregular branched; yellow.	-	-	lacking	lacking	lacking	C
EcM28 <i>Quercirhiza squamosa</i>	monopodial irregular branched; dark	pseudo-parenchymatous	pseudo-parenchymatous (P)	Dark brown Long, hirsute, straight	lacking	lacking	SD
EcM 30 <i>Lactarius subdulcis</i>	monopodial to irregular branched ; orange	plectenchymatous	pseudo-parenchymatous (L)	lacking	lacking	lacking	C
EcM31	simple brownish with some white apices and streaks	-	-	lacking	lacking	lacking	C
EcM 32	monopodial; brown to whitish	-	plectenchymatous	lacking	-	infrequent	MD
EcM 33	irregular ; light brown	-	plectenchymatous	Frequent and clear	-	infrequent	MD
EcM34 <i>Boletus edulis</i>	racemose, black with yellow patches	plectenchymatous	plectenchymatous (I)	infrequent	L	Rarely and tick	LD
EcM35	racemose, brown	plectenchymatous	plectenchymatous	lacking	-	Rarely	LD
EcM36 <i>Tuber</i> sp1.	monopodial-pyramidal ; dark reddish blue	plectenchymatous	pseudo-parenchymatous -	frequent	-	lacking	SD
EcM37	simple to Monopodial; lilac	plectenchymatous	-	lacking	-	Rarely with vessel-like hyphae	LD
EcM38 <i>Tuber</i> sp2.	simple; roundish; short; brownish	pseudo-parenchymatous	pseudo-parenchymatous	whitish brown , frequent whit septa	bristle-like	lacking	SD
EcM 39	simple;orange ; short	-	plectenchymatous	lacking	-	rarely	LD
EcM 45 <i>Inocybe</i> sp.	pyramidal to pinate with silvery patches	plectenchymatous	plectenchymatous	Infrequent, clear, with septa	lacking	lacking	SD
EcM 46	monopodial ; honey	-	plectenchymatous	frequent	-	Frequent and ramified	LD
EcM47	simple; black	plectenchymatous	plectenchymatous (E)	lacking	L	Rarely and long with vessel-like hyphae	LD

Overall, the C-ET are the most abundant with a frequency of 38% followed by SD-ET 28%. MD-ET represents 23% and finally LD-ET represents only 11% of the total inventoried EcMs. Different morphotypes regarding each cork oak's diameter category allowed discerning the functional groups for each progressive stage:

1. Perch category: It regroupes 29 morphotypes. The most frequent ones at same rates are *Cenococcum geophilum* (EcM10) followed by EcM4, EcM15 and *Quercirhiza squamosa* (EcM28). These morphotypes correspond to contact and short distance exploration types. The functional classification of the observed morphotypes revealed: 15 EcMs contact type morphotypes (52%), 6 EcMs short distance type (21%), 7 EcMs Medium distance type (24%). This third category is well represented by EcM 23, EcM 26 and EcM 29 formed by *Ramaria* sp.. The last morphotypes group is LD-ET represents only 3% by a single morphotype EcM 35(fig. 2).

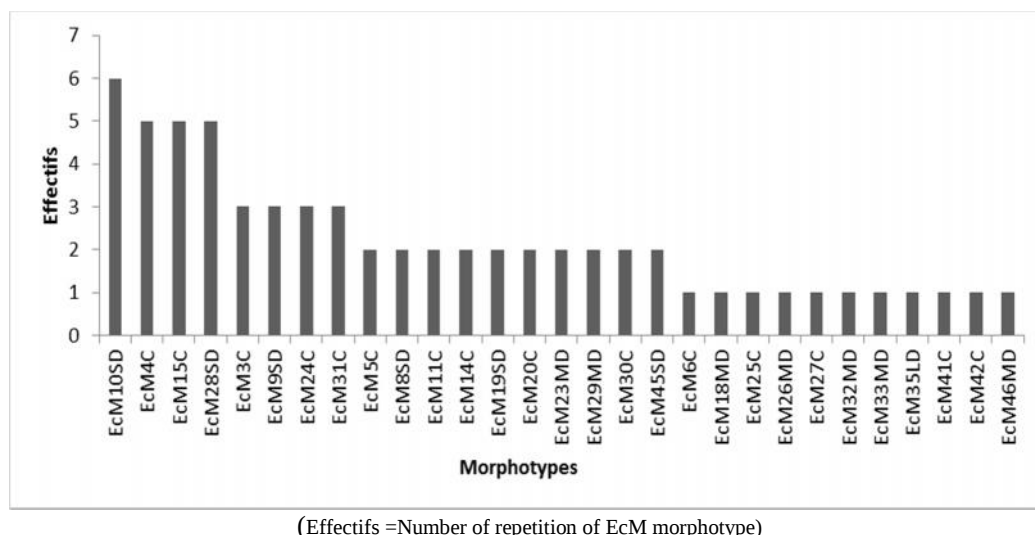
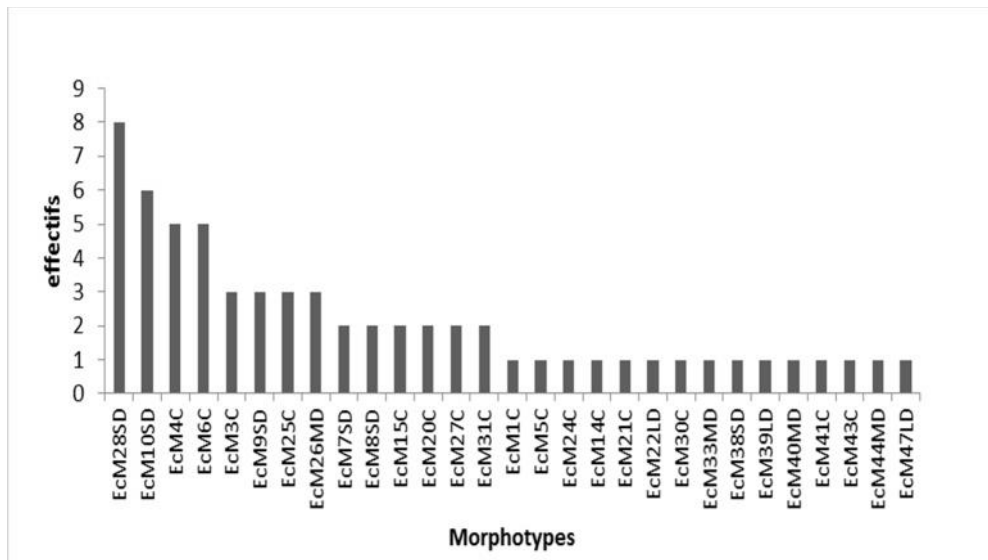


Fig.2. Morphotypes richness distribution into Perch Category.

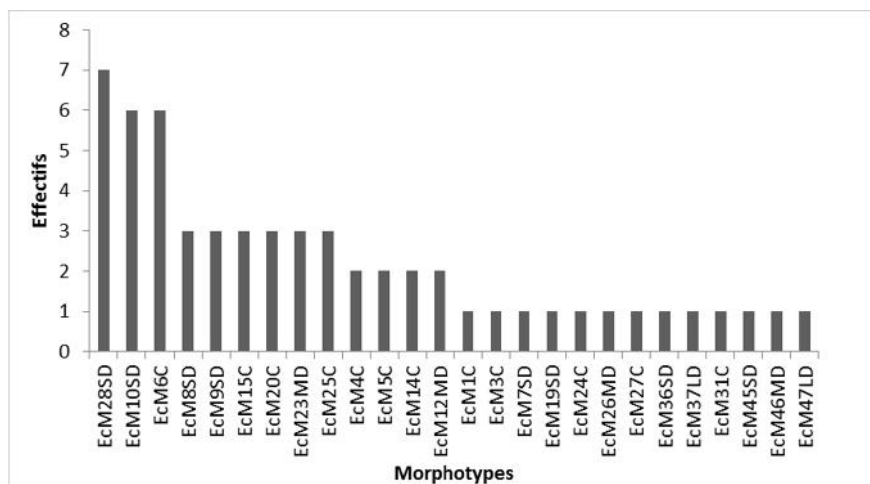
2. Small Wood category: counts 29 morphotypes. The most common ones are *Quercirhiza squamosa* (EcM 28) followed by *Cenococcum geophilum* (EcM10), EcM 4 and EcM 6. All these morphotypes present on all trees of this category belong to short distance and contact exploration types. Note that all morphotypes are 45% contact type, which corresponds to 14 EcMs. Short distance type contains 8 morphotypes (29%) and Medium distance contains 4 EcMs (EcM 26, EcM 33, EcM 40 and EcM 44) (16%). For long distance group, morphotypes are recorded either 10% mostly represented by EcM 22, EcM 39 and EcM 47 (Fig.3).



(Effectifs =Number of repetition of EcM morphotype)

Fig. 3: Morphotypes richness distribution in Small Wood category diameter.

3. Medium diameter Wood: It counts 26 morphotypes. *Quercirhiza squamosa* (EcM 28), *Cenococcum geophilum* (EcM10) and EcM 6 are the most represented in all trees of this category. The Contact type is present with 12 EcMs (50%) of the observed EcMs, Short distance explortation with 8 morphotypes (27%), Medium distance type with 4 morphotypes (19%). The most frequent ones are EcM 23 followed by *Amanita muscaria*. Long distance type is represented by 2 morphotypes EcM 37 formed with *Boletus edulis* and EcM 47 (4 %)(fig. 4).



(Effectifs=Number of EcMs morphotypes)

Fig.4 Morphotypes richness distribution in medium Wood diameter

4. Large and very large wood category: It is the most important category with 31 morphotypes. The most frequent ones are *Quercirhiza squamosa*, EcM6, EcM 8 and EcM 19 of which 15 belong to contact type morphotypes (48%) where we determined EcM formed by *Lactarius chrysorrheus* (EcM 5). Short distance type appears with 7 morphotypes (23%). The recurrent ones are *Quercirhiza squamosa* (EcM 28) and *Cenococcum geophilum* (EcM 10). 6 EcMs (19%) are from medium contact type like *Ramaria sp.* (EcM 26) and 3 EcMs (10%) belong to long distance morphotypes (Fig. 5).

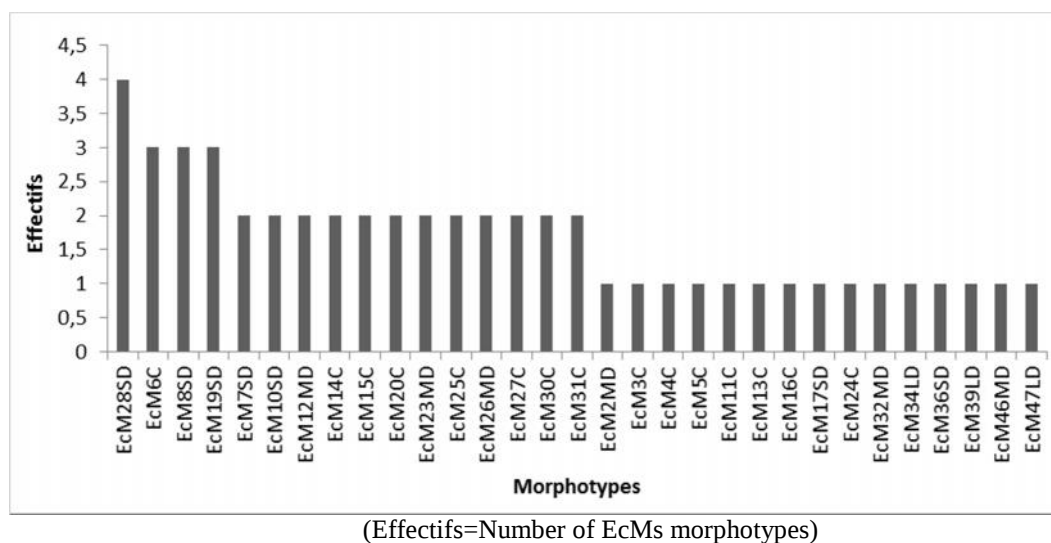


Fig.5 Large and very large wood diameter morphotypes richness distribution.

The study of the distribution of all exploration types, within the various categories, reveals a numerous morphotypes for contact groups and short distance compared to the two other groups medium and long distance (Figure 9). They make the essence of the common samples for all the diameter classes. In contrast, Medium distance and Long distance ET, are least diversified and present the rarest morphotypes in cork oak during summer. However, it is interesting to note that medium ET is frequent in Perch category trees, Large Wood and Very large Wood. Long diameter exploration type is more frequent for the two categories Perch Wood, Large and very large Wood (Fig.6).

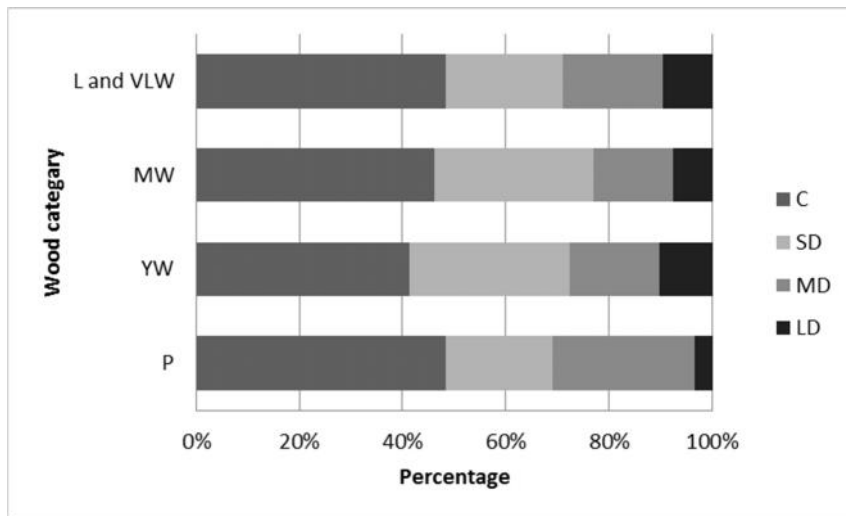


Fig. 6. Morphotypes distribution of different exploration group

5. Discussion

The results of this study show that species richness ECMs in the cork oak, naturally in dry season, is important with 47 morphotypes inventoried by their morphological and anatomical characters. According to Senn-Irlet (1997), *Quercus* in general is very rich of ectomycorrhizae morphotypes.

For comparison, works on the same species (*Quercus suber* L.) in different stations, report the presence of 57 morphotypes inventoried by Lancellotti and Franceschini (2013).

We noted the presence of morphotypes that corresponding to Basidiomycota branching, namely *Russula* sp., *Lactarius subdulcis* Bull. : Fr., *L. chrysorrheus*, *Chroogomphus rutilus* (Schaeff. : Fr.) O. K. Miller, *Amanita muscaria*, *Dermocybe* sp. *Inocybe* sp and *Laccaria* sp. Ascomycota's are well represented by *Cenococcum geophilum*, *Tuber* sp1. .

Our findings join that of several authors, as Machado and Santos (2002), Adouane and Bediar (2011) and Lancellotti and Franceschini (2013). They report the abundance of EcMs formed by the *Cenococcum geophilum*, but also those formed by *Quercirhiza squamosa*, noted by Kovacs *et al.* (2000).

The frequency of appearance of morphotype *C. geophilum* and *Q. squamosa*, present on all the samples whatever the tree diameter. This observation is probably the result of soil humidity decrease. Indeed, several authors (Fogel, 1980 and Pigott, 1982 a, Garbaye, 2013), report that when the soil dries, the EcMs rate decreases and the rate of short and fine roots colonized by *C. geophilum*, increases.

Although Fernandes *et al.* (2013) reported that *C. geophilum* is able to sequester large amounts of carbon and nutrients in ecosystems, *C. geophilum*, however, remains little effective to extract soil water (Garbaye, 2013).

Nevertheless, the resistance of *C. geophilum* to drought confers a protective role against desiccation to living roots and allows them to stay alive and functional with a rapid recovery from the absorption of water and minerals (Pigot, 1982 a and b, Coleman *et al.*, 1989, Jany *et al.*, 2003).

As for the presence of EcMs from *Q. squamosa*, according to Kovacs *et al.* (2000), a high stress level and its abundance in a population is a sign of decline.

The common morphotypes accompanying the populating throughout its development called *multi-stage-fungi* by Danielson (1984) are 15, in which we recognize the morphotypes of *C. geophilum* type (EcM 10), *Q. squamosa* (EcM 28) and EcM3, EcM4, EcM5, EcM6, EcM8, EcM14, EcM15, EcM20, EcM24, EcM25, EcM26, EcM28 and EcM31.

Several authors (Newton 1992, Karen (1997) and Smith and Read (2008)) have noted the existence of multi-stage species that are present at all stages of development forest forest. These fifteen morphotypes are therefore considered pioneers EcMS and multi-stage cork oak of the forest Taksebt EcMs. This multi-stage-morphotypes group is at 93% formed by C and SD exploration type and at 7% of MD type that is to say a single morphotype of EcM 26 formed by *Ramaria sp.*.

The analysis of the morphotypes distribution enable to note, on the one hand, a significant wealth of EcMS of C and SD exploration type at 48 to 50% and 21% to 31%, respectively and on the other hand, a low richness of exploration morphotypes of type MD and LD with proportions 15% to 28% and 3% to 11% respectively. The evolution of the different type of exploration C-ET, SD-ET, MD and LD-ET through the diameters progressive categories respectively with determination coefficients $R^2=0.014$, $R^2=0.76$, $R^2=0.28$ and $R^2=0.55$ ($P=5\%$). The strongest relationships are noted for the types SD and LD-ET.

According to Agerer (2007) and Hobbie and Agerer (2010), these results are induced by the low demand in carbon from the host. Our observations join those of Shahin (2012) for the holm oak (*Quercus ilex*), who noted the dominance of the C and SD exploration types,.

Although the Bonferroni test revealed no significant differences between categories in diameter and therefore age classes at significance level of 95%. The number of morphotypic in the category L etVLW whose upper diameter of 42.5 cm (over 40 years) is marked by a high

number of rare EcMs mainly from MD and LD exploration type with a greater recruitment of morphotypes LD exploration Type. Our results confirm those of several authors (Jansen and De Nie 1988, Jansen 1991, Visser 1995, Sellosse and Le Tacon, 1998, Richard *et al* 2004, De Miguel, 2004, Sánchez 2012, Le Duc *et al.* 2013) who report that species richness in young trees is low and rise until the canopy closure.

The analysis of the evolution of morphotypic richness of different exploration groups reveal:

- i. the high richness of the two groups, contact and short distance for all the categories
- ii. a random distribution with significant percentages of MD exploration groups (24%) in youngest trees (P) and oldest trees (L and VLW) , the LD group in young adults trees (PB) with 14% and in oldest trees (L and VLW) with 19%.

This is not according to the Peay's *et al.* (2011) results who explain that LD exploration types should be favored in young stands which have low root densities, while SD types should be favored in older stands with higher root density. Also, Baier *et al.* (2006) reveal a random distribution and a distribution correlated with the physico-chemical characteristics in soil horizons.

6. Conclusion:

Our study highlights the richness of ectomycorrhizal morphotypes in *Quercus suber* during drought season in different stands. This species forms EcMs belonging to different taxonomic groups and to four different functional exploration groups: C-, SD-, MD-, and LD-ET. The present morphotypes are contact and short distance types in the cork oak forest where we carried on our study.

In contrast, medium and long distance exploration type are rare. Morphotypes common at all ages are of the observed EcMs are totally constituted by contact and short distance morphotypes. The except one Medium distance morphotype *Ramaria sp.* This morphotype would be an interesting candidate in mycorrhization programs in nursery

According to our results, it would be interesting to suggest more contacts and short distance as efficiencies morphotypes inoculate in the programs of young nursery plants intended to face to summer drought in Mediterranean basin and to guide our work in this direction. in the episode of drought which are subject seedlings for reforestation in ecosystems Mediterranean

Acknowledgements

The authors thank the members of forest conservation of the district of Azazga (Tizi-Ouzou) especially Mr. Mebarki for their help. The authors are grateful and thank Prof. Dr. R. Agerer for his critical reading of the manuscript and his expert advice.

References

- Abourouh M. 1969. *Cenococcum graniforme* (SOW) Ferde. Et Winge, champignon ectomycorhizien de *Quercus suber* dans la foret de la MAMORA (Maroc occidental) 256-261
- Abourouh M. 1996. Les ectomycorhizes du chêne-liège / Caractérisation et rôle possible dans la régénération. Centre nationale de la recherche forestière b. p.763.
- Adouane M., Beddiar A. 2011. État mycorhizien du chêne liège (*Quercus suber*) et influence de *Acacia decurrens* W. et de *Eucalyptus camaldulensis* D. sur son développement dans la région d'El Kala (Nord Est algérien). Deuxièmes Rencontres Méditerranéennes Chercheurs-Gestionnaires-Industriels « La Gestions des Subéraies et la Qualité du liège ». Jijel 17-19 Octobre 2011.
- Agerer R (ed) 1987–2008. Colour atlas of ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, 1st–13th
- Agerer R. 2001. Exploration types of ectomycorrhizae: A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance .Mycorrhiza 11:107–114.
- Agerer R. 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. Mycological Progress 5:67-107.
- Agerer R. 2007. Diversity of ectomycorrhizae as seen from below and above ground: the exploration types. Z. Mykol. 73/1: 61 -88
- APCOR.2012. Cork, 2012. Available in: www.apcor.pt/userfiles/File/Publicacoes/AnuarioAPCOR2012.pdf. Accessed 7 February 2013.
- Azul A.M., Castro P., Sousa J. P., Freitas H. 2009. Diversity and fruiting patterns of ectomycorrhizal and saprobic fungi as indicators of land-use severity in managed woodlands dominated by *Quercus suber* — a case study from southern Portugal. Can. J. For. Res. 39: 2404–2417 : doi:10.1139/X09-148
- Azul A.M., Sousa J.P., Agerer R., Martín M.P., Freitas H. 2010. Land use practices and ectomycorrhizal fungal communities from oak woodlands dominated by *Quercus suber* L. considering drought scenarios. Mycorrhiza 20:73–88
- Bâ A., Duponnois R., Diabaté M., Dreyfus B. 2011. Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest : Méthodes d'étude, diversité, écologie, utilisation en foresterie et comestibilité. IRD Éditions, 252p.
- Baier R., Ingenhaag J., Blaschke H., Gottlein A., Agerer R. 2006. Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in upper soil horizons of a young Norway spruce (*Picea abies* L.Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps. Mycorrhiza 16:197-206.

- Baxter J.W., Dighton J. 2001. Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host-symbiont culture conditions. *New Phytol.* 152: 139–149.
- Bossema I. 1979. Jays and oaks - eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70:1-117.
- Coleman M. D., Bledsoe, C. S., Lopushinsky W. 1989. Pure culture response of ectomycorrhizal fungi to imposed water stress. *Canadian Journal of Botany*, 67(1), 29-39.
- De Miguel A.M. 2004. Estudio preliminar del estado de micorrización de diversas plantaciones trufas de Teruel. Proyecto de campo. Informe técnico. AtruterVuillemin 1982
- De Román M., De Miguel A.M. 2005. Post-fire, seasonal and annual dynamics of the ectomycorrhizal community in a *Quercus ilex* L. forest over a 3-year period. *Mycorrhiza* 15:471–482.
- Diédhiou A. G., Dupouey J. L., Buée M., Dambrine E., Laüt L., Garbaye J. 2010. The functional structure of ectomycorrhizal communities in an oak forest in central France witnesses ancient Gallo-Roman farming practices. *Soil Biology and Biochemistry*, 42 : 860-862.
- Duddridge J. A., Malibari A., Read D. J. 1980. Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature*, 287: 834-836.
- Fernandez C.W., McCormack M. L., Hill J. M., Pritchard S.G., Koide R. T. 2013. On the persistence of *Cenococcum geophilum* ectomycorrhizas and its implications for forest carbon and nutrient cycles *Soil Biology & Biochemistry* 65.141-143.
- Fogel R. 1980. Mycorrhizae and nutrient cycling in natural forest ecosystems. *New Phytologist*, 86(2), 199-212.
- Futai K., Taniguchi T., Kataoka R. 2008. Ectomycorrhizae and their Importance in forest ecosystems. A. Siddiqui et al. (eds.), *Mycorrhizae: Sustainable Agriculture and Forestry*, Springer Science + Business Media B.V. : 241–285
- Garbaye J. 1990. Les problèmes posés par la mycorrhization contrôlée du chêne. *Rev. For. Fr.* XLII – 2.233-239
- Garbaye J. 1991. Utilisation des mycorrhizes en sylviculture. In : *Les Mycorrhizes des arbres et plantes cultivées* /D.G. Strullu Ed. Paris : Lavoisier. pp. 197-248.
- Garbaye J. 2013. La symbiose mycorrhizienne. Synthèse edit-Quae. 251p.
- Garbaye J., Guehl J. M. 1997. Les rôles des ectomycorrhizes dans l'utilisation de l'eau par les arbres forestiers. *Revue Forestière Française*, 49: 110-120.
- George E., Marschner H. 1995. Nutrient and water uptake by roots of forest trees. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 159: 11-21.
- Giorgi F., Lionello P. 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change* 63, 90–104.
- Hobbie E. A., Agerer R. 2010. Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. *Plant and Soil*, 327(1-2), 71-83.
- Ingleby K., Mason P. A., Last F. T., Fleming L.V. 1990. Identification of ectomycorrhizas. ITE research publication n°. 5 Institute of Terrestrial Ecology Natural Environment Research Council. 116p.

- Jansen A. E. 1991. The mycorrhizal status of Douglas fir in The Netherlands: its relation with stand age, regional factors, atmospheric pollutants and tree vitality. *Agriculture, ecosystems & environment*, 35(2), 191-208.
- Jansen A. E., De Nie H. W. 1988. Relations between mycorrhizas and fruitbodies of mycorrhizal fungi in Douglas fir plantations in The Netherlands. *Acta botanica neerlandica*, 37(2), 243-249.
- Jany J. L., Martin F., Garbaye J. 2003. Respiration activity of ectomycorrhizas from *Cenococcum geophilum* and *Lactarius sp* in relation to soil water potential in five beech forests. *Plant and Soil* 255:487-494
- Jonsson L.M., Nilsson M., Wardle D.A., Zackrisson O. 2001. Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. *Oikos* 93: 353–364.
- Kårén O. 1997. Effects of air pollution and forest regeneration methods on the community structure of ectomycorrhizal fungi (Vol. 33).
- Koerner C., Sarris D., and Christodoulakis D. 2005. Long-term increase in climatic dryness in the East-Mediterranean as evidenced for the island of Samos. *Regional Environmental Change* 5:27-36.
- Kovacs G., Pausch M., Urban A. 2000. Diversity of ectomycorrhizal morphotypes and oak decline. *PHYTON-HORN-*, 40(4), 109-116.
- Lancellotti E., Franceschini A. 2013. Studies on the ectomycorrhizal community in a declining *Quercus suber* L. stand. *Springer-Verlag Berlin Heidelberg Mycorrhiza* 23:533-542
- Le Duc S.D., Horton T.R., Lilleskov E. A. Rothstein D.E. 2013. Ectomycorrhizal fungal succession coincides with shifts in organic nitrogen availability and canopy closure in post-wildfire jack pine forests. *Rev. Oecologia Springer-Verlag (outside the USA)* 172: 257–269
- Leiva M. J., Fernandez-Ales R. 2003. Post-dispersive losses of acorns from Mediterranean savannah-like forests and shrublands. *Forest Ecology and Management* 176:265-271
- Lobréaux O. 1987. Quelques aspects de la régénération par semis, par rejet de souche et après dépressage du taillis de chêne vert (*Quercus ilex* L.). Mémoire de 3^e année ENITEF. CNRSCEPE. Montpellier.
- Machado H., Santos M. N. 2002. La symbiose ectomycorhizienne du chêne-liège dans les plantations portugaises : synthèse des connaissances et perspectives. In *Sponsors of the Meeting* (Vol. 25, No. 5, pp. 61-66).
- Mousain D., Matumoto -Pintro P., Quiquampoix H. 1997. Le rôle des mycorhizes dans la nutrition phosphatée des arbres forestiers *Rev.For.Fr.XLIX -n° sp* : 67-81
- Newton A. C. 1992. Towards a functional classification of ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 2(2), 75-79.
- Panaïotis C. 1996. Etude des potentialités de pérennisation du chêne vert (*Quercus ilex* L.) en Corse : le cas de la forêt du Fango. Thèse. Université de Corse
- Peay K. G., Kennedy P. G., Bruns T. D. 2011. Rethinking ectomycorrhizal succession: are root density and hyphal exploration types drivers of spatial and temporal zonation?. *Fungal Ecology*, 4(3), 233-240.
- Pigott C.D. 1982a. Fine structure of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. on *Tilia cordata* Mill. *New Phytologist* 92: 501-512.

- Pigott C.D. 1982b. Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr in dry soils. *New Phytologist* 92: 513-517
- Sánchez S. 2012. Ectomicorrizas en el cultivo de trufa negra: ecología, diversidad y gestión. Doctor al dissertation, Universidad de Zaragoza
- Santos T., Telleria J. L. 1997. Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns in afragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98:181-187.
- Scattolin L. 2006. Variations of the ectomycorrhizal community in high mountain Norway spruce stands and correlations with the main pedoclimatic factor. Dottorato di ricerca in ecologia forestale xix ciclo.
- Selosse M., Le Tacon F. 1998. The land flora: a phototroph-fungus partnership. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 15–28. Doi:10.1016/S0169-5347(97)01230-5. Edit
- Senn-Irlet B., 1997. Reflections on the conservation of fungi in Switzerland. *Mycologia Helvetica*, 9 (2): 3-18.
- Shahin O. 2012. Réponses des chênes méditerranéens et de leurs symbiontes ectomycorhiziens à la sécheresse. Thèse de Doctorat. Université Montpellier II. p.190
- Smith S.E., Read D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 2nd edition. Academic Press, Toronto, Canada, 605 p.
- Van Mantgem P. J., Stephenson N. L., Byrne J. C., Daniels L. D., Franklin J. F., Fule P. Z., Harmon M. E., Larson A. J., Smith Taylor J. M., Veblen A. H. 2009. Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States. *Science* 323:521-524.
- Visser S. 1995. Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytol* 129:389–401

Chapitre IV

Ectomycorhizes de chêne liège au stade semis : cas de la forêt de Taksebt.

Article soumis à publication

Ectomycorhizes de chêne liège au stade semis : cas de la forêt de Taksebt.

Kadi- Bennane S., Adjoud-Sadadou D., Bournine–Harchaoui C., Mezaour N.

Laboratoire de Production, Amélioration et Protection des Végétaux, Faculté des sciences biologiques et sciences agronomiques, Université Mouloud MAMMERI de Tizi-Ouzou, Algérie. kadilynda@yahoo.fr

Résumé :

Quercus suber L. est une essence forestière méditerranéenne d'importance mondiale. De nos jours, la subéraie est en régression et les essais de reboisement sont en échec, rendant le renouvellement et le maintien de cet écosystème problématique. Le but de notre étude est de déterminer la stratégie fonctionnelle de *Quercus suber* L. au stade semis dans son milieu naturel. Ceci, permettra d'orienter la sélection d'inocula fongique efficient. Notre étude a été menée dans la subéraie de Taksebt située dans l'étage thermo-méditerranéen humide de la région de Tizi-Ouzou (Algérie). De jeunes plants issus de la régénération naturelle de la subéraie d'étude ont été collectés à l'automne et au printemps. Par le biais d'un échantillonnage subjectif, 21 plants âgés de 1 à 6 mois ont fait l'objet d'étude, 12 plants pour la période automnale et 9 plants pour la période printanière. Afin d'analyser le système racinaire, les prélèvements sont réalisés à une profondeur de 0 à 40 cm. Selon les caractéristiques établies par Agerer (1987-2007), l'étude morpho-anatomique des ectomycorhizes a permis de distinguer un total de 26 morphotypes. 20 Ectomycorhizes (EcMs) sont inventoriées pour les plants de la saison d'automne contre 14 pour les plants du printemps. Parmi les EcMs observées, 8 EcMs sont communes aux deux périodes. Les plantules du chêne liège sont dotées d'une richesse morphotypique importante. Les EcMs observées se répartissent en 4 groupes fonctionnels suivant la classification basée sur le mode d'exploration établie par Agerer (2001). La stratégie fonctionnelle de *Q. suber* est en faveur des types d'explorations de courte et moyenne distance tels que *Cenococcum geophilum*, *Lactarius serifluus* D.C. et *Amanita muscaria* (L.Fr.). Nous proposons de suivre ce travail par des essais de mycorhization des plants de chêne liège avec des inocula à base de *Cenococcum geophilum*, *Amanita muscaria* (L.Fr.) et *Lactarius serifluus* afin de déterminer leur domaine d'efficience.

Mots clés : Ectomycorhizes, type d'exploration, semis, chêne liège, Taksebt, Algérie.

Introduction :

L'équilibre écologique de nombreuses forêts est profondément perturbé au cours de ces dernières décennies. En Méditerranée, l'impact de plus en plus intense du surpâturage conjugué à une succession d'années sèches, au réchauffement climatique mondial (Lavorel *et al.*, 1998), ne fait qu'accentuer l'effet du stress hydrique chez les végétaux.

La superficie de *Quercus suber* L. régresse dans bon nombres de pays du pourtour méditerranéen et l'espèce est considérée en danger (Pausas, 1997). Plusieurs facteurs tels que les pratiques agricoles, le surpâturage, les reboisements avec des espèces exotiques, l'urbanisation, les animaux nuisibles mais aussi les maladies et les incendies concourent au déclin du chêne liège. Ainsi, les potentialités d'auto-régénération et de renouvellement de la suberaie sont fortement diminuées. Zeraïa, (1981) a constaté que la majorité des futaies de chêne-liège d'Algérie sont des peuplements centenaires. Déjà en 1952, Boudy constatait que cette essence se régénère mal. Pendant les premières années, les semis du chêne liège sont très vulnérables et leur développement constitue une étape décisive (Ibanez *et al.*, 2015). Les semis sont généralement soumis à des conditions drastiques (les vents chauds de l'été et/ou le surpâturage) telles que leur survie est généralement problématique (Boudy, 1952 et Zeraia, 1981).

La symbiose mycorhizienne est une association à bénéfices réciproques. Le chêne liège comme certaine autres espèces la contracte au stade cotylédonaire. Elle permet à la plante d'améliorer son régime hydrique et la nutrition minérale des arbres (Gianinazzi -Pearson, 1982 ; Mousain, 1997 ; Plassard *et al.*, 1997 ; Smith and Read, 2008). La mycorhization accroît la vitalité des plantes des végétaux. Ainsi, ces derniers peuvent mieux résister aux parasites et agents pathogènes (Sinclair *et al.*, 1982 et Sampangi *et al.*, 1986). Perry *et al.* (1987) attribuent à cette relation symbiotique l'avantage de la résistance au stress climatique.

Le but de cette étude est de déterminer quels sont les champignons ectomycorhiziens qui contracte une association *Quercus suber* L. et la stratégie fonctionnelle qu'adopte cette espèce dès les premiers mois de sa vie dans son milieu naturel. Ceci, nous permettra de suggérer des souches fongiques efficaces qui serviraient à mycorhizer les plants en pépinière dans le cadre des programmes de végétalisation des suberaies incendiées.

Matériels et méthode :

Notre étude a été menée dans la subéraie de Taksebt qui est une futaie irrégulière. Elle est située dans la limite supérieure de l'étage thermo-méditerranéen humide de la région de Tizi-Ouzou (Algérie). Ses coordonnées géographiques sont de 36°46'28" N, 4°37'60" E. Elle culmine à 700-800m d'altitude. Les précipitations annuelles sont de 952mm. Les précipitations moyennes des mois pendant lesquels a été effectué l'échantillonnage sont de 34.1mm pour octobre 2011 et de 146.8 mm pour le mois d'avril 2012. L'étude a été réalisée en utilisant un total de 23 plants âgés de 1 à 6 mois récoltés sous les houppiers des arbres-mère (Fig. 1) : 9 plants ont été récoltés pour la période printanière et 14 plants pour la période automnale. La méthode utilisée est celle de l'échantillonnage subjectif. Le système racinaire du chêne liège étant orthoplagiotrope, nous avons déterré les semis sur un cube de 40x40x40 afin de récolter la plus grande partie du système racinaire. Les plantules et le sol sont mis dans des sachets en plastique, étiquetés et conservés à 4°C. Au moment de l'étude, le système aérien et racinaire sont séparés. Les parties aériennes sont mesurées. Les racines sont rincées puis observées sous la loupe binoculaire (Zeiss SV6). Les EcMs sont décrites et leurs caractéristiques sont notées selon la méthode établie par Agerer (1987-2007). Le nombre de morphotype compté à fin de définir la richesse morphotypique ectomycorhizienne (NEcMs). La classification adoptée est celle préconisée par Agerer (2001) : i- Type d'exploration contact (ET-C, présence uniquement des hyphes extramatriciels), ii- Type d'exploration courte distance (ET-SD, présence d'une volumineuse enveloppe d'hyphe sans rhizomorphes), iii- Type d'exploration moyenne distance (ET-MD, présence de rhizomorphes simples) et iv- Type d'exploration longue-distance (ET-LD, présence de rhizomorphes bien différenciés).



Fig. 1. vue de plantules étudiées avant et après la récolte.

Des coupes anatomiques à main levée (coupes transversales et/ou longitudinales) sont réalisées et observées au microscope Zeiss au grossissement 400. Ceci permet de compléter la description morphotypique. Certaines ectomycorhizes ont été déterminées par corrélation avec les fructifications et/ou en utilisant la base de donnée Deemy (Description Ecto MYcorrhiza [www : DEEMY.de](http://www.DEEMY.de)). La richesse morphotypique (N EcM) est définie comme le nombre de morphotype ectomycorhizien, est calculé pour chaque saison et pour chaque type d'exploration.

Analyse statistique.

Les résultats obtenus sont soumis à une analyse statistique descriptive, à des équations de régression (Xlstat 2014), à une ANOVA (Biostat 9) et à une analyse en composante principale (Statbox Prof 6.).

Résultats.

Les hauteurs moyennes sont de $18,5 \pm 0,1$ cm pour les semis récoltés en automne et de $11,0 \pm 4,5$ cm pour ceux issus du printemps. Deux des plants récoltés ne présentent aucune mycorhize.

Richesse morphotypique ectomycorhizienne :

L'observation du système racinaire des semis a permis de dénombrer une richesse morphotypique pour les deux saisons de vingt-six (26) EcMs.

L'étude morpho-anatomique, nous a permis de déterminer pour TE-C, l'EcM 4 formée avec *Chroogamphus rutilus* et l'EcM 29 formée par *Lactarius sp.* Pour le groupe TE-SD, l'EcM 10 formée avec *Cenococcum geophilum*, l'EcM 21 formée par *sebacina sp.* (Agerer, 1987), l'EcM 30 formée par *Quercirhiza squamosa*, pour le TE-MD, l'EcM 12 formée en association avec *Amanita muscaria* (L.Fr.), EcM 40 formée en association avec *Pisolithus tinctorius* et l'EcM 47 formée en association avec *Inocybe obscurbadia* (Fig. 2).

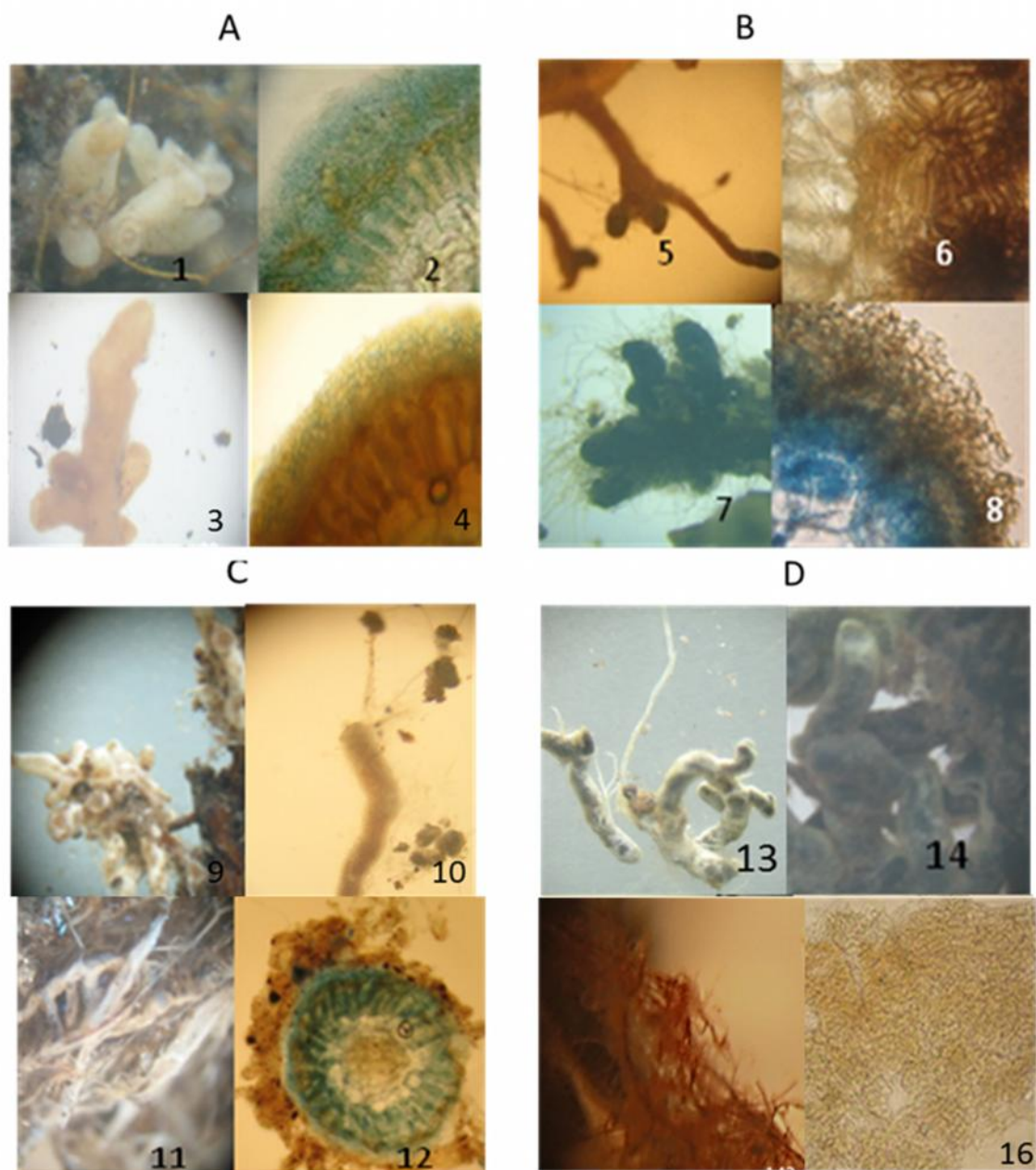


Fig. 2. Quelques EcMs rencontrées chez les jeunes plants du chêne liège.

- A. TE-C : **1.** EcM4 : *Chroogamphus rutilus* (shaeff. : Fr.)(Gx40), **2.** coupe transversale d'EcM4 (Gx630). **3.** EcM 29 formée par *Lactarius sp.* (Gx67), **4.** Coupe transversale (Gx620).
- B. TE-SD: **5.** EcM10 (*Cenococcum geophilum*) (Gx40), **6.** Coupe transversale d'EcM 10 (Gx920), **7.** EcM30 (*Quercirhiza squamosa*) (Gx62), **8.** coupe transversale d'EcM30 (Gx540).
- C. TE-MD : **9.** EcM 12 : *Amanita muscaria* (L.Fr.) (Gx40) ,**10.** EcM 34 (Gx75), **11.** EcM 2 (Gx80), **12.** Coupe transversale d'EcM 2 (Gx450)
- D. TE-LD: **13.** EcM 56 (**Gx20**); **14.** EcM 38 (Gx95); **15** *Pisolithus tinctorius* (EcM 40) (Gx40) et **16.** Structure plectenchymateuse du manteau de *Pisolithus tinctorius* (Gx560).

Pour les plants du printemps, quatorze EcMs sont inventoriées contre vingt (20) EcMs pour les plants de la saison d'automne. Parmi les EcMs observées, huit (8) sont communes pour les deux périodes. Six (6) EcMs apparaissent comme spécifiques au printemps tandis que douze (12) autres ne sont observées qu'à l'automne (Fig.3).

Il est intéressant de signaler que les morphotypes les plus fréquents chez les plants de la saison du printemps sont l'EcM 1 (TE-SD), l'EcM 47 (TE-MD), l'EcM 56 (TE-LD), et l'EcM10 formée par *C. geophilum* (ET-SD). Par contre, en automne, nous constatons qu'EcM10 (TE-SD) (*C. geophilum*), EcM4 (TE-C) (*Chroogamphus rutilus*) et l'EcM 20 (TE-SD), sont les morphotypes les plus fréquents.

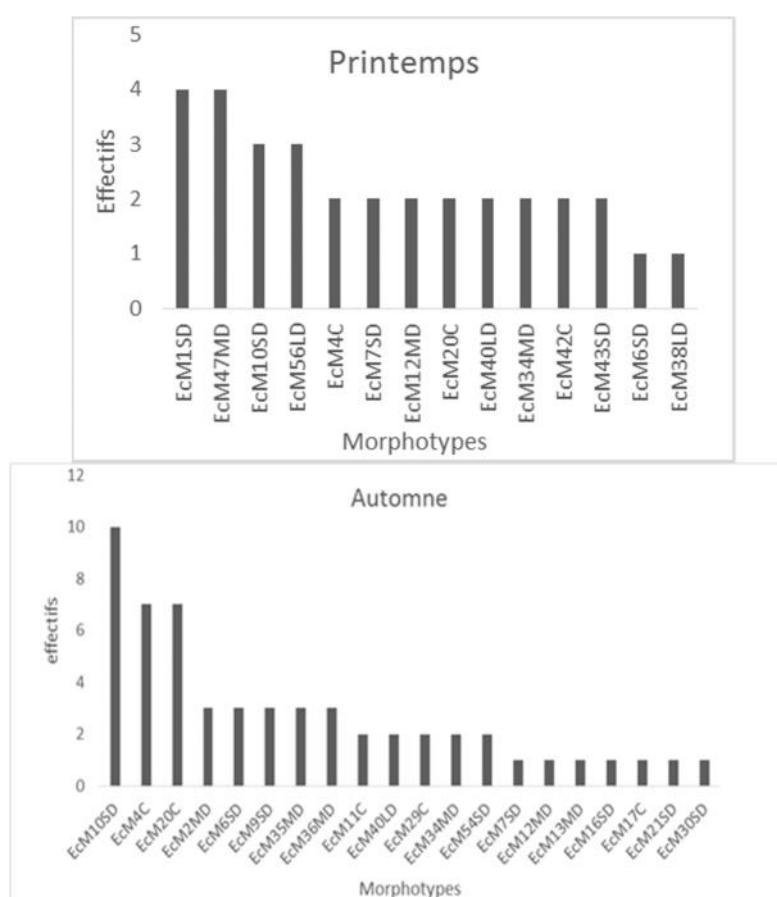


Fig. 3. Distribution des morphotypes chez les plants du Chêne liège en automne et au printemps.

Comparaison des stratégies fonctionnelles entre les semis du printemps et ceux de l'automne

L'analyse globale de la communauté ectomycorhizienne pour les deux périodes d'étude permet d'apprécier ; la richesse morphotypique des types à phase extramatrice abondante à savoir TE- SD, TE- MD et TE- LD.

La faible présence des TE-C chez les plants des deux périodes avec 2 morphotypes pour la période printanière (14%). Cependant, nous comptons 3 morphotypes pour les semis d'automne (25%).

La présence du groupe TE-SD chez les plants d'automne avec 8 EcMs (40%) et 5 EcMs (43%) pour les plants récoltés au printemps. La richesse du type TE-MD chez les plants d'automne NTE-MD est de 6 morphotypes (30%). Cette même richesse en morphotype chez les plants du printemps n'est que de 3 EcMs (22%). Enfin, une richesse en TE-LD des plants récoltés en automne et au printemps est respectivement de 1 et 3 morphotypes qui représentent des taux respectif de 5% et 21% (Fig.4). Cependant, l'ANOVA et le test de Newman et Keuls ont révélé l'absence de différence significative entre la richesse en types d'exploration des deux saisons ($F= 0,15$, $P=0,70$)

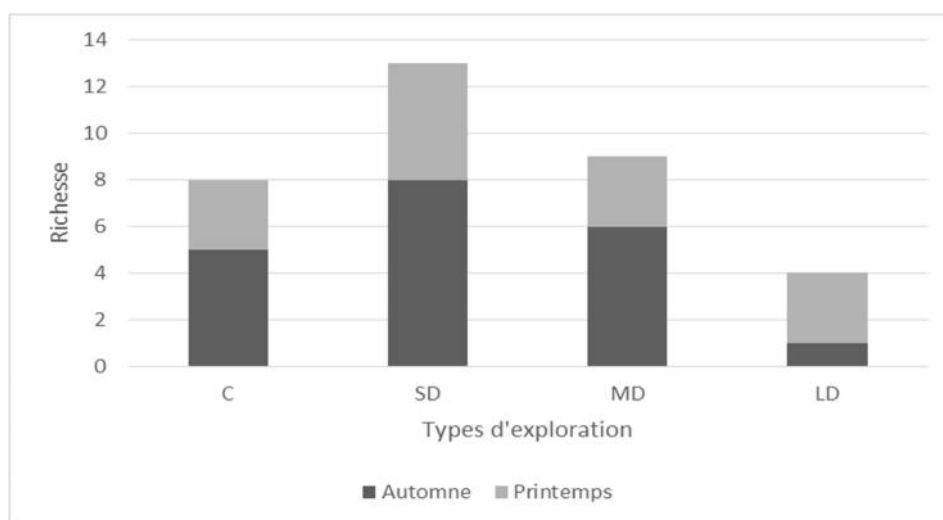


Fig. 4. Distribution des types d'exploration chez les plants de chêne liège au printemps et à l'automne

Les EcMs communes aux semis des deux saisons sont représentées de: morphotypes de TE - CD représentent à 50%, 38% des morphotypes sont issus du TE-MD, TE-LD aux taux respectifs de 13 % et enfin 12% de TE-C.

La lecture de l'équation de régression linéaire multiple des hauteurs des plants en relation avec les différents types d'exploration « $H = -2.5343 + 1.7407 * LD-ET + 3.9063 * C-ET + 2.9391 * SD-ET + 14.3684 * MD-ET$ » fait ressortir un effet significatif du type d'exploration MD au seuil de significativité de 0,047 pour les plants récoltés en automne. L'équation de régression des hauteurs des semis récoltés au printemps « $H = 3.5627 + 2.7701 * LD-ET + 3.2381 * C-ET + 1.6060 * SD-ET + 1.6224 * MD-ET$ » reflète un effet significatif de type d'exploration contact à un seuil de 0,045.

Dans le but de transcrire la distribution des types d'exploration à travers les saisons chez les semis du chêne liège et leurs effets sur les hauteurs de ces derniers, une ACP a été réalisée. L'analyse de la distribution des variables et des plantules selon les plans factoriels de correspondance révèle 72 % de la variance globale de la matrice de données, respectivement 45% et 27%(fig.4). La richesse en morphotype de type d'exploration contact, la richesse totale et la hauteur des plants sont les plus discriminants selon l'axe 1 (28,32 %, 27,96% et 25,73%). Il montre des corrélations positives et significative entre TE-C et la hauteur des plants ($R=0.78$ $P=0.05$). L'axe 2 oppose les plantules dotées d'EcM de type contact et les hauteurs les plus importantes et révèle que l'essentielle de la richesse morphotypique globale est induite par les groupes TE- MD ($R= 0.42$, $P=0.05$)et TE- SD($R= 0.58$, $P=0.05$) et TE-C ($R = 0.81$, $P= 0.05$). Ces derniers évoluent en synergie avec la hauteur des plants avec des corrélations respectives de ($R_{(H/ MD-ET)}=0.37$, $R_{(H/ SD-ET)} = 0.44$, $R_{(H/ C-ET)}= 0.71$, $P =0.05$).

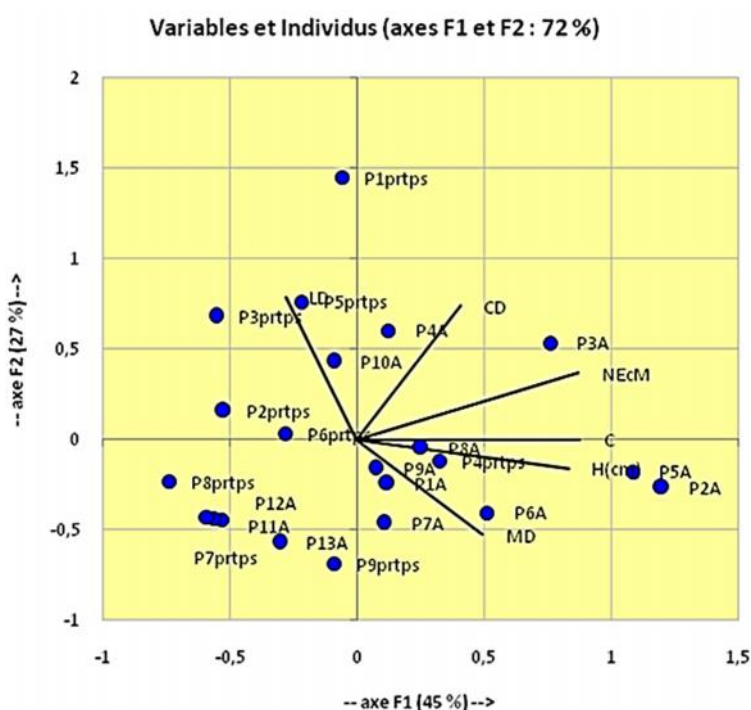


Fig.5. Plan factoriel F1*F2 de l'ACP des plantules des différentes saisons et variables.

Richesse morphotypique :

Les plantes éctotrophes dépendent d'abord de leurs réserves cotylédonaire pour leur croissance juvénile (Marshall & Kozlowski, 1976 ; Mulligan & Patrick, 1985 ; Kitajima, 2002). En effet, le gland du chêne liège est très riche en éléments minéraux notamment le calcium, le potassium, le magnésium et le sodium (Belghith *et al.*, 2015). Cependant, Bâ *et al.* (1994) précisent que cette autosuffisance et richesse n'exclue aucunement la colonisation par les champignons ectomycorhiziens bien que les jeunes plants restent indépendants de leurs symbiotes pour leur croissance lors de cette phase.

Au stade semis, les observations cumulées réalisées sur les 21 semis de chêne liège, dans leurs milieux naturels en automne et au printemps, ont permis de décrire 26 morphotypes ectomycorhiziens. La richesse ectomycorhizienne est selon Jonsson *et al.*, (2001) bénéfique pour les plantes par sa diversité notamment dans les sols pauvres, cas général des sols forestiers. Les bénéfices de cette richesse résident dans les différentes méthodes et sources de translocation des éléments nutritifs dans les différents types de sol (Dickie *et al.*, 2005) ; ceci atteste de la complémentarité fonctionnelle communautaire ectomycorhizienne (Garbaye, 2013).

Chez les plants de la même espèce semés en pots âgés de 4 mois, la richesse ectomycorhizienne rapportée par Adouane (2011) est de 20 morphotypes. Une richesse de 30 morphotypes est rapportée par Fodor *et al.* (2015) chez *Quercus robur*, *Quercus cerris* et *Quercus frainetto*.

La communauté ectomycorhizienne des deux saisons comprend 8 morphotypes communs et fréquents. Cependant, l'observation de toutes les racines révèle une majorité de morphotypes rares et observés une seule à deux fois sur tous les bouts racinaires des plants des deux saisons. Selon plusieurs auteurs (Smith *et al.*, 2002 ; Richard *et al.*, 2005 ; Di Marino & *al.*, 2009), le caractère de prédominance des taxons rares dans une communauté ectomycorhizienne est caractéristique des vieux peuplements et peuvent refléter l'âge des arbres. Cependant, dans notre étude, la communauté ectomycorhizienne de *Q. suber* au stade semis semble respecter cette même composition communautaire : peu de morphotypes fréquents et une prédominance de morphotypes rares observés une à deux fois seulement.

Last *et al.*, (1987) indiquent qu'en général la communauté du stade précoce (early stage fungi) est composée généralement du genre *Hebeloma*, *Laccaria* et *Inocybe*. Or, chez les plants de *Q. suber*, nous avons inventorié parmi la communauté précoce les EcMs de *Cenococum geophilum*, *Chroogamphus rutilus*, *Lactarius* sp., *Quercirhiza squamosa*, *Amanita muscaria* (L.Fr.), *Lactarius serifulus* D.C., *sebacina* sp. et *Pisolithus tinctorius*. Machado & Santos (2002) considèrent les EcMs formées par les Amanites et les Lactaires comme appartenant au

stade tardif. Les EcMs formées par *Cenococum geophilum* sont par contre à caractère ubiquiste (Garbaye, 2013).

Selon Fleming (1983), les semis élevés sur des sols isolés des arbres adultes forment uniquement des EcMs avec des champignons précoces. La présence des champignons du stade tardif chez les jeunes plants qui se développent dans une communauté, est la résultante de la connexion de ces derniers à un réseau mycélien complexe sous terre d'espèces fongiques différentes et de racines d'âges et d'espèces différentes (Smith et Read 2008). De plus, d'après Simard et al. (1997a et b) et Simard et Durall (2004), grâce à ce réseau, la régénération naturelle par semis contracte des EcMs avec des champignons tardifs qui seraient, en raison de leur besoin en sucres, suffisamment approvisionnés par les arbres adultes via des réseaux ectomycorhiziens notamment les rhizomorphes. C'est le concept de "wood-wide-web" de Helgason *et al.* (1998). Les jeunes plants ainsi connectés aux arbres matures de la même espèce ou d'espèces différentes vont, dans certains cas, améliorer leur croissance et leur survie (Newman, 1988 ; Alexander *et al.*, 1992; Newbery *et al.*, 2000; Onguene et Kuyper, 2002).

Nous pouvons donc comprendre la composition morphotypique des semis du chêne liège à prédominance de taxons rares.

Les inventaires réalisés ont permis d'apprécier l'abondance des ectomycorhizes formées en association avec *Cenococum geophilum* sur les racines des semis des deux saisons. Nos résultats rejoignent ceux Valentine *et al.* (2004) et Fodor *et al.* (2015) qui signalent l'abondance de cette mycorhize chez les espèces du même genre. *C. geophilum* est un champignon pionnier et ubiquiste que l'on rencontre au stade précoce mais également au stade tardif des séries de successions des forêts. Selon Pigot (1982), son abondance joue un rôle capital chez les jeunes plants au cours des épisodes de sécheresse. Son omniprésence permettrait de relier les plantes par le réseau ectomycorhizien commun (Valentine *et al.*, 2004). Garbaye (2013) attribue à cet ascomycète cosmopolite l'efficacité par excellence à assurer la survie des racines des arbres forestiers en période de sécheresse qui pourront reprendre rapidement leurs fonctions d'absorption dès que les conditions sont plus favorables. Compte tenu de sa forte abondance dans de nombreuses communautés fongiques ectomycorhiziennes, sa distribution mondiale et son exceptionnelle résistance à la décomposition, *C. geophilum* peut influencer fortement les cycles biogéochimiques dans les écosystèmes forestiers par séquestration de grandes quantités de Carbone et de nutriments (Garbaye, 2013).

La présence des EcMs induites en association avec *Amanita muscaria* du stade tardif chez les plants des deux saisons pourrait être en rapport avec la capacité de ce dernier à utiliser les

protéines de la matière organique pour obtenir de l'azote (Abuzinadah & read, 1986). La présence des EcMs de ce dernier chez les semis de *Q. suber* des deux saisons suggérerait son efficacité dans les conditions de la station d'étude.

La fréquence des EcMs formées en association avec *Quercirhiza squamosa* est rapportée aussi par Kovacs *et al.* (2000) chez les arbres en déclin du genre *Quercus*. La présence de ce morphotype chez les jeunes semis suggérerait l'existence de conditions difficiles dans milieu d'étude.

Les EcMs formées par *Lactarius* (*Lactarius sp.* et *L. serifluus*) présentent des capacités hydrophiles cruciales à l'exploration de l'eau dans son environnement direct (Agerer, 2001). Ces EcMs sont donc efficaces pour les jeunes semis du chêne liège.

Stratégie fonctionnelle des semis de Quercus suber L.

L'analyse globale des types d'exploration contractés par les semis de chêne liège pour les deux saisons révèle une richesse appréciable des groupes à phase extramatricielle abondante sans toutefois exclure totalement le type contact.

Les types à exploration MD et LD sont favorisés chez les jeunes peuplements qui présentent des densités racinaires faibles ; les types à exploration contact et courte distance sont favorisés chez les peuplements adultes avec des densités racinaires importantes (Peay *et al.*, 2011). A l'inverse, Fleming (1983, 1984) précise que les semis récoltés sous le houppier de l'arbre mère sont colonisés par des partenaires fongiques du stade tardif et que le stade de développement n'est sans doute pas le facteur déterminant des successions primaires. De plus, en se basant sur la théorie de Henry *et al.* (2014) qui stipule que le moteur de la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale est le recrutement dans le cas des successions primaires. A l'inverse, dans les cas de successions secondaires, recrutement et remplacement de certains champignons s'additionnent. Le chêne liège, dès son jeune âge, semble adopter un moteur dynamique de type succession secondaire probablement à cause des opérations de déliégages des arbres adultes pendant la saison d'été.

Les plants de chêne liège combinent entre les groupes TE- MD et TE- SD. En effet, Hobbie et Agerer (2010) et Lilleskov *et al.* (2011) mettent en rapport l'abondance des TE- C et TE- SD aux sols à azote instable inversement les TE- MD et TE- LD sont plus sollicités dans les sols à azote stable.. Lilleskov *et al.* (2011) et Garbaye (2013) octroient au groupes TE- MD et TE- SD la capacité à mettre à la disposition de la plante l'eau et l'azote organique à travers les

rhizomorphes hydrophobes dont ils sont dotés. De plus, l'activité enzymatique potentielle induite par les EcMs de type moyenne distances (Finlay, 2008) est relativement plus élevée et localisée dans la phase extramatrice à croissance rapide. Elle leur confère une grande capacité de décomposition et de mobilisation de l'azote organique (Hedin *et al.* 1995, Agerer, 2001 ; Hobbie et Agerer, 2010) indispensable pour le bon développement des semis du chêne. Baier (2005) et Baier *et al.* (2006) rapportent que le groupe TE- SD préfère se développer dans les horizons superficiels où la matière organique est la plus fraîche et associent le groupe TE-MD à l'horizon Ah et le groupe TE-C à l'horizon de litière à bois en voie de décomposition. Agerer *et al.* (2000) et Agerer (2001) attribuent cette distribution à la capacité hydrophile des soies du groupe C-ET et à sa capacité à décomposer la lignine. Ceci pourrait expliquer l'augmentation en recrutement des TE- C chez les plants récoltés en automne.

La diversité mycorhizienne est bénéfique pour les jeunes plants notamment dans les sols pauvres en éléments nutritifs (Jonsson *et al.*, 2001). En effet, les corrélations obtenues entre les différents groupes d'explorations et la qualité des plants permet entre autre de mettre en exergue l'effet positif des types Contact et Courte Distance sur les hauteurs des semis, qui s'exprime avec des corrélations respectives de $R = 0,71$ et $R = 0,44$ ($P = 0,05$). A l'inverse, lorsque la disponibilité des nutriments, de lumière et de température sont en faveur du développement des champignons, la croissance de ce dernier requière une grande quantité de carbone qui conditionne le développement des jeunes plants (Colpaert *et al.*, 1992). Dans le cas de notre étude, les jeunes plants issus de la glandée du printemps sont moins bien développés que ceux de la saison d'automne probablement par phénomène de compétition induit par la reprise végétative et fongiques du printemps. Les plants issus de la glandée tardive sont plus dotés et plus riches en partenaires fongiques, ce qui permet à ces derniers de mieux disposer des éléments nutritifs du sol mais aussi d'être bien alimentés par l'effet « nurse » des arbres adultes du peuplement.

Conclusion :

Les plants du chêne liège en peuplement sont dotés d'une richesse morphotypique importante en faveur des types d'exploration de courte et moyenne distance sans exclure le groupe contact et longue distance. Notre étude nous permet de proposer dans un premier temps des candidats aux essais de mycorhization des plants qui se sont distingués tels que : *Cenococum geophilum*, *Amanita muscaria*, *Lactarius subdulcis*, *L. serifulus* et *Pisolithus tinctorius*.

Il serait intéressant de suivre ce travail par la détermination des morphotypes fréquents tels que l'EcM 1, l'EcM 20 et les ectomycorhizes rares qui seraient de nouveaux candidats à la mycorhization en pépinière dans le cadre des projets de reboisement dans le bassin méditerranéen.

Références

- Adouane M. 2011. Diversité des macromycètes et des mycorhizes du chêne-liège dans deux stations du Nord-Est algérien : une subéraie naturelle et une subéraie envahie par *Acacia decurrens* (Willd).Thes. Mag. Ecol. Et Envir. Université Badji Mokhtar / Annaba.
- Agerer R., 1987-2006. Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Agerer R (ed). Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, 1 JBE | Volume 42 Number 3, Summer 2008 136st -13 delivery.
- Agerer R. 2001. Exploration types of ectomycorrhizae. A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza* 11:107–114. doi:10.1007/s005720100108.
- Agerer R. 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycol Prog* 5:67–107. doi: 10.1007/s11557-006-0505-x
- Agerer R., Rambold G. 2004–2016 [first posted on 2004-06-01; most recent update: 2011-01-10]. DEEMY – An Information System for Characterization and Determination of Ectomycorrhizae. www.deemy.de – München, Germany.
- Agerer R., Schlöter M., Hahn, C. 2000. Fungal enzymatic activity in fruitbodies. *Nova Hedwigia*, 71(3/4), 315-336.
- Alexander I.J., Ahmad N., See L.S. 1992. The role of mycorrhizas in the regeneration of some Malaysian forest trees. *Philos Trans R Soc Lond B* 335:379–388.angenommen.
- Bâ A. M., Balaji B., Piché Y. 1994. Effect of time of inoculation on in vitro ectomycorrhizal colonization and nodule initiation in *Acacia holosericea* seedlings. *Mycorrhiza*, 4: 109-119.
- Baier R. 2006. Wurzelentwicklung, Ernährung, Mykorrhizierung und “positive Kleinstandorte” der Fichtenverjüngung (*Picea abies* [L.] Karst.) auf Schutzwaldstandorten der Bayerischen Kalkalpen. Doktors der Forstwissenschaft (Dr. rer. silv.) genehmigten Dissertation

- Baier R., Ettl R., Hahn C., Göttlein A. 2005. Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) seedlings on different seedbeds of the Bavarian Limestone Alps – a bioassay (*Annales of Forest Science*; zur Publikation)
- Belghith Iguel S., Abidi H., Trabelsi-Ayadi M., Chérif J.K. 2015. Study of physicochemicals Characteristics and Antioxidant Capacity of Cork Oak Acorns (*Quercus suber* L.) grown in Three Regions in Tunisia. *Journal of Applied Pharmaceutical Science* Vol. 5 (04), pp. 026-032, DOI: 10.7324/JAPS.2015.50405.
- Boudy P. 1952. Guide du forestier en Afrique du Nord. Ed. La maison rustique. Paris. 489 p.
- Colpaert J. V., Assche J. A., Luijters K. 1992. The growth of the extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi and the growth response of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist*, 120(1), 127-135.
- Di Marino E., Montecchio, L., Scattolin, L., Abs, C., Agerer R. 2009. The ectomycorrhizal community structure in European beech forests differing in coppice shoot age and stand features. *journal of Forestry*, 107(5), 250-259.
- Dickie I.A., Reich P.B. 2005. Ectomycorrhizal fungal communities at forest edges. *Journal of Ecology* 93 .244–255.
- Finlay R. D. 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of experimental botany*, 59(5), 1115-1126.
- Fleming L. 1983. Succession of mycorrhizal fungi on birch: infection of seedlings planted around mature trees. *Plant and Soil*, 267, pp.263-267.
- Fleming L.V. 1984. Effects of soil trenching and coring on formation of ectomycorrhizas on birch seedlings grown around mature trees. *New Phytol* 98:143–153
- Fodor E., Timofte A., Geambau T. 2011. Mycorrhizal status of several *Quercus* species in Romania (*Quercus cerris*, *Q. frainetto*, *Q. robur*) and the optimization perspective of growth conditions for in vitro propagated plants transplanted in the eld. *Ann. For. Res.* 54(1): 57-71, 2011.
- Garbaye J. 2013. La symbiose mycorhizienne. Synthèse edit-Quae. 251p.
- Hedin L. O., Armesto J. J., Johnson A. H. 1995. Patterns of nutrient loss from unpolluted, old-growth temperate forests: evaluation of biogeochemical theory. *Ecology*, 76(2), 493-509.
- Helgason T., Daniell T.J., Husband R., Fitter A.H., Young J.P.W. 1998. Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394 :43
- Henry C., Selosse M.A., Richard F., Ramanankierana H., Ducousso M. 2014. Comprendre la dynamique des communautés mycorhiziennes lors des successions végétales Première partie : méthodes d'étude, caractérisations et fonctionnement (revue bibliographique) . –Biologie et Ecologie. *Rev. For. Fr.* LXVI -2125 -151
- Hobbie E.A., Agerer R. 2010. Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. *Plant and Soil* 327:71–83.
- Ibáñez B., Gómez-Aparicio L., Stoll P., Ávila J.M., Pérez-Ramos I.M., Marañón T. 2015. A Neighborhood Analysis of the Consequences of *Quercus suber* Decline for Regeneration Dynamics in Mediterranean Forests. *PLoS ONE* 10(2): e0117827. Doi:10.1371/journal.pone.0117827.

- Jonsson L.M., Nilsson M.C., Wardle D.A., Zackrisson O. 2001. Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. *Oikos* 93:353-364.
- Kitajima K. 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species 16: 433–444
- Kovacs G., Pausch M., Urban A. 2000. Diversity of Ectomycorrhizal Morphotypes and OakDecline Phyton (Austria) Special issue: "Root-soil interactions"Vol. 40 Fasc. 4 :109 -116 .
- Lancellotti E., Franceschini A. 2013. Studies on the ectomycorrhizal community in a declining *Quercus suber* L. stand. Springer-Verlag Berlin Heidelberg Mycorrhiza 23:533-542.
- Last F.T., Dighton J., Mason P.A. 1987. Successions of sheathing mycorrhizal fungi. *Trends Ecol Evol* 2:157–161.
- Lavorel S., Canadell J., Rambal S., Terradas J. 1998. Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global. Ecol. Biogeogr. Letters*, 7: 157-166.
- Lilleskov E.A., Hobbie E.A., Horton TR. 2011. Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecol* 4:174–183.
- Machado H., Santos M. N. 2002. La symbiose ectomycorhizienne du chêne-liège dans les plantations portugaises : synthèse des connaissances et perspectives. In *Sponsors of the Meeting* (Vol. 25, No. 5, pp. 61-66).
- Marshall PE., Kozlowski TT. 1976. Importance of photosynthetic cotyledons for early growth of woody angiosperms. *Physiol Plant* 37: 336-340.
- Mousain D., Matumoto-Pintro P., Quiquampoix H. 1997. Le rôle des mycorhizes dans la nutrition phosphatée des arbres forestiers *Rev. For.Fr.*XLIX -n° sp: 67-81.
- Mulligan D. R., Patrick J. W. 1985. Phosphorus and carbon economies of ectomycorrhizal seedlings of *Eucalyptus pilularis* Smith. *Functional Plant Biology*, 12(6), 669-679.
- Newbery D.M., Alexander I.J., Rother J.A. 2000. Does proximity to conspecific adults influence the establishment of ectomycorrhizal trees in rain forest. *New Phytol* 147:401–409.
- Newman E.J. 1988. Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance. *Adv Ecol Res* 18:243–266.
- Onguene N., Kuyper T. 2002. Importance of the ectomycorrhizal network for seedling survival and ectomycorrhiza formation in rain forests of south Cameroon. *Mycorrhiza*, 12(1), 13-17.
- Pausas J. 1997. Resprouting of *Quercus suber* in NE Spain after fire. *Journal of Vegetation Science*, 8(5), 703-706. doi:10.2307/3237375.
- Peay K.G., Kennedy C.P.G., Bruns Th. D. 2010. Rethinking ectomycorrhizal succession: are root density and hyphal exploration types drivers of spatial and temporal zonation? *Fungal Ecology* doi:10.1016/j.funeco.2010.09.010.
- Pigott C. D. 1982. Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils. *New Phytologist*, 92(4), 513-517.

- Richard F., Millot S., Gardes M., Selosse M.A. 2005. Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. *New Phytologist* 166, 1011-1023.
- Sampangi R., Perrin R., LeTacon F. 1986. Disease suppression and growth promotion of Norway spruce and Douglas fir seedlings by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in forest nurseries. *In: Physiological and Genetical aspects of mycorrhizae*. 1st Eur.Symp.Mycorrhizae,Dijon,France,1985/V.Gianinazzi-Pearson,S.Gianinazzi Eds. pp. 799-806.
- Simard S.W., Perry D.A., Jones M.D., Myrold D.D., Durall D.M., Molina R. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 388 , 579-582.
- Simard S.W., Durall D.M. 2004a. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany* 82, 1140-1165.
- Simard S.W., Molina R., Smith J.E., Perry D.A., Jones M.D. 1997b. Shared compatibility of ectomycorrhizae on *Pseudotsuga menziesii* and *Betula papyrifera* seedlings grown in mixture in soils from southern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 331-342.
- Sinclair W.A., Sylvia D.M., Larsen A.O. 1982. Disease suppression and growth promotion in Douglas-fir seedlings by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata*. — *Forest Science*, vol. 28, pp. 191-201.
- Smith J.E., Molina R., Huso M.M.P., Luoma D.L., McKay D., Castellano M.A., Lebel T., Valachovic Y. 2002. Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation- age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. *Canadian Journal of Botany* 80, 186-204.
- Smith S.E., Read, D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 2nd edition. Academic Press, Toronto, Canada, 605 p.
- Valentine L. L., Fiedler T. L., Hart A. N., Petersen C. A., Berninghausen H. K., Southworth D. 2004. Diversity of ectomycorrhizas associated with *Quercus garryana* in southern Oregon. *Canadian Journal of Botany*, 82(1), 123-135.
- Zeraïa L. 1981. Essai d'interprétation comparative des données des forêts de chêne-liège de Provence cristalline (France méridionale) et d'Algérie. Thèse de doct. Univ de Marseille III. 367 p.

Chapitre V

Article publié

Agriculture & Food

ISSN 1314-8591, Volume 4, 2016

Journal of **International Scientific Publications**

www.scientific-publications.net

EFFECTS OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE RICHNESS AND EXPLORATION TYPE OF ECTOMYCORRHIZAS OF CORK OAK FOREST IN ALGERIA

Kadi-Bennane S., Adjoud-Sadadou D., Harchaoui-Bournine C., Mezaour N.

Laboratoire de Production, Amélioration et Protection des Végétaux, Faculté des sciences biologiques
et sciences agronomiques, Université Mouloud MAMMERI de Tizi-Ouzou, UN1501, Algérie

**Effets des facteurs environnementaux sur la richesse et la répartition
fonctionnelle des ectomycorhizes du chêne liège dans la forêt algérienne
(Cas de la suberaie de Taksebt)**

Résumé :

Le but de cette étude est l'analyse de l'effet des facteurs édaphiques (physico-chimiques) et des saisons sur la distribution fonctionnelle exploratoire des communautés ectomycorhiziennes de *Quercus suber* L.. un inventaire a été réalisé dans la suberaie de Taksebt située dans la limite supérieure de l'étage thermo-méditerranéen subhumide de la région de Tizi-Ouzou (Algérie). L'étude morpho-anatomique selon Agerer (1987-2006) a permis de déterminer 58 morphotypes ectomycorhiziens réparties en quatre groupes : 18 du groupe contact (C), 15 du groupe courte distance (SD), 13 de type exploration de moyenne distance (MD) et enfin 12 de type longue distance (LD). Notre étude permet de mettre en exergue l'effet direct de la minéralisation et du pH sur la richesse du groupe exploration LD. Une activité symbiotique est notée pour toute les saisons de l'année y compris en été et en hiver, période de repos végétatif. La richesse la plus importante est notée pour la saison d'hiver. La stratégie fonctionnelle de l'unité « chêne liège – champignon ectomycorhizien » est globalement en faveur des types d'exploration contact et courte distance.

Mots clés : Ectomycorhize, type d'exploration, richesse, saison sol, chêne liège, Algérie.

EFFECTS OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE RICHNESS AND EXPLORATION TYPE OF ECTOMYCORRHIZAS OF CORK OAK FOREST IN ALGERIA

Kadi-Bennane S., Adjoud-Sadadou D., Harchaoui-Bournine C., Mezaour N.

Laboratoire de Production, Amélioration et Protection des Végétaux
Faculté des sciences biologiques et sciences agronomiques
Université Mouloud MAMMERI de Tizi-Ouzou, UN1501, Algérie

Abstract

In order to study the effect of soil factors (physical and chemical) and seasons on the exploratory functional distribution of EcM communities of *Quercus suber* L., an inventory was conducted in the cork oak forest of Taksebt located in the upper limit of the sub-humid temperate-Mediterranean level of Tizi-Ouzou (Algeria) and located at 36 °46'28 "N, 4 °37'60" E. The samples were concerned with roots collected at the four cardinal points at 1.50m distance from the collar of thirty trees. Sampling is carried out during the summer of the year 2011 to spring 2012. The morphological and anatomical study - according to Agerer (1987-2008) - allowed us to identify 58 ectomycorrhizal morphotypes (EcMs) divided into four groups: 18 of contact exploration type (C-ET), 15 of short-distance exploration type (SD-ET), 13 of medium distance exploration type (MD-ET), and finally 12 of a long-distance exploration type (LD-ET). A symbiotic activity is noted for the seasons of the year including winter and summer. We observed a small variation in richness during the year. The most important richness is observed in winter and functional strategy in favour of the C and SD exploration groups. Our study allows us to highlight the direct effect of mineralization and pH on the richness of the LD exploration type.

Key words: *Ectomycorrhiza, exploration type, richness, soil, Cork oak, Algeria.*

INTRODUCTION

In forest ecosystems, most tree roots are associated with fungi that form structures called ectomycorrhizas (EcMs) and involved in the exchange of water and nutrients (Smith and Read 2008). Symbiosis facilitates their acquisition and puts them at the disposal of the plant more efficiently. According to Bauhus and Messier (1999) and Querejeta *et al.* (2003), the ability of plant species to overpass the limitation of the resources of the soil may be partly due to the degree of colonization of the root system by EcM communities. The EcM communities are

influenced by many abiotic factors (Brown 1995). A great number of studies have shown that the soil characteristics (Gehring *et al.*, 1998; Dickie *et al.*, 2002), water availability (Shi *et al.* 2002), temperature (Domisch *et al.*, 2002), pH and the concentrations of nitrogen (Lilleskov *et al.*, 2011; Averill *et al.*, 2014), or other factors such as the quality of the gas component (Godbold and Berntson, 1997; Parrent *et al.*, 2006) have significant effects on the assemblies.

The key role of ectomycorrhizes in biogeochemical cycles and maintaining soil structure has proved to be true (Baxter and Dighton, 2001; Jonsson *et al.*, 2001; Rillig and Mummey 2006). In addition, several authors have determined the significant role played by ectomycorrhizal fungi involved in exchanges of water and in the mineral nutrition of trees (Mousain *et al.* 1997; Smith and Read, 2008 and Franklin *et al.*, 2014). Moreover, Suz *et al.* (2014) argue that the Mediterranean oaks form such structures with numerous fungal species, thus forming EcM communities. These authors suggest that there may be large differences in the acquisition of nutrients between two species through their functional links with ECMs. On the other hand, Danielson, and Visser (1989) and Suz *et al.* (2014) have noted the importance of the soil factor (soil specificity) in the development of mycorrhizal fungi.

The Ectomycorrhizal community of *Quercus suber* L. aroused the enthusiasm of researchers because of the socio-economic perspective represented by this species. However, the aspect we are focusing on in this study is very few or no research on this issue: the effect of soil characters on functional exploratory distribution of the EcM communities of *Quercus suber* L.

MATERIALS AND METHOD

Sampling

Our study was conducted in the cork oak forest of Taksebt (36 ° 45'28"N 4. 38'49 "E), located in the upper limit of the thermo-Mediterranean level in the wet temperate bio-climate of Tizi-Ouzou (Algeria). Through a subjective sampling; ten plots of 400 m² were installed, two of which were burned in the summer of the year 2011, and eight were observed for one year. For each plot, environmental variables were measured, such as altitude (Alt), the slope (St) and the depth of the horizon A0. The collection of root samples concerned 24 trees (3 trees/plot) aged 10 to 80 years, at a rate of one sample per season (Summer, Autumn, Winter and Spring). The roots collected at the four cardinal points, at a distance of 1.50m and under tree crown of the trees, were placed in plastic bags, labeled and stored at 4°C. The roots were then gently rinsed with tap water and then observed under a stereomicroscope.

Ectomycorrhizas description

Based on the morpho-anatomical characteristics established by Agerer (1987-2008), the morphotypes are described, individualized and fixed in a conservative solution FPA. The ectomycorrhiza is characterized by the presence of three components: the fungal coat or tissue surrounding the root, the Hartig network of filaments developing between the cortical cells, and the extracellular matrix mycelium, which provides most of the connections between the fungus and soil (Smith and Read, 2008). The study of morphological and anatomical characteristics of these three components of the vegetative ectomycorrhizal fungi is often referred to as "morphotyping" (Horton and Bruns, 2001). Morphotyping is widely used to study EcM communities as an end in itself to characterize fungal diversity (Agerer 1987-2008). Anatomical cuts are made in order to complete the description of morphotypes.

The characterized morphotypes are distinguished into functional exploration groups as described by Agerer (2001): i: contact ET (C-ET, only a smooth mantle or emanating hyphae only exceptionally present), ii: short distance ET (SD-ET, a remarkable envelope of hyphae present without rhizomorphs), iii: medium distance ET (MD-ET, presence of simple rhizomorphs), iv: long distance ET (LD-ET, presence of well-differentiated rhizomorphs). The last three groups were proposed by Agerer (2006) as corresponding to different acquisition strategies and nutrient translocation. Morphotypes have received a reference number

Physico-chemical -analysis

The soil collected around the tree and the rhizosphere soil are mixed and dried to be submitted to the physical and chemical analysis, in the laboratory of soil science department at the ENSA, El-Harrach (Algiers): texture, pH (water and KCL), electrical conductivity (EC), organic carbon (Co), total nitrogen (Nt) with Kjeldahl's method, Phosphorus (Po) with the Olsen method, the comparable Potassium (K) with the amended Anna method.

Statistical analysis

In order to highlight the different relationships that lie between the distribution of types of ECMs exploration and ecological factors, in addition to descriptive statistics, the results were subjected to a principal component analysis (PCA) and a matrix correlation by means of the Statbox6.40 software.

RESULTS AND DISCUSSION

The observation of the soil profile of the forest of Taksebt, combined with the results of physicochemical analysis of the soil (Table 1), has allowed us to classify the latter according to the references of FAO (1998) in cambisol. The various soil plots are frankly to very strongly acidic with average values of respectively 5.68 ± 0.16 and 4.71 ± 0.25 for pH water and KCl pH; it is worth mentioning a slight difference between actual pH (active) of the soil and the pH of reserve (theoretical). This acidity is induced by very low rates of lime content in the soil, which falls within the ecological requirements of the cork oak known as calcifuge, a plant that is not suited to calcareous soil. A significantly negative correlation ($R=-0.64$, $P = 5\%$) between water pH and concentration of soil phosphorus corroborate with the results attained by Stout and Overstreet (1950), explaining that the mobility of phosphate ions is maximum between pH = 5.5 and pH = 7. Because of low pH values of the soil, many negative phenomena in plant growth are to be deplored, such as the decrease in nitrification and phosphorus deficiency (Landon, 1991; Strullu, 1991).

The Kjeldahl nitrogen concentrations obtained (mean 0.08 ± 0.03) can be described as poor to mediocre, based on the classification suggested by Calvet and Villemain (1986), for all plots except plot 3, which shows an average concentration. Moreover, according to the interpretation of Dabin (1970), soil fertility from pH and total nitrogen content turns out to be poor.

The percentage in CO that shows with an average of 3.26 ± 3.39 for the whole station attests to the high variability of this parameter in the different plots. The lowest concentration is deplorable at the level of plot 4 followed by plots 1, 5, 6, 7 and 8. As for plots 2 and 3, they have shown average grades. Given these values and soil texture, we distinguish very poor soils (P4, 5, 8, 6, 7 and 8), moderately filled soils (P1), and soils well supplied with organic matter (P2 and 3).

The level of carbon with respect to the total nitrogen ratio (C/N) is calculated to assess the rate of decomposition of organic matter and the potential supplying nitrogen from the soil, as well as the biological activity thereof. It is one of the main indicators of fertility and physicochemical soil quality. The C/N ratio, with an average of 43.71 ± 54.45 , indicates a high variability of soil fertility of the different plots under study. In effect, based on the C /N, shows a slow ground mineralization with a strong reduction for plots 2 and 3, especially because of the acidity soils and anaerobic conditions.

Available phosphorus assay has revealed a mean value of $0.79 \pm 0.45 \text{ meq} / 100\text{g}$, which attests to the low Po soil of the cork oak forest under study. It is true that in forest soils, it is not uncommon to notice such low doses combined with the measured acid pH rate. In this respect, Smith and Read (2008) explain that an area of phosphorus depletion at the root system is a phenomenon induced by the very high absorption rate of phosphate by the growing plants.

The analysis of the concentrations of Potassium that appears with mean values of 0.79 ± 0.18 attests to the presence of this element in a relatively acceptable dose (Table 1).

Table 1: Physical and chemical characteristics of the soil of the eight study plots

Plots	pH H ₂ O	pH Kcl	CE/ μ /mg	Po (mg/kg)	CO %	C/N	Nt	K meq\100g	TEXT	A0
P1	5.91	5.02	34.8	0.42	2.41	34.3	0.07	0.71	L	9
P2	5.6	4.3	143.38	0.96	9.59	182.7	0.05	1	L	9.5
P3	5.51	4.77	46.94	0.96	8.49	52.7	0.16	0.86	L	4
P4	5.89	5.04	53.42	0.66	0.92	11.5	0.08	0.84	LA	4
P5	5.67	4.8	63.48	0.4	1.05	12.4	0.08	0.81	LA	3
P6	5.54	4.39	126.08	0.6	1.66	31.6	0.05	0.39	L	9
P7	5.51	4.6	89.96	1.84	0.43	6.1	0.07	0.94	SLA	6.5
P8	5.8	4.72	61.74	0.46	1.54	18.3	0.08	0.76	SLA	9.5

Morphotypes Richness

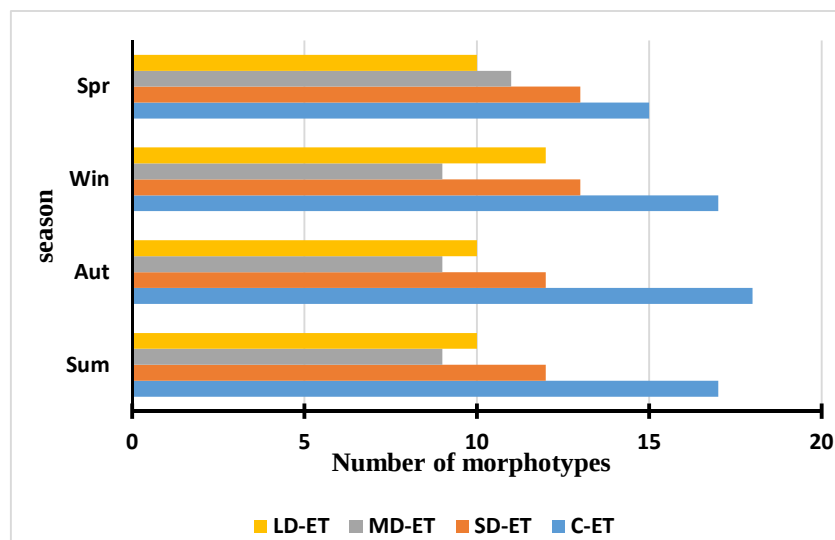
The specific richness in ECMs in the cork oak of the forest of Taksebt reveals a total of 58 morphotypes which represent a relatively large community if we consider the results of the inventory established by Azul et al. (2009), Adouane and Bediar (2011), and Lancellotti and Franceschini (2013), who recorded for the same species some respective specific richness of 74, 20 in ECMs and 57 morphotypes. The specific richness of ectomycorrhiza fungi exceeds in most cases a hundred taxa in a small area of land (Izzo et al., 2004). However, it is worth noting that this symbiotic community has morphotypes which sporadically or rarely appear as already reported by Dahlberg (2001), Garbaye (2013) and Lancellotti and Franceschini (2013).

However, species richness by individual does not exceed a mean value of 23.79 ± 3.61 , and species richness in ECMs of the contact type (NC-ET), short distance (NSD-ET), Medium distance (NMD-ET) and long distance (NLD-ET) are encountered with respectively 31%, 26%, 21% and 22% (NC-ET = 18, NSD-ET = 15 NMD-ET= 13 and NLD-ET 12). Our results confirm those of several authors who have noticed the greatest species richness allotted to the C-ET and SD-ET, such as Hobbie and Agerer (2010), Rudawska et al. (2011), Shahin (2012), and Tedersoo et al. (2012). It could be explained by the potential activity of the battery laccase

peroxidase, cellulase and hydrolase relatively higher in the type of exploratory contacts, which allows the transfer of nutrients directly from rotten leaves or dead wood (Courty and al., 2010; Rineau and Garbaye, 2009; Lilleskov et al., 2011; Shahin, 2012 and Garbaye, 2013) in slow mineralization conditions. The group of the SD type meanwhile is effective by its adaptation to growth and establish multiple contacts with the organic matter in surface organic horizons (Baier et al., 2006); efficiency in terms of lower carbon cost is also an important character in the selection of a fungal partner by the host plant.

The analysis of richness distributions for all four seasons attests to the activity of symbiosis whatever the weather conditions. A richness on low density in extra-matrix mycelium type (60% and 62%) is determined for the summer season and autumn. A slight regression of these exploration types (C-ET=57% and SD-ET= 58%) for the MD-ET and LD -ET is recorded for the winter and spring. The ectomycorrhizal community seems rich, dynamic and potentially active even in winter and summer, but a maximum richness of EcMs during is noted in spring (N= 51, R=0.51, P=5%). This richness could be explained by the Sclerophyllous biology of the cork oak.

Considering the criteria of functional classification according to exploration types give them different abilities of C storage, of sampling and nutrient translocation (Courty et al., 2010; Hobbie and Agerer, 2010) and that the C-ET and SD-ET are the types of which the exchange energy equation is the least onerous for the cork oak, one can quite understand the evolution of the exploration types through the seasons. Indeed, this trend reveals a strategy of least energy expenditure throughout the year with a richer partnership in C-ET in autumn. So, it's interesting to report the same wealth for both periods autumn and spring with NT = 49 EcMS. In spring, a frank back of this group as well as greater richness in EcMSDs (R = 0.57, P = 5%) and EcMMDs are to be reported. MD-ET and LD-ET are widely sought in winter EcM (NMD-ET=9, R= 0.44, P =5%) and (NLD-ET=12, R = 0.50 P =5%) has been observed during the winter period, and this is probably related to their efficiency in the mobilization of organic nitrogen (Fig. 1).

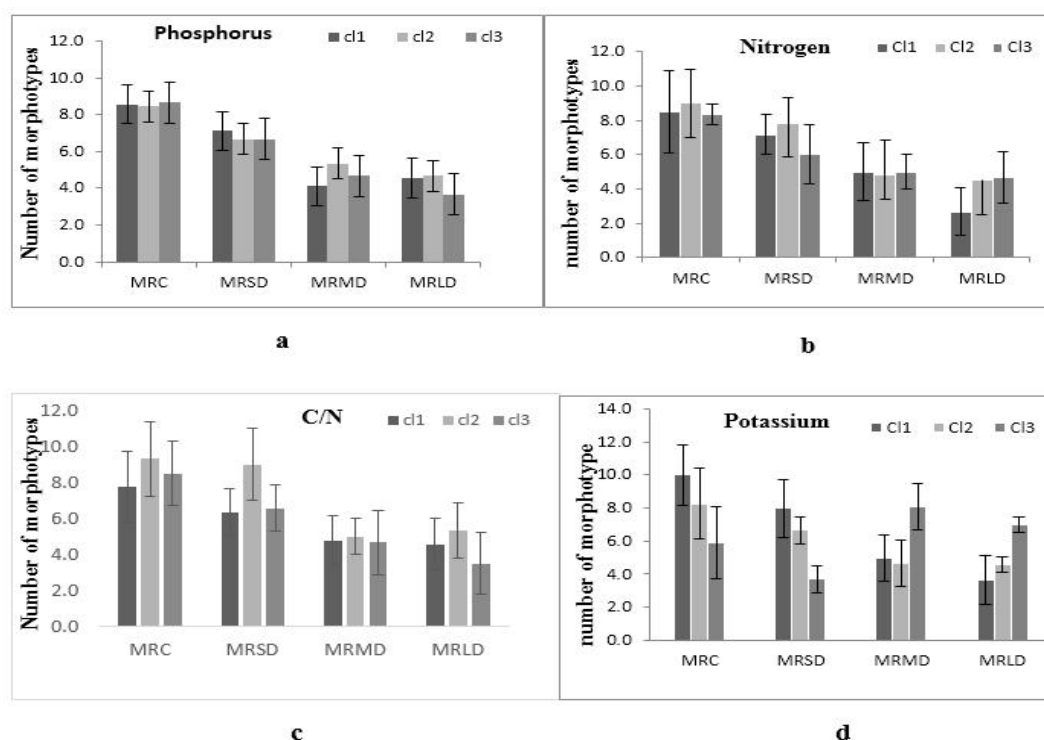


C-ET: Mycorrhize contact exploration type; SD-ET: mycorrhize short distance exploration type; MD-ET: mycorrhize Medium distance exploration type; LD-ET mycorrhize long distance exploration type

Fig. 1: Distribution of exploration groups through the seasons

In order to transcribe the effect of different soil variables on the distribution of different functional groups of the EcMs, we have categorized the soils of the plots in various fertility classes.

From the histogram analysis (Fig. 2) on the basis of a fertility gradient in available phosphorus, species richness in EcMS of the contact and short-distance groups are little influenced by the variation thereof, as evidenced by the respective Pearson correlations ($R = 0.09$ and $R = -0.13$, $P = 5\%$). Conversely, a negative sensibility is observed for MD-ET and LD-ET, thus having larger species richness for the average-fertility phosphorus class. Indeed, Rousseau *et al.* (1994) have reported a variation of the P absorption capacity depending on the functional groups. If one considers, on the one part, that the fungi that produce an abundant network of extra-matrix hyphae better absorb phosphorus (Colpaert *et al.*, 1999; Van Tichelen and Colpaert, 2000), and on the other part, that the interaction between fungi and minerals is stimulated only in conditions of low phosphorus concentrations only (Wallander and Hagerberg, 2004), We can quite understand the strategy of the cork oak in diversifying these fungal partners of medium and long-distance type in low phosphorus soils(Fig. 2a).



C-ET: Mycorrhize contact exploration type; SD-ET: mycorrhize short distance exploration type; MD-ET: mycorrhize Medium distance exploration type; LD-ET: mycorrhize long distance exploration type; Cl:Class.

Fig. 2: Breakdown of different functional groups of exploration through the fertility classes established for: a: Phosphorus, b: Nitrogen, c: C/N, d: Potassium.

Le Duc et al. (2013) have questioned the certainty of a relationship of distributions of ECMs communities with the availability of nutritious elements, especially organic nitrogen, in the soil. Several authors (Baxter and Dighton 2001; Lilleskov et al., 2011; Horton et al., 2013; and Suz et al., 2014) have reported the significant effect of this availability, with decrease in production of mycelium by the EcMs. Lilleskov et al. (2011) state that there is some sensibility (negative response) of MD-ET and LD -ET to the organic nitrogen content of the soil. Although, the variation of total nitrogen concentrations in the plots under scrutiny is small, it does not seem too overtly and positively influences any group other than the LD-ET one. Indeed, Agerer et al. (2012) explain that the abundance of nitrogen in the soil depends on the depth exploration of the fungal partner of the host plant. The potential enzyme activity induced by the average and long-distance type of EcMs (Finlay, 2008) relatively higher localized in the extra matrix phase with rapid growth has a large capacity of decomposition and mobilization of organic nitrogen (Agerer, 2001; Hobbie and Agerer, 2010). In the cork oak, this is true only for the LD -ET for which there is a gradual evolution of species richness depending on soil fertility in nitrogen although the correlation is not significant ($R = 0.32$ $P = 5\%$). Conversely, the richness of the C-ET and SD-ET evolve regressively according plots fertility gradient. The MD-ET (Fig. 2b)

does not seem to be solicited and this is probably due to its slow development, a limited capacity to assimilate organic nitrogen (Agerer 2001; Hobbie and Agerer, 2010) and its poor capacity to thrive in terms of availability of inorganic N (Suz et al., 2014).

Despite the lack of correlation between the different exploratory types, the distribution of functional groups following the potassium element shows distinctly the preference the cork oak in its strategy to associate with these partners of C-ET ($R = -0.40$ $P = 5\%$) and SD-ET ($R = -0.32$ $P = 5\%$) in the conditions of low potassium concentration (Fig.2d).

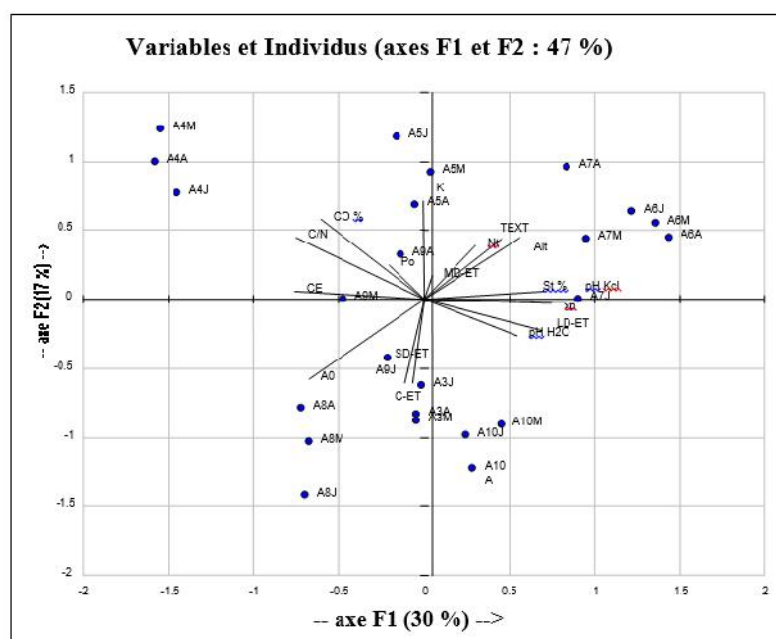


Fig. 3: CAP exploratory groups of trees and ecological factors

The second with less richness in LD-ET that are rich in exploratory types with low density in extra-matrix mycelium (C and SD), a soil with high nitrogen concentrations, a depth of a considerable A0 horizon, and slow mineralization

CONCLUSION

Our study shows that the acidity conditions of the environment involve richness fungal partner of the cork oak in its natural environment. We have been able describe the functional strategy adopted by the cork oak and to assert that *Quercus suber* L. appeals to fungal partners mostly of the contact and short-distance types because of the slow mineralization of organic matter.

An activity and a significant richness are observed during all seasons with the dominance of the exploration types with low extra-matrix hyphae. However, a light regression of C-ET and SD-ET for the MD-ET and LD-ET is raised for the winter and spring. There does not seem to be any significant relationship between soil nutrients and species richness of the EcMs community.

The distribution of exploration types in the EcM communities is uncertain, particularly in connection with the physicochemical characteristics of soil horizons and seasons, except for the LD group, which seems to be negatively affected by slow mineralization. In all, it would be interesting to complement this work by molecular identification of these EcMs communities in order to provide inoculum strains for large-scale reforestation projects in the area under study.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the Pedology Laboratory team of ENSA (El-Harrach, Algiers), the members of forest conservation of the riding of Azazga (Tizi Ouzou) especially Mr. Mebarki for their help and Mr. Hami for the English translation.

REFERENCES

- Adouane M., Beddiar A. 2011. État mycorhizien du chêne liège (*Quercus suber*) et influence de *Acacia decurrens* W. et de *Eucalyptus camaldulensis* D. sur son développement dans la région d'El Kala (Nord Est algérien). Deuxièmes Rencontres Méditerranéennes Chercheurs-Gestionnaires-Industriels « La Gestions des Subéraies et la Qualité du liège ». Jijel 17-19 Octobre 2011.
- Agerer R. 2001. Exploration types of ectomycorrhizae. Aproposal to classify ectomycorrhizal mycelial systemsaccording to their patterns of differentiation and putative ecological importance. Mycorrhiza 11:107–114. doi:10.1007/s005720100108

- Agerer R. 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycol Prog* 5:67–107. doi: 10.1007/s11557-006-0505-x
- Agerer R. 1987-2006. *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Agerer R (ed). Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, 1 JBE | Volume 42 Number 3, Summer 2008 136st -13 delivery.
- Agerer R., Rambold G. 2004–2016 [first posted on 2004-06-01; most recent update: 2011-01-10]. DEEMY – An Information System for Characterization and Determination of Ectomycorrhizae. www.deemy.de – München, Germany.
- Agerer R., Hartmann A., Pritsch, K., Raidl S., Schlöter M., Verma R., Weigt R. 2012. Plants and their ectomycorrhizosphere: cost and benefit of symbiotic soil organisms. In *Growth and Defence in Plants* (pp. 213-242). Springer Berlin Heidelberg.
- Averill C., Turner B.L., Finzi A.C. 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature* 505: 543–545.
- Azul A.M., Castro P., Sousa J. P., Freitas H. 2009. Diversity and fruiting patterns of ectomycorrhizal and saprobic fungi as indicators of land-use severity in managed woodlands dominated by *Quercus suber*-a case study from southern Portugal. *Canadian journal of forest research*, 39(12), 2404-2417.
- Baier R., Ingenhaag J., Blaschke H., Gottlein A., Agerer R. 2006. Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in upper soil horizons of a young Norway spruce (*Picea abies* L.Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps. *Mycorrhiza* 16:197-206.
- Bauhus J., Messier C. 1999. Evaluation of fine root length and diameter measurements obtained using RHIZO image analysis. *Agron J* 91:142-147
- Baxter J.W., Dighton J. 2001. Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host–symbiont culture conditions. *New Phytol.* 152: 139–149.
- Bodeker I.T., Clemmensen K.E., De Boer W., Martin F., Olson A., Lindahl B.D. 2014. Ectomycorrhizal Cortinari species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist* 203: 245–256.
- Brown G. G. 1995. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Developments in Plant and Soil Sciences*. 63. 247-269
- Calvet G., Villemin P. 1986. *Interprétation des analyses de terre*. Société Commerciale des potasses et de l’azote, 24 p.
- Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D. 2013. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science* 339: 1615–1618.
- Colpaert J.V., Van Tichelen K.K., Van Assche J.A., Van Laere A. 1999. Shortterm phosphorus uptake rates in mycorrhizal and non-mycorrhizal roots of intact *Pinus sylvestris* seedlings. *New Phytologist* 143: 589–597

- Courty P., Buee M., Diedhiou A., Frey-Klett P., Le Tacon F., Rineau F., Turpault M., Uroz, S., Garbaye J. 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biol. Biochem.* 42(5): 679–698. doi:10.1016/j.soilbio.2009.12.006.
- Dabin B. 1970. Pédologie et développement. Les Facteurs de la Fertilité des Sols. Techniques rurales en Afrique BDPA - ORSTOM, no 10, p.165-237.
- Dahlberg A. 2001. Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytologist* 150: 555-562.
- Danielson R.M., Visser S. 1989. Effects of forest soil acidification on ectomycorrhizal and vesicular-arbuscular mycorrhizal development. *New Phytologist* 111, A1-A7.
- Dickie I. A., Xu B., Koide R. T. 2002. Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New Phytologist*, 156(3):527-535.
- Domisch T., Finér, L., Lehto T. 2002. Growth, carbohydrate and nutrient allocation of Scots pine seedlings after exposure to simulated low soil temperature in spring. *Plant and Soil*, 246(1): 75-86.
- FAO. 1998. World reference base for soil resources. World soil resources reports, 84, 21-22.
- Finlay R. D. 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany* 59:1115-1126.
- Franklin O., Näsholm T., Högborg P., Högborg M. N. 2014. Forests trapped in nitrogen limitation – an ecological market perspective on ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 203: 657–666. doi: 10.1111/nph.12840
- Garbaye J. 2013. La symbiose mycorrhizienne. Synthèse edit-Quae. 251p.
- Gehring CA, Theimer TC, Whitham T.G., Keim P. 1998. Ectomycorrhizal fungal community structure of pinyon pines growing in two environmental extremes. *Ecology* 79:1562–1572.
- Godbold D. L., Berntson G. M. 1997. Elevated atmospheric CO₂ concentration changes ectomycorrhizal morphotype assemblages in *Betula papyrifera*. *Tree Physiology*, 17(5): 347-350
- Hobbie E.A., Agerer R. 2010. Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. *Plant and Soil* 327:71–83.
- Horton T.R., Bruns T.D. 2001. The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black box. *Mol Ecol* 10: 1855–1871.
- Horton T.R., Swaney D.P., Galante T.E. 2013. Dispersal of ectomycorrhizal basidiospores: the long and short of it. *Mycologia* 105(6), 1623–1626.
- Izzo A., Agbowo J., Bruns T.D. 2004. Detection of plot-level changes in ectomycorrhizal communities across years in an old-growth mixed conifer forest. *New Phytologist* 166: 619–630.

- Jonsson L.M., Nilsson M.C., Wardle D.A., Zackrisson O. 2001. Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. *Oikos* 93:353-364.
- Lancellotti E., Franceschini A. 2013. Studies on the ectomycorrhizal community in a declining *Quercus suber* L. stand. Springer-Verlag Berlin Heidelberg Mycorrhiza 23:533-542
- Landon J.R. 1991. Booker tropical soil manual a handbook for soil survey and agricultural land evaluation in the tropics and subtropics (No. 631.4713 B6).
- Last F.T., Dighton J., Mason P.A. 1987. Successions of sheathing mycorrhizal fungi. *Trends Ecol Evol* 2:157–161.
- Le Duc S.D., Lilleskov E. A., Horton Th.R. Rothstein D. E. 2013. Ectomycorrhizal fungal succession coincides with shifts in organic nitrogen availability and canopy closure in post-wildfire jack pine forests *Oecologia*. 172:257–269. DOI 10.1007/s00442-012-2471-0
- Lilleskov E.A., Hobbie E.A., Horton TR. 2011. Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecol* 4:174–183.
- Lindahl B.D., Ihrmark K., Boberg J., Trumbore S.E., Hogberg P., Stenlid J., Finlay R.D. 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist*. 173(3):611-620.
- Lindahl B. D., Tunlid A. 2015. Ectomycorrhizal fungi–potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist*, 205(4) :1443-1447.
- Mousain D., Matumoto-Pintro P., Quiquampoix H. 1997. Le rôle des mycorhizes dans la nutrition phosphatée des arbres forestiers *Rev. For.Fr.* XLIX -n° sp: 67-81.
- Parrent J. L., Morris W. F., Vilgalys, R., 2006. CO₂-enrichment and nutrient availability alter ectomycorrhizal fungal communities. *Ecology*, 87(9): 2278-2287.
- Phillips L.A., Ward V., Jones M.D. 2014. Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in sub-boreal forests. *ISME Journal* 8: 699–713.
- Querejeta J. I., Barea J. M., Allen M. F., Caravaca F., Roldán A. 2003. Differential response of $\delta^{13}\text{C}$ and water use efficiency to arbuscular mycorrhizal infection in two arid land woody plant species. *Oecologia*, 135(4), 510-515.
- Rineau F., Garbaye J. 2009. Effects of liming on ectomycorrhizal community structure in relation to soil horizons and tree hosts. *Fungal Ecology*. Volume 2(3) : 103–109.
- Rineau F., Roth D., Shah F., Smiths M. 2012. The ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* converts organic matter in plant litter using a trimmed brown-rot mechanism involving Fenton chemistry. *Environ. Microbiol.* 14(6): 1477–1487. doi:10.1111/j.1462-2920.2012.02736.x.
- Rousseau V., Vaulot D., Casotti R., Cariou V., Lenz J., Gunkei J., Baumann M.E.M. 1994. The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae): evidence and hypotheses. *J Mar Sys* 5:23-29.

- Rillig M.C., Mummey, D.L. 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.* 171: 41–53. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x.
- Rudawska M., Leski T., Stasińska M. 2011. Species and functional diversity of ectomycorrhizal fungal communities on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees on three different sites. *Annals of forest science*, 68(1): 5-15.
- Shah F., Nicolás C., Bentzer J., Ellström M., Smits M., Rineau F., Floudas D., Carleer R., Lackner G., Braesel J., Hoffmeister D., Henrissat B., Ahren D., Johansson T., Hibbett D. S., Martin F., Persson P., Tunlid A. 2015. Ectomycorrhizal fungi decompose soil organic matter using oxidative mechanisms adapted from saprotrophic ancestors. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.13722
- Shahin O. 2012. Réponses des chênes méditerranéens et de leurs symbiontes ectomycorhiziens à la sécheresse. Thèse de Doctorat. Université Montpellier II. p.190
- Senn-Irlet B. 1997. Reflections on the conservation of fungi in Switzerland. *Mycologia Helvetica*, 9 (2): 3-18.
- Shi L. B., Guttenberger M., Kottke I., Hampp R. 2002. The effect of drought on mycorrhizas of beech (*Fagus sylvatica* L.): changes in community structure, and the content of carbohydrates and nitrogen storage bodies of the fungi. *Mycorrhiza* 12:303-311.
- Smith S.E., Read, D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 2nd edition. Academic Press, Toronto, Canada, 605 p.
- Strullu D.G. 1991. Les mycorhizes des arbres et des plantes Cultivés. Technique et documentation, Lavoisier, Paris, 250p.
- Stout P. R., Overstreet R. 1950. Soil chemistry in relation to inorganic nutrition of plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 1(1):305-342.
- Suz L. M., Barsoum N., Benham S., Dietrich H. P., Fetzer K., Fischer D. R., Kristofel P.G. F., Gehrman J., Manninger O., Neagu S., Nicolas M., Oldenburger J., Raspe S., Anchez G. S., Schrock A. W., Schubert A., Arneverstraeten K. V., Bidartondo M. I. 2014. Environmental drivers of ectomycorrhizal communities in Europe's temperate oak forests doi: 10.1111/mec.12947
- Tedersoo L., Naadel T., Bahram M., Pritsch K., Buegger Lea M., Koljalg U., Kadri P. 2012. Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afrotropical rain forest land species. *New Phytologist* 195: 832–843 doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04217.
- Van Tichelen K.K., Colpaert J. V. 2000. Kinetics of phosphate absorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal Scots pine seedlings. *Physiologia Plantarum*, 110 (1): 96-103.
- Wallander H., Hagerberg D. 2004. Do ectomycorrhizal fungi have a significant role in weathering of minerals in forest soil ? *Symbiosis* 37: 249-257

Discussion générale

L'étude du statut ectomycorhizien du chêne liège, de l'interaction et dynamique en rapport avec les facteurs de l'environnement tout au long de quatre saisons consécutives de l'année, révèle une richesse importante en morphotypes quel que soit l'âge, la saison et la qualité du sol.

Nous avons enregistré, chez tous les arbres, une forte colonisation des racines courtes sans exception. Les ectomycorhizes appartiennent à différents types d'exploration ; contact, courte distance, moyenne distance et longue distance.

Les résultats de cette étude montrent que la richesse spécifique en EcMs du chêne liège, à l'état naturel et en saison sèche est relativement importante avec 47 morphotypes bien distingués par leurs caractères morphologiques et anatomiques. Selon Senn-Irlet (1997), l'espèce *Quercus* en général présente un cortège ectomycorhizien riche tout au long des saisons et des âges. A titre comparatif, des travaux sur la même espèce (*Quercus suber* L.) dans différentes stations, par Azul *et al.* (2009) rapportent la présence de 74 morphotypes et 57 morphotypes sont inventoriés par Lancellotti et Franceschini (2013).

Nous avons noté la présence de morphotypes de l'embranchement des Basidiomycètes à savoir les *Russula sp.*, *Lactarius subdulcis*, *L. chrysorrheus*, *Amanita muscaria*, *Dermocybe sp.*, *Laccaria sp.* et *Inocybe sp.*. Les Ascomycètes sont bien représentés par *Cenococcum geophilum* et par les espèces du genre *Tuber*. Nos observations rejoignent celle de plusieurs auteurs (Machado & Santos, 2002 ; Adouane & Bediar, 2011 ; Lancellotti & Franceschini, 2013) qui rapportent l'abondance des EcMs formées par l'ascomycète *Cenococcum geophilum*, mais aussi celles formées par *Quercirhiza squamosa* noté par Kovacs *et al.* (2000) chez les espèces du genre *Quercus*.

En saison sèche, la fréquence d'apparition du morphotype *C.geophilum* et *Q. squamosa* est probablement le résultat de la diminution de l'humidité du sol mais aussi et de leur efficacité dans l'absorption directement de l'eau et des éléments nutritifs dans sol. En effet, plusieurs auteurs (Fogel, 1980, Pigott, 1982a et Garbaye, 2013), rapportent que lorsque le sol s'assèche, la richesse en EcMs diminue et le taux des racines courtes fines colonisées par *C. geophilum* s'accroît. Bien que Fernandes & Koide (2013) rapportent que *C. geophilum* est capable de séquestrer de grandes quantités de carbone et d'éléments nutritifs dans les écosystèmes, il reste peu efficace pour extraire l'eau du sol (Garbaye, 2013). Cependant, sa capacité de résistance à la sécheresse lui confère un rôle protecteur pour les racines vivantes contre la dessiccation et leur permettrait de rester vivantes et fonctionnelles avec une reprise rapide de l'absorption d'eau et d'éléments minéraux (Pigot, 1982 a et b, Coleman *et al.*, 1989 et Jany *et al.*, 2003). La

présence des EcMs de *Q. squamosa* est selon Kovacs *et al.* (2000) est un indice de stress élevé au niveau des peuplements et son abondance dans les peuplements est un signe de déclin.

L'analyse de la distribution des morphotypes en été permet de noter d'une part une importante richesse en EcMs des groupes C et SD que l'on retrouve à des pourcentages respectif de 38 et 30 % et d'autre part une richesse en morphotypes de type d'exploration de MD et LD à des respectifs de 15% et 17 %. Ces résultats seraient, selon Agerer (2007) et Hobbie et Agerer (2010), induits par la faible demande en carbone de l'hôte, bien qu'ils soient en général plus efficace dans le transport de l'eau (Garbaye, 2000 ; Lehto *et al.*, 2011). Nos observations rejoignent celles de Shahin (2012) pour le chêne vert (*Quercus ilex*) qui note la dominance des types d'exploration C et SD respectivement dans les sites les plus secs au niveau des milieux perturbés.

La richesse globale en morphotypes de type d'exploration de MD et LD est relativement intéressante. Cependant, une majorité de morphotypes sont rares et observés une seule à deux fois sur tous les bouts racinaires des arbres tout au long de l'année. En outre, il convient de garder à l'esprit que les types d'exploration de moyenne et longue distance nécessitent de grandes quantités de carbone pour établir un vaste réseau mycélium d'exploration. En raison de l'offre réduite par les arbres, ce carbone ne peut être disponible en période de sécheresse, ce qui favorise les espèces qui ne produisent que peu de mycélium externe, tels que les types d'exploration contact et courte distance (Lilleskov *et al.*, 2011). De plus, Kjoller *et al.* (2012) rapportent que dans les conditions optimales et de disponibilité en azote dans le milieu, les types d'exploration contact sont favorisés en opposition aux types de longue distance qui dans ce cas sont faiblement présents.

Au stade semis, le chêne liège est doté d'une richesse ectomycorhizienne importante. En effet, Baxter & Dighton (2001) ont rapporté que la diversité des ectomycorhizes par plant avait un effet déterminant sur l'amélioration de l'état nutritionnel du Bouleau. Ces mêmes auteurs précisent que la diversité en EcM augmente la productivité des plants et améliore l'absorption des nutriments de la plante hôte à un degré très important dans les conditions limitées. Chez les plants du chêne liège, ceux récoltés au printemps sont moins dotés en ectomycorhizes et moins bien développés que ceux récoltés en automne. Ces observations seraient attribuées probablement au phénomène de compétition induit par la reprise végétative et fongiques simultanée du printemps. Les plants récoltés en automne présentent les hauteurs les plus importantes. Ils sont plus dotés et plus riches en partenaires fongiques, ce qui permet à ces

derniers de mieux disposer des éléments nutritifs du sol mais aussi d'être bien alimentés par l'effet «nurse » des arbres adultes du peuplement. En effet, après une saison, Baxter & Dighton (2005) ont rapporté l'effet positif de l'augmentation de la diversité des EcMs sur la croissance et l'absorption des nutriments des semis de *Pinus rigida* sur terrain. Selon ces mêmes auteurs, ces résultats suggèrent que l'inoculation par plusieurs champignons EcMs des plantes hôtes peut donner des résultats positifs et appréciables dans les efforts de reboisement.

Un effet positif des types contact et courte distance est aussi noté sur les hauteurs des semis et s'exprime avec des corrélations respectives de $R = 0,71$ et $R = 0,44$ ($P = 0,05$). A l'inverse, lorsque la disponibilité des nutriments, de lumière et de température sont en faveur du développement des champignons, la croissance de ce dernier requière une grande quantité de carbone qui conditionne le développement des jeunes plants (Colpaert *et al.*, 1992). Ceci expliquerait probablement la faible croissance en hauteur des plants récoltés au printemps juste après l'évènement neigeux du mois de février 2012.

La comparaison des deux communautés ectomycorhiziennes des semis (automne et printemps) a mis en évidence un moteur dynamique de type recrutement et remplacement à travers les deux saisons. En effet, nous avons noté l'absence de plusieurs morphotypes observés au printemps et de différents morphotypes en automne en grand nombre. Selon la théorie de Henry *et al.* (2014), le moteur de la dynamique des communautés mycorhiziennes au cours de la succession végétale est le recrutement dans le cas des successions primaires. A l'inverse, dans les cas de successions secondaires, recrutement et remplacement de certains champignons s'additionnent. De ce fait, nous pouvons considérer qu'au niveau de la station d'étude, le chêne liège au stade semis, semble adopter un moteur dynamique de type succession secondaire. Cela indique un niveau de perturbation notable (incendies récurrents, déliégage surpâturages, cueillettes et ramassage de glands, coupes illicites ...).

L'étude de l'effet des facteurs édaphiques sur le cortège ectomycorhizien du chêne liège a révélé l'absence de relation significative entre les éléments nutritifs du sol et la richesse spécifique de la communauté d'EcMs. Ceci serait dû aux faibles variations des conditions édaphiques des placettes d'étude. Il semble que la distribution des types d'exploration est aléatoire, notamment en lien aux caractéristiques physico-chimiques du sol et des saisons. Cependant, une sensibilité est notée dans le cas du type d'exploration long distance, qui semble être affecté négativement par la minéralisation lente.

La comparaison de la communauté ectomycorhizienne du chêne liège au stade semis (25 EcMs) et au stade adulte (58 EcMs) permet de corroborer les observations de plusieurs auteurs (Jansen & De Nie, 1988 ; Jansen, 1991 ; Visser 1995 ; Selosse 1998 ; Richard *et al.* 2004 et Sánchez, 2012). Ces derniers signalent que la richesse spécifique dans les jeunes peuplements est faible. Celle-ci augmente jusqu'à la fermeture de la canopée avec la prédominance des taxons rares, caractéristiques des vieux peuplements et peuvent refléter l'âge des arbres (Smith *et al.*, 2002 ; Richard *et al.*, 2005 ; Di Marino *et al.*, 2009).

Une richesse morphotypique à travers les différents stades (semis et adulte) révèle un nombre élevé d'EcMs rares issus pour la plupart du groupe d'exploration de moyenne et longue distance avec une évolution positive légère pour les types d'exploration LD à travers les âges et les saisons. Cette évolution s'expliquerait par : i) l'efficacité d'absorption du phosphore par les champignons qui produisent un abondant réseau d'hyphes extramatricielles (Coalpert *et al.*, 1999 ; Van Tichelen & Coalpert, 2000), ii) la faible disponibilité du phosphore dans les sols de la forêt de Taksebt et iii) les besoins plus importants en phosphore et azote de arbres adultes. En effet, selon Wallander & Hagerberg (2004), l'interaction entre ces champignons et les minéraux n'est stimulée que dans des conditions de faibles concentrations en phosphore seulement.

Bien qu'aucune différence significative entre les différents types d'exploration à travers les saisons n'est notée ($F=0,31$, $P=0,81$), nos observations ont permis de révéler la présence de la plus grande richesse en EcMs (51EcMs) en hiver (les prélèvements ont été réalisés sous 1 m de neige et en période de repos végétative du chêne liège). Un nombre important d'EcMs TE-MD et TE-LDs ($R=0,40$; $P=5\%$) et ($R=0,50$; $P=5\%$) pour cette même période est enregistrée. Ces résultats seraient en rapport probablement à leurs efficacités dans la mobilisation de l'azote organique et à l'anticipation des partenaires symbiotiques pour une reprise végétative prochaine.

L'ANOVA fait ressortir des différences très hautement significatives pour la richesse en types d'exploration des différentes saisons entre les groupes à phase extramatricielle absente et peu abondante (type d'exploration contact et courte distance) et les groupes à phase extramatricielle abondante (type d'exploration moyenne et longue distance).

Les types d'exploration contact et courte distance sont les types dont l'équation énergétique d'échange est la moins onéreuse. Alors, nous comprenons toute à fait la composition du cortège

ectomycorhizienne du chêne liège en faveur de symbionte à phase extramatricielle absente et/ou peu abondante.

L'évolution des richesses morphotypiques des différents groupes d'exploration révèlent : i) la dominance des deux groupes contact et courte distance en richesse et en fréquence au niveau de toutes les catégories de diamètre, de toutes les saisons et pour toutes les propriétés du sol, ii) une répartition identique des différents types d'exploration à travers les saisons.

L'analyse comparative des communautés ectomycorhiziennes au stade semis (14 EcMs pour les plants du printemps et 20 EcMs pour les plants de l'automne) et adultes (47 EcMs pour la saison d'été, 49 EcMs pour la saison d'automne, 51 EcMs pour la saison hiver et 49 EcMs pour la saison printemps), il ressort que le moteur de la dynamique de cette communauté est de type succession secondaire (recrutement et remplacement).

La dynamique en succession secondaire et la présence du morphotype formé en association avec *Quercirhiza squamosa* chez les arbres adultes du chêne liège de toutes les saisons, suggèreraient la présence d'un niveau de perturbation dans la suberaie d'étude.

Conclusion générale

La présente étude a permis de mettre en exergue la richesse en morphotypes ectomycorhiziens chez *Quercus suber* L. tout au long de l'année. Cette essence forme des EcMs appartenant aux différents niveaux taxonomiques et des différents groupes fonctionnels d'exploration. Les plus riches et les plus abondants sont les morphotypes de types d'exploration contact et courte distance. A l'opposé, les groupes de type d'exploration de moyenne et longue distance bien que riche et présent sont rares parfois observés une à deux fois tout au long de l'année. Les caractères anatomiques observés (réseau de Hartig et manteau fongique) chez la majorité des mycorhizes étudiées présentent un aspect fonctionnel qui suggère l'efficacité de ces dernières.

Nos observations ont permis de décrire une communauté ectomycorhizienne diversifiée pour les deux stades semis et adultes (perche et futaie) et une stratégie fonctionnelle en faveur des types d'exploration contact et courte distance. L'effet des facteurs environnementaux n'est noté que pour les ectomycorhizes de types d'exploration longue distance en relation avec la minéralisation du sol.

De par les résultats obtenus, nous proposons d'orienter les essais d'inoculation des plants de *Quercus suber* vers des combinaisons essentiellement composées de souches de type contact et courte distance tels que : *Cenococum geophilum*, *Lactarius serifulus* et *L. subdulcis*, mais aussi deux candidats à phase extramatricielle : *Amanita muscaria* et *Pisolithus tinctorius*. Ces derniers se sont révélés des inocula de choix dans les programmes de mycorhization contrôlés du chêne liège dans la rive septentrionale du bassin méditerranéen. Ainsi, les plants produits en pépinière seraient équipés pour faire face aux périodes estivales de plus en plus sèches de la région méditerranéenne.

Il serait intéressant de poursuivre ce travail par une identification moléculaire d'ectomycorhizes non identifiées. L'étude des communautés d'EcMs du chêne liège est très complexe. Il est donc souhaitable d'approfondir cette étude en multipliant les stations et diversifiant les conditions écologiques. Ceci, afin de bien appréhender les différentes compositions communautaires ectomycorhiziennes et d'identifier de nouvelles souches à proposer à l'inoculation multiple pour les pépinières et les projets de reboisement de grande envergure dans nos régions.

Références bibliographiques

- Adouane M., Beddiar A. 2011 : État mycorhizien du chêne liège (*Quercus suber*) et influence de *Acacia decurrens* W. et de *Eucalyptus camaldulensis* D. sur son développement dans la région d'El Kala (Nord Est algérien). Deuxièmes Rencontres Méditerranéennes Chercheurs-Gestionnaires-Industriels « La Gestion des Subérites et la Qualité du liège ». Jijel 17-19 Octobre 2011.
- Agerer R. 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycological Progress* 5:67-107.
- Azul A.M., Castro P., Sousa J. P., Freitas H. 2009. Diversity and fruiting patterns of ectomycorrhizal and saprobic fungi as indicators of land-use severity in managed woodlands dominated by *Quercus suber* — a case study from southern Portugal. *Can. J. For. Res.* 39: 2404–2417: doi: 10.1139/X09-148
- Baxter J.W., Dighton J. 2001. Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host symbiont culture conditions. *New Phytol.* 152: 139–149.
- Baxter J.W., Dighton J. 2005. Diversity-functioning relationships in ectomycorrhizal fungal communities. In: Dighton J., White J.F., Oudemans P., eds. *The Fungal Community. Its Organization and Role in the Ecosystem*. 3rd edit. Boca Raton, FL, CRC, 383–398.
- Coleman M. D., Bledsoe C. S., Lopushinsky W. 1989. Pure culture response of ectomycorrhizal fungi to imposed water stress. *Canadian Journal of Botany*, 67(1), 29-39.
- Colpaert J. V., Assche J. A., Luijckens K. 1992. The growth of the extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi and the growth response of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist*, 120(1), 127-135.
- Colpaert J. V., Van Tichelen K.K., Van Assche J.A., Van Laere A. 1999. Short-term phosphorus uptake rates in mycorrhizal and non-mycorrhizal roots of intact *Pinus sylvestris* seedlings. *New Phytologist*, 143(3), 589-597.
- Di Marino E., Montecchio L., Scattolin L., Abs C., Agerer R. 2009. The ectomycorrhizal community structure in European beech forests differing in coppice shoot age and stand features. *Journal of Forestry*, 107(5), 250-259.
- Duddridge J.A., Malibari A., Read D.J. 1980. Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature*, 287: 834-836
- Fernandez C.W., Koide R.T. 2013. The function of melanin in the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum* under water stress. *Fungal Ecology*, 6(6), 479-486
- Fogel R. 1980. Mycorrhizae and nutrient cycling in natural forest ecosystems. *New Phytologist*, 86 (2), 199-212.
- Garbaye J. 2000. The role of ectomycorrhizal symbiosis in the resistance of forests to water stress. *Outlook on Agriculture*, 29(1), 63-63.
- Garbaye J., 2013. La symbiose mycorhizienne. Synthèse edit-Quae. 251p.
- Giorgi F., Lionello P. 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and planetary change*, 63(2), 90-104.

- Harmon A.J., Larson J.M., Smith A.H., Taylor T., Veblen T. 2009. Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States. *Science* **323**:521-524
- Hobbie E. A., Agerer R. 2010. Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. *Plant and Soil*, 327(1-2), 71-83.
- Ingleby K, Mason P. A., Last F. T., Fleming L.V. 1990. Identification of ectomycorrhizas. ITE research publication n°. 5 Institute of Terrestrial Ecology Natural Environment Research Council. 116p.
- Jansen A. E. 1991. The mycorrhizal status of Douglas fir in The Netherlands: its relation with stand age, regional factors, atmospheric pollutants and tree vitality. *Agriculture, ecosystems & environment*, 35(2), 191-208.
- Jansen A.E., De Nie H.W. 1988. Relations between mycorrhizas and fruitbodies of mycorrhizal fungi in Douglas fir plantations in The Netherlands. *Acta botanica neerlandica*, 37(2), 243-249.
- Jany J.L., Martin F., Garbaye J. 2003. Respiration activity of ectomycorrhizas from *Cenococcum geophilum* and *Lactarius* sp in relation to soil water potential in five beech forests. *Plant and Soil* 255:487-494
- Jonsson L.M., Nilsson M., Wardle D.A., Zackrisson O. 2001. Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. *Oikos* 93: 353–364.
- Kjøller R., Nilsson L.O., Hansen K., Schmidt I.K., Vesterdal L., Gundersen P. 2012. Dramatic changes in ectomycorrhizal community composition, root tip abundance and mycelial production along a stand-scale nitrogen deposition gradient. *New phytologist*, 194(1), 278-286.
- Koerner C., Sarris D., Christodoulakis D. 2005. Long-term increase in climatic dryness in the East-Mediterranean as evidenced for the island of Samos. *Regional Environmental Change* 5:27-36.
- Kovacs G., Pausch M., Urban A. 2000. Diversity of Ectomycorrhizal Morphotypes and Oak Decline
- Lancellotti E., Franceschini A. 2013. Studies on the ectomycorrhizal community in a declining *Quercus suber* L. stand. Springer-Verlag Berlin Heidelberg Mycorrhiza 23:533-542
- Lehto T., Zwiazek J.J. 2011. Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. *Mycorrhiza*, 21(2), 71-9
- Leiva M.J., Fernandez-Ales R. 2003. Post-dispersive losses of acorns from Mediterranean savannah-like forests and shrublands. *Forest Ecology and Management* **176**:265-271
- Lilleskov E.A., Hobbie E.A., Horton TR. 2011. Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecol* 4:174–183.
- Lobréaux O. 1987. Quelques aspects de la régénération par semis, par rejet de souche et après dépressage du taillis de chêne vert (*Quercus ilex* L.). Mémoire de 3^e année ENITEF. CNRSCEPE. Montpellier
- Machado H., Santos M.N. 2002. La symbiose ectomycorhizienne du chêne-liège dans les plantations portugaises : synthèse des connaissances et perspectives. In *Sponsors of the Meeting*. 25 (5): pp. 61-66.

- Mousain D., Matumoto-Pintro P., Quiquampoix H. 1997. Le rôle des mycorhizes dans la nutrition phosphatée des arbres forestiers Rev.For.Fr.XLIX -n° sp :67-81
- Panaïotis C. 1996. Etude des potentialités de pérennisation du chêne vert (*Quercus ilex* L.) en Corse : le cas de la forêt du Fango. Thèse. Université de Corse
- Pigott C.D. 1982a. Fine structure of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. on *Tilia cordata* Mill. *New Phytologist* 92: 501-512.
- Pigott C.D. 1982b. Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr in dry soils. *New Phytologist* 92: 513-517
- Richard F., Millot S., Gardes M., Selosse M.A., 2005. Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. *New Phytologist* 166, 1011-1023.
- Sánchez S. 2012. Ectomicorrizas en el cultivo de trufa negra : ecología, diversidad y gestión., Université de Zaragoza. Thèse de Doctorat
- Santos T., J. L. Telleria. 1997. Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns in afragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98:181-187.
- Scattolin L. 2006. Variations of the ectomycorrhizal community in high mountain norway spruce stands and correlations with the main pedoclimatic factor. dottorato di ricerca in ecologia forestale xix ciclo S
- Selosse M. A. 1998. Etude de populations de champignons basidiomycètes ectomycorhiziens du genre *Laccaria*, introduits ou spontanés, sous douglas (*Pseudotsuga menziesii*) (Thèse de Doctorat).
- Shahin O. 2012. Réponses des chênes méditerranéens et de leurs symbiontes ectomycorhiziens à la sécheresse. Thèse de Doctorat. Université Montpellier II.p.190
- Smith J. E., Molina R., Huso M. M., Luoma D. L., McKay D., Castellano M. A., Valachovic, Y. 2002. Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, USA. *Canadian Journal of Botany*, 80 (2), 186-204
- Van Tichelen, K.K., Colpaert J. V. 2000. Kinetics of phosphate absorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal Scots pine seedlings. *Physiologia Plantarum*, 110 (1): 96-103.
- Visser S.1995. Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytol* 129:389–401
- Wallander H., Hagerberg D. 2004. Do ectomycorrhizal fungi have a significant role in weathering of minerals in forest soil? *Symbiosis* 37: 249-257

Annexes

Annexe1

Fig.1.Différentes formes de distributions des Ectomycorhizes (www.Deemy de.)

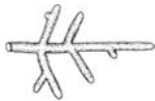
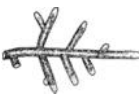
	simple
	monopodiale-pennée
	monopodiale-pyramidale
	dichotomique
	Irrégulière, pennée à dichotomique
	coralloide
	noduleuse
	tressée

Fig.2.Morphologie des extrémités non ramifiées des ectomycorhizes (www.Deemy de.)

	droite
	courbée
	sinueuse
	tortueuse
	resserrée entre les parties les plus anciennes et les plus jeunes
	perlée

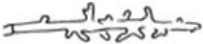
Annexe1 suite

Fig.3 Différentes texture du manteau (www. Deemy de.)

	granuleuse ou verruqueuse
	densément laineux
	très cotonneuse
	denses ficelles
	en feutrage (réticulée)
	lisse

Annexe2

Fig.3 Différentes formes de cystides (Deemy de.)

	Hyphe a paroi double et cloisonné (type A)
	en forme de bouteille avec un col droit (type B)
	Hyphe en forme de bouteille avec une extrémité plié (type C)
	en forme de fiole avec un bouton apical (type D)
	Ramifié en forme d'étoile (type E)
	fusiforme (type F)
	globulaire (type G)
	poils ressemblant à un bouton apical, gloecystidia (type H)
	avec des excroissances en forme de doigts (type I)
	Hyphes pliées ou courbées avec des parois épaisses, en forme de faucille (type K)
	hyphes normales mais souvent tordue comme un tire-bouchon (type L)
	Latérale, avec rétrécissement, bouton portant, excroissance capité (type M)
	capitate (type N)
	paroi mince, légèrement effilée, souvent assez similaire aux extrémités des hyphes normal, mais surtout provenant d'un manteau pseudoparenchyme (type O)
	acanthocystidia (type P)

Annexe 3

Tableau des correspondances des Ectomycorhizes du chapitre 3 avec les EcMs du chapitre 2 de la thèse

<i>EcM</i> (chap3)	<i>EcM</i> (chap2)	<i>EcM</i> (chap3)	<i>EcM</i> (chap2)	<i>EcM</i> (chap3)	<i>EcM</i> (chap2)
<i>EcM1</i>	<i>EcM1</i>	<i>EcM17</i>	<i>EcM18</i>	<i>EcM33</i>	<i>EcM34</i>
<i>EcM2</i>	<i>EcM2</i>	<i>EcM18</i>	<i>EcM19</i>	<i>EcM34</i>	<i>EcM37</i>
<i>EcM3</i>	<i>EcM3</i>	<i>EcM19</i>	<i>EcM20</i>	<i>EcM35</i>	<i>EcM38</i>
<i>EcM4</i>	<i>EcM4</i>	<i>EcM20</i>	<i>EcM21</i>	<i>EcM36</i>	<i>EcM43</i>
<i>EcM5</i>	<i>EcM5</i>	<i>EcM21</i>	<i>EcM22</i>	<i>EcM37</i>	<i>EcM44</i>
<i>EcM6</i>	<i>EcM6</i>	<i>EcM22</i>	<i>EcM23</i>	<i>EcM38</i>	<i>EcM45</i>
<i>EcM7</i>	<i>EcM7</i>	<i>EcM23</i>	<i>EcM52</i>	<i>EcM40</i>	<i>EcM47</i>
<i>EcM8</i>	<i>EcM8</i>	<i>EcM24</i>	<i>EcM26</i>	<i>EcM41</i>	<i>EcM48</i>
<i>EcM9</i>	<i>EcM9</i>	<i>EcM25</i>	<i>EcM27</i>	<i>EcM42</i>	<i>EcM50</i>
<i>EcM10</i>	<i>EcM10</i>	<i>EcM26</i>	<i>EcM28</i>	<i>EcM43</i>	<i>EcM51</i>
<i>EcM11</i>	<i>EcM11</i>	<i>EcM27</i>	<i>EcM29</i>	<i>EcM44</i>	<i>EcM52</i>
<i>EcM12</i>	<i>EcM12</i>	<i>EcM28</i>	<i>EcM30</i>	<i>EcM45</i>	<i>EcM54</i>
<i>EcM13</i>	<i>EcM14</i>	<i>EcM29</i>	<i>EcM31</i>	<i>EcM46</i>	<i>EcM56</i>
<i>EcM14</i>	<i>EcM15</i>	<i>EcM30</i>	<i>EcM32</i>	<i>EcM47</i>	<i>EcM57</i>
<i>EcM15</i>	<i>EcM16</i>	<i>EcM31</i>	<i>EcM33</i>		
<i>EcM16</i>	<i>EcM17</i>	<i>EcM32</i>	<i>EcM34</i>		

Annexe 4



Fig.1.*Entoloma livium*, fig.2. *Amanita muscaria* var. *persicina* Jenkins (1977) . Fig.3 *Russula* sp.. Fig.4. *Lactarius subdulcis* (Mild milkcap). Fig.5-6 *Boletus edulis* var. *grandedulis* Arora & Simonini (2008)

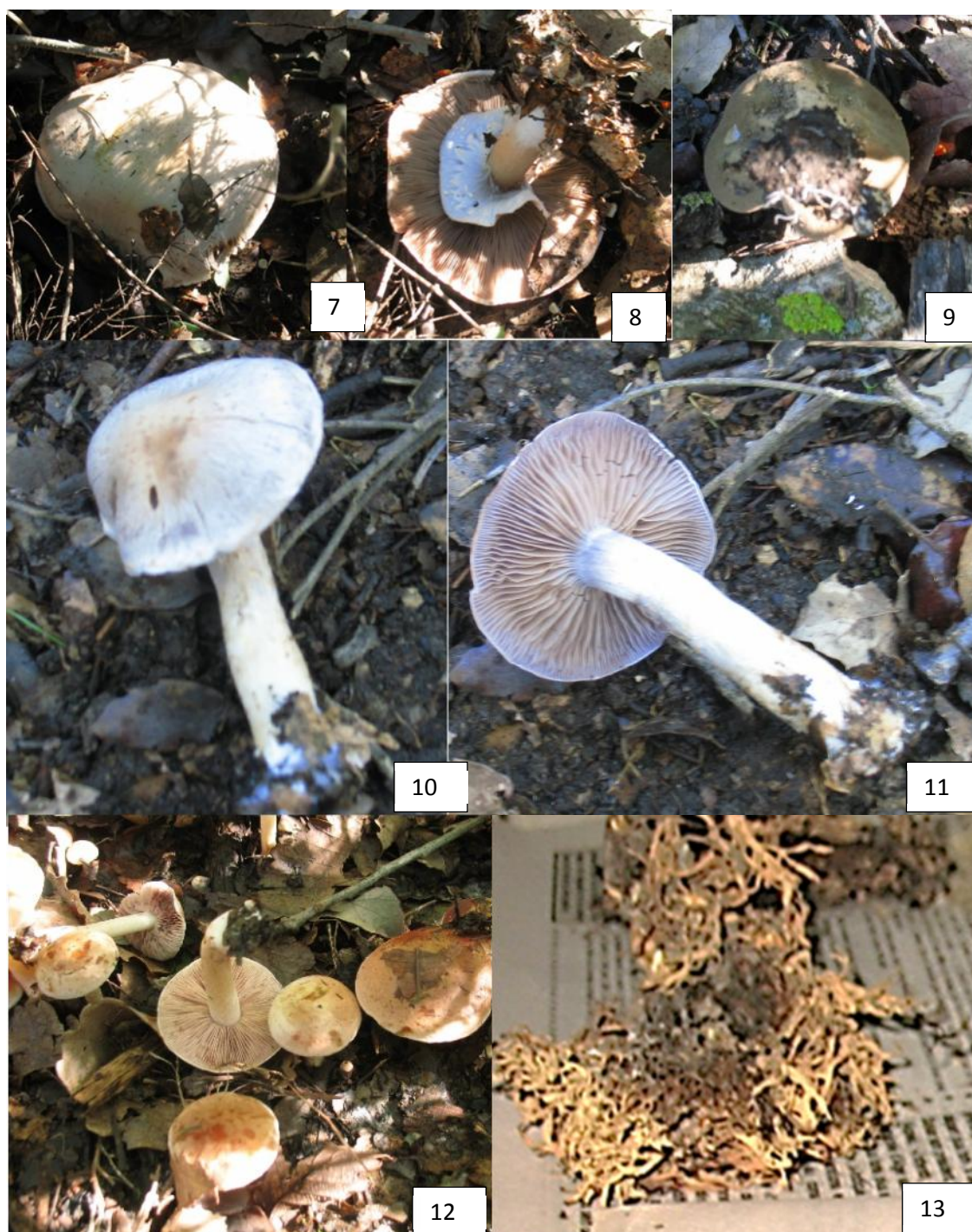


Fig.7 .8. *Amanite* intermédiaire (entre *A. citrine* et *A. porphyre*) Fig.9. *Scleroderma* sp.
 Fig.10-11. *Russula virescens*. Fig.12. *Lactarius chrysorrheus*. Fig.13. *Ramaria* sp.
 (*Clavaire*).

Résumé :

Dans le but d'étudier l'effet des facteurs édaphiques (physico-chimiques) et des saisons sur la distribution fonctionnelle exploratoire des communautés ectomycorhiziennes de *Quercus suber* L., un inventaire a été réalisé dans la suberaie de Taksebt, située dans la limite supérieure de l'étage thermo-méditerranéen subhumide de la région de Tizi-Ouzou (Algérie). Les prélèvements ont concerné des racines collectées au niveau des quatre points cardinaux à une distance de 1m50 du collet de trente arbres. L'échantillonnage est effectué pendant les quatre saisons de l'année 2011-2012. L'observation de 8514 racines courtes et l'étude morpho-anatomique selon la méthode Agerer (1987-2006) a permis de distinguer 58 morphotypes ectomycorhiziens réparties en quatre groupes : 18 du type contact (C), 15 du type courte distance (SD), 13 de type exploratoire de moyenne distance (MD) et enfin 12 de type longue distance (LD). Notre étude permet de mettre en exergue l'effet direct de la minéralisation et du pH sur la richesse du groupe exploratoire LD. Une activité symbiotique est noté tout au long des saisons de l'année y compris en hiver et en été. L'analyse globale indique que la stratégie fonctionnelle de *Quercus suber* est en faveur des groupes d'exploration C et SD. Nos résultats ont permis de mettre en exergue la grande richesse et la multiplicité des partenaires fongiques symbiotiques ectotrophes à travers toutes les saisons et tous les âges. Nous avons mis en évidence la préférence de l'espèce hôte *Quercus suber* à s'associer en nombre avec des champignons symbiotiques formant des ectomycorhizes de type contact et courte distance sans toutefois exclure, bien que rare, les champignons établissant les ectomycorhizes de moyenne et longue distance. Nous avons noté l'omniprésence des ectomycorhizes formées en association avec *Lactarius serifluus*, *L.subdulcis*, *Cenococum geophilum*, *Amanita muscaria* et *Pisolithus tinctorius* que nous proposons comme souches d'inocula pour la mycorhization des plants destinés aux projets de revégétalisation de nos suberaies.

Mots clés : Ectomycorhizes, type d'exploration, saison, Facteurs environnementaux, chêne liège, Taksebt, Algérie

Abstract:

In order to study the effect of soil factors (physical and chemical) and seasons on EcM communities and exploratory functional distribution of *Quercus suber* L., an inventory was conducted in the cork oak of Taksebt forest. This station is sub-humid region of the upper limit of the thermo-Mediterranean level of Tizi-Ouzou (Algeria). Samples were concerned roots collected at the four cardinal points at a distance of 1.50m collar of thirty trees. Sampling is done during 2011-2012. Observation of 8514 short roots and the morpho-anatomical study according to Agerer method (1987-2006) permit to distinguish 58 ectomycorrhizal morphotypes divided into four groups: 18 EcMs of contact type (C), 15 short distance type (SD), 13EcMs medium distance type (MD) and finally 12 EcMs long distance type (LD). Our study highlight the direct effect of the mineralization and pH on the richness of the LD type. A symbiotic activity is noted throughout the seasons including winter and summer. The overall analysis shows that the *Quercus suber* functional strategy is in favor of the C and SD exploration types. Our results support to highlight the richness and multiplicity of fungal symbiotic partners ectotrophic through all seasons and all ages. We have highlighted the preference of *Quercus suber* number to associate with symbiotic fungi forming ectomycorrhizal contact and short distance types without excluding, although rare, medium and long distance types. We noted the pervasiveness of ectomycorrhizas formed in association with *Lactarius serifluus*, *L.subdulcis*, *Cenococum geophilum*, *Amanita muscaria* and *Pisolithus tinctorius*. That we propose as inoculated strains of mycorrhiza plants intended for reforestation projects of Algerian cork oak forests.

Key Words: Ectomycorrhizal, exploration types, season, Environmental factors, Cork oak, Taksebt, Algeria.