



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

Bournine épouse Harchaoui Chafia

En vue de l'obtention du titre de

DOCTEUR EN SCIENCES BIOLOGIQUES

THEME

La double symbiose mycorhizienne chez deux espèces forestières, *Taxus baccata* L. et *Populus nigra* L., situées dans la région de Tizi-Ouzou (Tikjda, Akfadou et Ait zikki)

Soutenue publiquement le 03/05/2017

Devant le jury composé de :

Président :	Pr Derridj A.	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
	Pr Belhadj S.	Université de Djelfa
	Dr Boudiaf M.	Université de Tizi-Ouzou

Dédicaces

A la mémoire de ma maman,

A mon papa que Dieu lui prête longue vie,

A mon mari Hakim,

A ma raison de vivre mes enfants chéris Rïmo, Lili et Dido.

REMERCIEMENTS

Le travail présenté dans cette thèse a été réalisé au laboratoire Production, Amélioration et Protection des végétaux.

Cette thèse est le résultat d'un travail de recherche de plusieurs années. En préambule, je veux adresser tous mes remerciements aux personnes qui m'ont aidé à la rédaction de cette thèse.

En commençant par remercier tout d'abord Mme Adjoud-Sadadou Djamila, directrice de recherche du présent travail, pour m'avoir permis de continuer ce doctorat après le départ de mon directeur de thèse. Merci pour votre aide précieuse et pour le temps que vous m'avez consacré malgré votre état de santé. Merci pour votre confiance, votre amitié et pour m'avoir transmis une passion inlassable pour les champignons mycorhiziens.

Je ne peux oublier de remercier Mme Hargas-Halli Rosa professeur retraitée de l'université Mouloud Mammeri qui m'a encouragé et conseillé. Je garde d'elle l'image d'une grande dame.

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

Au Professeur Derridj Arezki qui a accepté de présider le jury. Qu'il trouve ici toute ma gratitude et mon sincère respect pour son esprit scientifique et son amabilité.

Au Professeur Beddiar Aarifa de l'université d'Annaba qui a bien voulu accepter d'examiner ce présent travail et à apporter ses 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 ;

Au Professeur Belhadj Safia de l'université de Djelfa qui n'a pas hésité à répondre favorablement à faire partie du jury de cette thèse. Merci d'enrichir ce travail par vos remarques constructives.

Au Docteur Boudiaf Malika de l'UMMTO d'avoir accepté de rapporter et examiner mon travail de thèse et de faire partie de ce jury.

Un vif merci en particulier à l'équipe du district d'Ait Zikfi, de la circonscription d'Azzazga et à mon collègue Mr Bensidhoum qui nous ont accompagné lors de nos sorties sur le terrain.

Merci également à mes amies Lynda, Najat, Karima (l'ange du labo) et Fazia pour leurs présences, leur soutien moral, les discussions et leurs amitiés. Vous avez été au cœur de la réussite de ce projet. Trouvez là, mes sincères sentiments d'amitié.

Je ne sais comment exprimer ma gratitude à deux personnes Mr et Mme KADI pour leur aide merci infiniment que Dieu vous récompense.

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, mes enfants, mon papa et toute ma famille et mes amies pour mes absences aux moments où vous aviez besoin de moi. Merci de me pardonner et de me comprendre.

Un grand merci aux étudiants qui sont passés par notre laboratoire pour leur sérieux et pour les beaux moments passer ensemble au labo et sur le terrain.

Articles et communications issus de la thèse

1- Bournine- Harchaoui Chafia, Adjoud -Sadadou Djamila, Kadi-Bennane Saliha., Mezaour Najet (2016). Estimation of the ecto- and endomycorrhizal colonization of the black poplar - *Populus nigra*- of Ait zikki (Kabylia, Algeria). IMPACT: International Journal of Research in Applied, Natural and Social Sciences (IMPACT: IJRANSS) ISSN (P): 2347-4580; ISSN (E): 2321-8851.Vol. 4, Issue 9, 65-74.

2- Bournine-Harchaoui Chafia., Adjoud-Sadadou Djamila., Halli-Hargas Rosa., Mezaour Nadjat., Kadi-Bennane Saliha (2014). Les mycorhizes : un moyen pour préserver *Taxus baccata*, espèce endémique menacée dans deux régions de la Kabylie (Algérie). International Congress On Mycorrhizae- October, 15-17 -Cadi Ayyad University, Marrakesh- Morocco.

3- Bournine-Harchaoui Chafia., Adjoud-Sadadou Djamila., Halli-Hargas Rosa., Mezaour Nadjat., Kadi-Bennane Saliha (2015). Le cortège mycorhizien de *Taxus baccata*, espèce endémique, dans le parc national du Djurjura : Tikjda (Kabylie). Séminaire International sur l'Environnement et le Développement Durable (CIE DD) Université de BATNA (3 et 4 juin).

4- Bournine-Harchaoui Chafia ; Adjoud-sadadadu Djamila ; Kadi-Benane Saliha ; Mezaour Najet.(2015). Diversité du cortège mycorhizien de deux espèces de peuplier dans la région de la Kabylie(Algérie), en rapport avec certains facteurs écologiques. Conférence Internationale sur la Biotechnologie et l'Agriculture, Tunis.

5- Bournine-Harchaoui Chafia., Adjoud-Sadadou Djamila., Kadi-Bennane Saliha, Mezaour Nadjat (2016).. Estimation de la mycorhization de quelques arbres de *Taxus baccata* dans la forêt d'Akfadou. Effet des caractères physicochimiques du sol sur cette mycorhization. Une Conférence Internationale sur les Symbioses Végétales et leurs Applications Biotechnologiques, Agronomiques et Environnementales. Khemis Miliana 19 – 20 Avril

Liste des abréviations

AM : Mycorhizes à Arbuscules.

ECM : Ectomycorhize.

F.P.A : Formol, Acide propionique et Ethanol.

M: Morphotype.

MPN: Most Probable Number

N: Azote

P: Phosphore

PVLG : Polyvenyl-lacto-glycerine.

Rh : Réseau de Hartig.

T : Tannins.

TC : Type exploratoire contact.

TCD : Type exploratoire courte distance.

TLMD : Type exploratoire longue et moyenne distance.

Dédicaces.....	i
Remerciements.....	ii
Publications	iii
Abréviations.....	iv
Table des matières.....	v
Introduction	2
Chapitre I: Rappels bibliographiques sur la symbiose mycorhizienne	5
1- la symbiose mycorhizienne	6
2- Les différents types de mycorhizes.....	6
2-1- Les ectomycorhizes.....	6
2-1-1- Classification typologique des ectomycorhizes	7
2-2- Les endomycorhizes.....	9
2-2-1- Les mycorhizes arbusculaires	10
2-2-2- Les mycorhizes éricoïdes	11
2-2-3- Les mycorhizes arbutoïdes et monotropoïdes	12
2-2-4- Les mycorhizes des orchidées	12
2-3- Les ectendomycorhizes.....	13
2-4- Les pseudomycorhizes à endophytes bruns cloisonnés	13
3- Processus de colonisation mycorhizienne	13
3-1- La colonisation par les champignons les ectomycorhizes	14
3-2- Processus de colonisation par les champignons mycorhiziens à arbuscules	14
3-2-1- Potentiel mycorhizogène du sol	15
4- Rôles des mycorhizes	16
4-1- Amélioration de la nutrition hydrique et minérale	16
4-2- Activité hormonales.....	17
4-3- Protection contre les organismes pathogènes	17
4-4- Agrégation des sols	18
4-5- Tolérance aux sols calcaires.....	18
4-6- Protection contre les métaux lourds	19
5- La double symbiose mycorhizienne	20

Chapitre II: Matériels et méthodes	21
1- Présentation des stations d'étude	22
1-1-Station de Tikjda	23
1-2-Station de la fontaine des ifs(Akfadou)	23
1-3- Station d'Ait zikki	24
2- Matériel végétal	25
3-Période et méthode de prélèvement	25
4-Inventaire des mycorhizes	25
4-1- Inventaire et description des ectomycorhizes.....	25
4-2- Description des endomycorhizes.....	26
5-Analyses physico-chimiques des sols.....	26
6- Estimation de la colonisation mycorhizienne	26
7-Estimation qualitative et quantitative des spores endomycorhiziennes	27
7-1-Extraction des spores.....	27
7-2- Description morpho-anatomique des spores.....	28
7-3- Comptage des spore	28
Chapitre III : la symbiose mycorhizienne chez <i>Taxus baccata L</i>	29
1- Introduction	30
2- Présentation de l'espèce.....	30
3-Résultats.....	34
3-1- Analyses physico-chimique des sols des stations d'étude	34
3-2- La communauté mycorhizienne de <i>Taxus baccata</i> dans la station de Tikjda	34
4-2-1- Les ectomycorhizes.....	34
4-2-2-Les endomycorhizes	35
4-3- La communauté mycorhizienne de <i>Taxus baccata</i> de la station de la fontaine des ifs...	41
4-3-1- Les ectomycorhizes.....	41
4-3-2- Les endomycorhizes	45
4- 4-Estimation de la colonisation mycorhizienne	54
5- Discussion.....	55
6- Conclusion	59
Chapitre IV: La symbiose mycorhizienne chez <i>Populus nigra L</i>	60

1- Introduction	61
2- Présentation de l'espèce	61
3- Résultats	63
3-1-Analyses physico-chimique du sol	63
4-2- La communauté mycorhizienne de <i>Populus nigra</i>	63
4-2-1-Les ectomycorhizes.....	63
4-2-2-Les endomycorhizes	71
4- 3-Estimation de la colonisation mycorhizienne	77
5- Discussion	77
6- Conclusion	80
Chapitre V: Estimation qualitative et quantitative des spores endomycorhiziennes.....	81
1- Introduction	82
2- Résultats.....	83
2-1- Description morphologique et détermination des spores	83
2-1-1- Spores isolées à partir du sol prélevé sous if à Tikjda	83
2-1.2. Spores isolées à partir du sol prélevé sous if à la fontaine des ifs.....	85
2-1-3- Spores isolées à partir du sol prélevé sous peuplier à Ait Zikki.....	90
2-2- Quantification des spores des différents sol	92
3- Discussion.....	94
4- Conclusion	94
Discussion générale	97
Conclusion générale	101
Références Bibliographiques.....	103
Annexes.....	118

INTRODUCTION

La plupart des plantes vasculaires forment des symbioses avec des champignons mycorhiziens qui s'associent avec les racines pour améliorer la nutrition de l'hôte en échange d'hydrates de carbone. Le rôle crucial que jouent les mycorhizes dans la nutrition de la plante et sa tolérance aux facteurs abiotiques et biotiques n'est plus à démontrer (Lodge, 1989 ; Gehring *et al.*, 2006). Ce processus, à bénéfices réciproques pour les deux partenaires, est un des mécanismes majeurs de l'évolution et de l'écologie des organismes (Smith et Read, 1997 ; Selosse et LeTacon 1998 ; Van der Heijden *et al.*, 1998). La symbiose accélère l'innovation évolutive et favorise l'expansion et la diversification des espèces. Elle joue également un rôle moteur dans la richesse, la stabilité et la complexité des écosystèmes par ses effets régulateurs sur les populations et les communautés d'organismes qui lui sont directement ou indirectement associées (Gardes *et al.*, 2003).

Il existe plusieurs types de mycorhizes classés à partir de leur organisation morphologique: les ectomycorhizes (ECM), des endomycorhizes (AM) et les ectendomycorhizes.

Certaines espèces végétales contractent strictement des associations ectomycorhiziennes (cas de la majorité des Gymnospermes et d'un grand nombre d'Angiospermes Dicotylédones) d'autres ne contractent que des associations endomycorhiziennes (cas des herbacées et de quelques espèces ligneuses). De rares espèces par contre peuvent contracter les deux types. Elles sont dites espèces à double symbiose. La compréhension du rôle et de l'intérêt de la double symbiose mycorhizienne est de plus en plus pertinente dans le contexte du changement climatique mondial. La compréhension des rôles des facteurs environnementaux dans la détermination de la colonisation mycorhizienne des espèces végétales peut fournir des informations précieuses sur le fonctionnement et l'importance de ces mutualismes non seulement pour les espèces capables de contracter les deux types d'association AM et ECM, mais aussi pour les plantes qui forment un seul type d'association mycorhizienne. L'identification des déterminants contrôlant le développement de la double symbiose mycorhizienne ouvrira la porte à la compréhension de l'aptitude écologique de la double symbiose mycorhizienne.

Taxus baccata, essence forestière endémique du bassin méditerranéen, est menacée de disparition. En outre, une étude préliminaire de son statut mycorhizien a révélé la coexistence des deux types des mycorhizes contrairement aux rares travaux rapportés dans la littérature, décrivant cette espèce strictement à endomycorhizes arbusculaires (Prat, 1926 ; Boullard, 1968 ; Hariey, 1969 ; Strullu, 1978 ; Garbaye, 2013). De plus, la présence du taxol, un

médicament anticancéreux, dans l'écorce de *Taxus baccata* L. a suscité un intérêt récent pour le genre *Taxus* (Joyce, 1993).

Populus nigra en Algérie est une espèce rare rencontrée au bord des oueds, massif de Tlemcen, de la Kabylie et des Aurès (Mate, 1997). Actuellement, certains peuplements sont déperissants et leur subsistance apparaît sérieusement menacée (Labioud, 2007).

Les peupliers sont parmi les rares espèces d'Angiospermes qui peuvent développer les deux types de mycorhizes : les ectomycorrhizes et les endomycorrhizes (Gardes, 2003). Le peuplier noir, est une espèce végétale naturelle très ancienne. Jadis considéré comme un élément important du paysage agricole, il figure aujourd'hui, parmi les espèces tolérantes au stress et utilisées dans les reboisements des terres post agricoles, des sols dégradés par l'industrie et pour la production des bioénergies (Sebastiani *et al.*, 2004; Yin *et al.*, 2005; Monclus *et al.*, 2006). C'est une espèce à croissance rapide et sa facilité de culture fait de cette essence une des plus appropriées en culture intensive pour la production de biomasse (Labioud, 2007).

L'objectif de notre investigation est :

1. d'inventorier le cortège mycorhizien du peuplier noir et de l'if dans trois stations situées dans la région de Kabylie;
2. d'estimer quantitativement la mycorhization de ces deux espèces afin de déterminer les taux relatifs des AM et des ECM ;
3. de caractériser le sol des différentes stations ;
4. d'estimer la composition en spores endomycorhiziennes du sol des différentes stations ;

Cette étude nous permettra d'établir le lien entre la double symbiose mycorhizienne observée chez ces deux espèces et les facteurs environnementaux (biotiques et abiotiques).

Pour ce faire, notre travail sera scindé en cinq parties.

Après des rappels bibliographiques (Chapitre 1) sur la thématique, nous présenterons dans le chapitre 2 le matériel et méthodes utilisés.

Le troisième chapitre portera sur l'inventaire, et la quantification de la communauté ectomycorhizienne et endomycorhizienne de *Taxus baccata* situé dans deux stations différentes : Tikjda et la fontaine des ifs dans la forêt de l'Akfadou.

Le chapitre 4 portera sur l'inventaire et la quantification de la communauté ectomycorhizienne et endomycorhizienne de *Populus nigra* dans la région d'Ait zikki (Bouzguene).

Dans le chapitre 5 nous présenterons les résultats de l'estimation qualitative et quantitative des spores endomycorhiziennes des différents sols dans le but d'apprécier leur richesse et leur l'abondance.

Enfin, nous terminerons par une discussion et une conclusion générale ainsi que des perspectives.

Chapitre I

Rappels bibliographiques sur la symbiose mycorhizienne

1-la symbiose mycorhizienne

Les racines de toutes les plantes vasculaires sont en contact intime avec un substrat. Divers facteurs abiotiques et biotiques influencent leur développement et leur fonction (Peterson, 1992). Un ensemble complexe de micro-organismes occupe diverses niches dans ce substrat et affecte les racines et, par conséquent, la performance des plantes de diverses manières. Parmi ces organismes certains peuvent être bénéfiques pour les plantes et ils peuvent être manipulés de manière à augmenter leur effet bénéfique sur les plantes. Les organismes bénéfiques les plus répandus qui s'associent avec les plantes sont des champignons telluriques qui forment des associations mutualistes avec les racines dénommées mycorhizes (Smith et Read, 1997). L'organe appelé mycorhize résulte d'une union durable entre les racines de la majorité des végétaux et certains champignons symbiotiques du sol, basée sur des échanges réciproques. Il constitue un élément essentiel dans le continuum « sol/plantes/microorganismes ». Elle joue un rôle essentiel à l'échelle cellulaire, individuelle (végétal) peuplement et écosystémique. À l'échelle de la cellule, les mycorhizes participent au maintien de l'homéostasie ionique et osmotique. À l'échelle de l'arbre, les mycorhizes assurent l'essentiel de la nutrition hydrominérale. La majorité des plantes terrestres vivent en symbiose avec des champignons du sol (Mosse, 1956).

2-Les différents types de mycorhizes

Depuis leur observation pour la première fois, Frank définit deux types de mycorhizes : les ectomycorhizes et les endomycorhizes (Smith et Read, 1997).

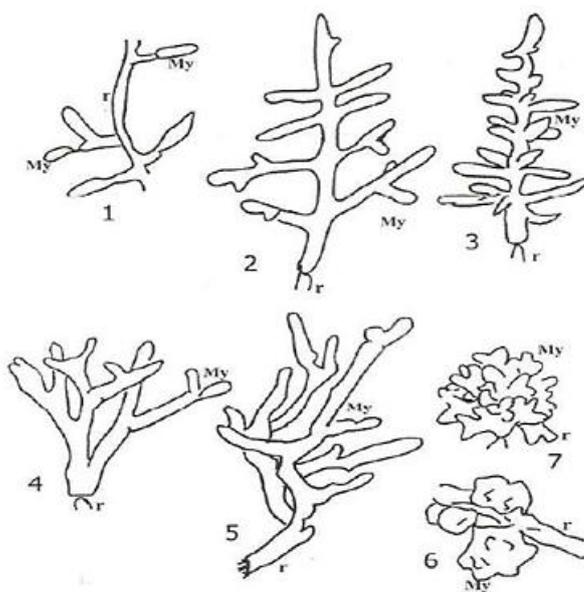
2-1-Les ectomycorhizes

Les ectomycorhizes sont caractérisées par la formation d'un manteau et un réseau d'hyphes intercellulaires appelé réseau de Hartig dans les racines de la plus part des espèces ligneuses. Du manteau fongique partent des éléments qui rayonnent dans le sol formant la phase extramatricielle de la mycorhize. Celle-ci est composée d'hyphes qui peuvent s'agréger pour former des cordons ou des rhizomorphes. Cette phase extramatricielle varie selon les types morphologiques ectomycorhiziens. Cette phase peut chez certains types être totalement absente.

2-1-1-Classification typologique des ectomycorhizes

Melin (1927) a été le premier à proposer une classification des ectomycorhizes basée sur des critères morphologiques. Dominik (1956) propose une nouvelle classification qui sera révisée en 1969 et qui prend en considération, en plus des critères morphologiques et couleur, les critères macroscopiques et microscopiques du manteau incluant les ornementsations. Depuis plusieurs auteurs se sont intéressés à la classification des mycorhizes de divers essences végétales comme Marks(1965), Trappe(1967), Zak(1973), Voiry(1981), Al Abras(1985) et Agerer (1987, 1987, 2001). Pour Agerer les caractères qui fournissent le plus d'informations sont la structure du manteau et l'anatomie des rhizomorphes.

Boullards(1968) et Agerer (1987) propose aussi le critère de ramifications des racines mycorhizées pour distinguer les différentes morphologies des ectomycorhizes (Fig. 1).



1.Simple,2. Monopodiale, 3.Pyramidale, 4. Dichotomique, 5. Racemeuse, 6. Noduleuse, 7. Coralloïde.

Fig.1 Distribution morphologique des ectomycorhizes

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 nombreux sur quelques mm (par exemple *Russula spp.*). 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 peut 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 centimètres (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».

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

Le «type courte distance d'exploration» est caractérisé par une absence de rhizomorphes. 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 (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 ECM, interprétant leurs caractéristiques anatomiques ainsi que leurs «types d'exploration», comme des stratégies écologiques pour coloniser le sol. Cet aspect est l'un des plus importants, 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).

2-2-Les endomycorhizes

Les endomycorhizes sont plus diversifiées que les ectomycorhizes et se retrouvent aussi bien dans les racines des espèces herbacées que dans les racines des arbres appartenant aux Angiospermes, Gymnospermes et Ptéridophytes, ainsi que les gamétophytes de quelques mousses, lycopodes et des Psilotales (Peterson *et al.*, 1981 ; Pockock et Duckett, 1984, 1985). Divers groupes fongiques sont impliqués dans la formation de ces associations. Les endomycorhizes sont classés en mycorhizes arbusculaires, mycorhizes éricoïdes, mycorhizes arbutoïdes, mycorhizes monotropoïdes et les mycorhizes d'orchidées (Peterson *et al.*, 2008) (Fig.2).

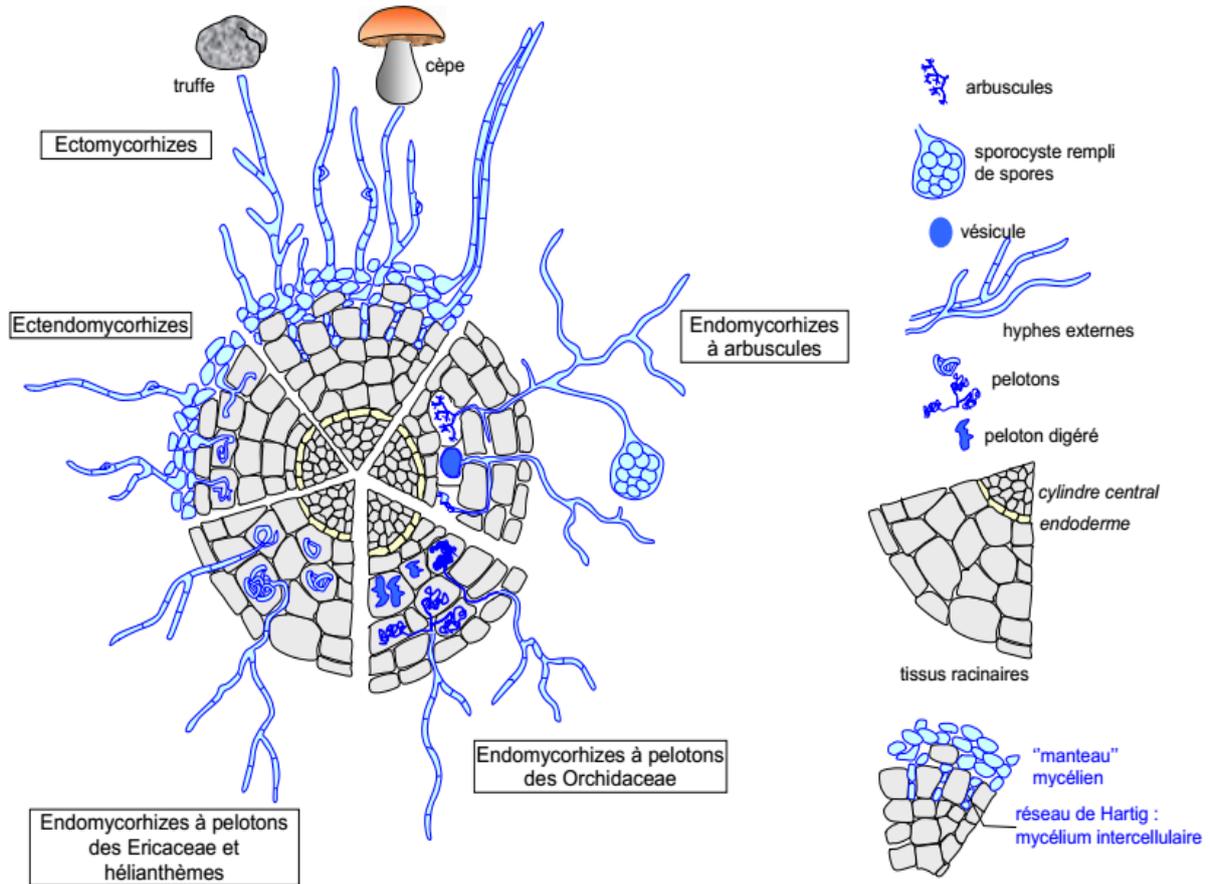


Fig. 2 : Principaux types mycorhiziens actuels représentés sur une coupe transversale d'une racine modifiée (LeTacon, 1985).

2-2-1-Les mycorhizes arbusculaires

Autrefois appelées mycorhizes vésiculaire –arbusculaire les mycorhizes arbusculaires sont de loin la plus répandue de toutes les catégories de mycorhizes avec plus de 80% de toutes les espèces de plantes, une association impliquant le genre des Glomeromycota. La caractéristique de ce type de mycorhize est le développement d'hyphes intercellulaires, d'hyphes intracellulaires et d'arbuscules dans les cellules corticales profondes. Certaines espèces développent également les vésicules à l'intérieur et entre les cellules de la racine, et la production de spores portées par des hyphes intra et extra racinaire.

L'aspect du champignon à l'extérieur de la racine est toujours assez similaire à l'extérieur (spores mycélium extracellulaires) mais la forme que prend le champignon à l'intérieur des cellules corticales varie d'une espèce à une autre. Ceci définit deux types ; le type *Arum* et le type *Paris*. Le premier type *Arum* est caractérisé par des hyphes qui cheminent entre les cellules et émettent des branches latérales qui traversent la paroi cellulosique et se ramifient finement à l'intérieur d'une cellule. Le deuxième type *Paris* est caractérisé par des hyphes intracellulaires enroulés en spires ou en pelotons lâches (Fig. 3A et B).

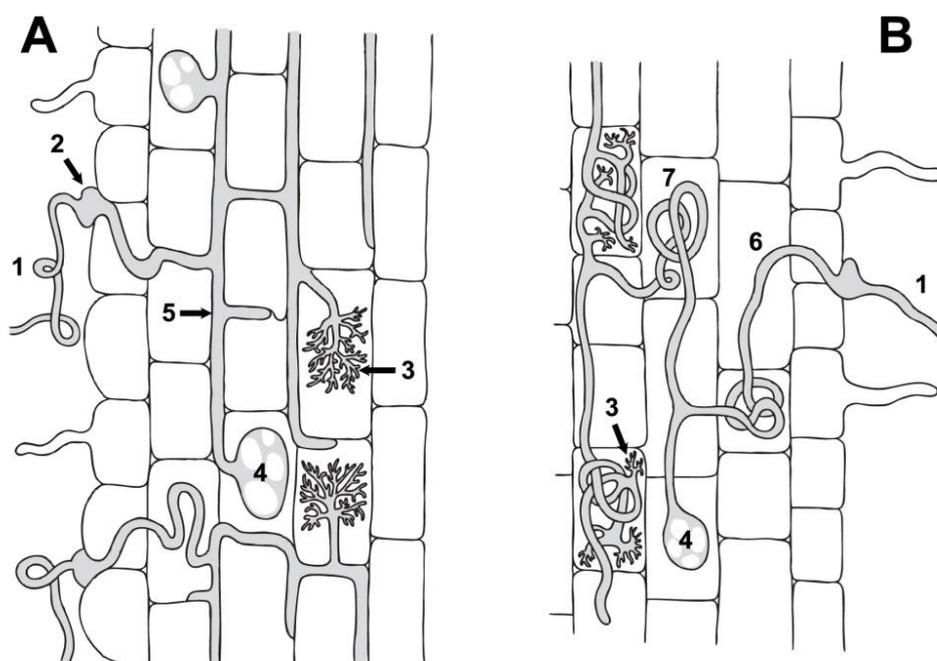


Fig. 3 : Deux principaux types de colonisation des racines dans les mycorhizes arbusculaires (AM)
A: type -*Arum* B: type -*Paris*. 1: hyphes extra radiculaires; 2: appressorium ; 3: arbuscules; 4: vésicules; 5: hyphe intercellulaire; 6: hyphe intracellulaire; 7: peloton (Smith et Read, 2008)

La plus ancienne notion d'endomycorhizes remonte à 1849 (Boullard, 1990), bien que Morton *et al.* (1995) suggèrent qu'elles sont apparues il y a 250 millions d'années. Frank eut, dès 1887, le mérite de distinguer les ectomycorhizes et les endomycorhizes (Boullard, 1990). En 1974, Gerdmann et Trappe ont pu résumer la diversité de ces champignons endomycorhiziens en évoquant une première classification basée essentiellement sur la similarité des phénotypes de leurs spores. Ainsi, 5 genres ont été définis : *Endogone*, *Glomus*, *Sclerosystis*, *Acaulospora* et *Gigaspora*. Ensuite, les mêmes auteurs ont révisé la famille des Endogonacées. 44 espèces

au sein de 7 genres ont été caractérisées. Parmi elles, beaucoup de taxons ont été redéfinis, 2 genres (*Acaulospora*, *Gigaspora*) et 12 nouvelles espèces ont été décrits.

Ames et Schneider (1979) mettaient en évidence le nouveau genre *Entrophospora* dans la famille des Endogonaceae, avec *Entrophospora infrequens*, espèce qui existait avant dans le genre *Glomus* sous le nom de *Glomus infrequens* (Hall, 1977). Walker et Sers (1986) ont séparé entre deux genres, *Gigaspora* et *Scutellospora*. En 1987, Schenck et Perez comptaient plus de 150 espèces décrites. Morton et Benny (1990) ont ensuite subdivisé l'ordre des Glomales en deux sous-ordres : les Glomineae et les Gigasporineae. Ces derniers comportent trois familles et six genres séparés selon des critères morphologiques comme par exemples :

-la présence des vésicules attribuée au sous-ordre des Glomineae ;

-la formation des sporocarpes séparant les Glomaceae des Gigasporaceae et des Acaulosporaceae ;

-la forme d'hyphes d'attachement, allongé chez les Glomaceae, conique et non persistant après maturation chez les Acaulosporaceae et conique mais plus arrondi chez les Gigasporaceae.

Actuellement, et grâce à l'outil de biologie moléculaire, toute la classification des AM a été revue. Ces champignons sont maintenant classés dans le phylum des Glomeromycota (Schüssler *et al.*, 2001) avec quatre ordres, dix familles et approximativement 200 espèces décrites (Raab et Redecker, 2006).

2-2-2-Les mycorhizes éricoïdes

Elles se rencontrent chez les familles des Ericacées et des Epacridacées. Ce type est extrêmement important dans les écosystèmes où l'azote du sol est lié dans divers composés organiques. Les cellules épidermiques des racines sont colonisées par les hyphes fongiques qui forment des hyphes intracellulaires complexes. Les quelques espèces fongiques identifiées appartiennent aux Ascomycètes (Fig. 4).

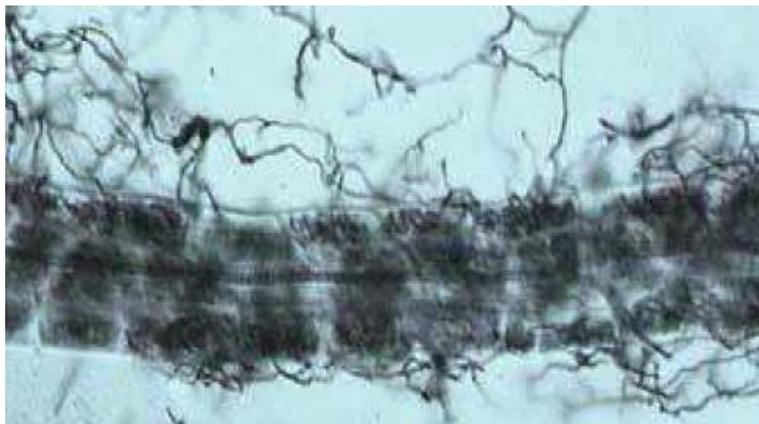


Fig. 4 : mycorhize éricoïde au niveau des racines de *Leucopogon verticillatus*(Anonyme1)

2-2-3-Les mycorhizes arbutoïdes et monotropoïdes

Elles sont également présentes chez les Ericales ; ces mycorhizes spécialisés diffèrent structurellement de mycorhizes éricoïdes en ayant un réseau de Hartig ainsi que des hyphes intracellulaires et en impliquant une autre série de partenaires fongiques. Les mycorhizes Monotropoïdes sont distinctes de mycorhizes arbutoïdes par le fait que les cellules épidermiques sont envahies par un seul hyphe formant une «tige» autour de laquelle la cellule hôte élabore une paroi et une membrane plasmique. Par contre, les mycorhizes arbutoïdes développent un complexe d'hyphes dans les cellules de l'épiderme (Petercon *et al.*, 2004).

2-2-4-Les mycorhizes des orchidées

Elles sont limitées à la grande famille des Orchidacées, et sont uniques car les associations fongiques se font avec des cellules d'embryons de graines en germination (Peterson *et al.*, 1998), ainsi qu'avec les racines des jeunes plants et des plantes adultes. Ce type de mycorhize forme des bobines intracellulaires appelées pelotons. Les espèces fongiques impliquées sont des Basidiomycètes (Peterson *et al.*, 2008)(Fig. 5).

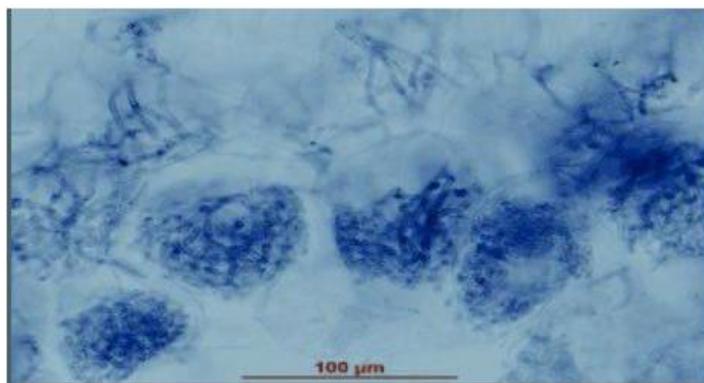


Fig. 5 : mycorhize d'une Orchidée (*Pterostylis vittata*)(Anonyme2)

2-3-Les ectendomycorhizes

Elles ressemblent aux ectomycorhizes et aux mycorhizes arbutoïdes et monotropoïdes par la présence du manteau de Hartig. On les rencontre chez les conifères du genre *Pinus* et *Larix*. Ils sont formés par un petit groupe de champignons Ascomycètes (Yu *et al.*, 2001).

2-4-Les pseudomycorhizes à endophytes bruns cloisonnés

Elles sont formées par un mycélium cloisonné stérile (c'est-à-dire sans trace apparente d'organes sexués tels que les spores, les asques ou des basides) de couleur brune due à la présence de mélanine. Ce mycélium couvre la surface de la racine puis s'insinue entre les cellules corticales et enfin pénètre ces cellules à l'intérieur desquelles il se différencie en masse de petites sphères à paroi épaissie dont on ignore la fonction. Des études moléculaires récentes ont permis de déterminer que les champignons associés aux pseudomycorhizes appartenaient tous aux Ascomycètes et plus particulièrement aux genres *Phialophora*, *Phialocephala*, *Sphaerosporella*, *Chloridium* et *Leptodontidium* (Garbaye, 2013).

3- Processus de colonisation mycorhizienne

Le processus débute par la germination et le développement des propagules (spores et hyphes) du champignon vivant à proximité de l'hôte.

Il existe deux modes de colonisation i) la colonisation primaire qui dérive usuellement des spores existantes dans le sol qui développent des hyphes mycéliens, suivi d'une stimulation des tubes germinatifs au contact des racines de l'hôte et ii) la colonisation secondaire qui est due aux hyphes étalés le long et entre les racines, issus de la prolifération et la ramification des racines mycorhizées préexistantes (Marks et Foster, 1973).

3-1- La colonisation par les champignons ectomycorhiziens

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

3-2- Processus de colonisation par les champignons mycorhiziens à arbuscules

Chez les AM, il n'y a pas de spécificité entre la plante-hôte et le partenaire fongique (Mosse *et al.*, 1981). Un champignon endomycorhizien peut s'associer à plusieurs plantes et une même plante peut être infectée par plusieurs espèces d'AM. Le cycle de développement des AM peut être divisé en 5 grandes étapes. Lorsque les spores, qui constituent les formes de conservation du champignon, sont dans des conditions de température et d'hygrométrie satisfaisantes, elles peuvent germer en absence d'une plante hôte (Smith et Read, 1997). La croissance du tube germinatif du champignon en absence de la plante-hôte, ou croissance asymbiotique, est limitée dans le temps (1 à 3 semaines selon les espèces d'AM) et elle est caractérisée par une faible utilisation des réserves du champignon (Bécard et Piché, 1989). En absence de la plante-hôte, la croissance s'arrête et des septa se mettent en place à partir des apex cellulaires (Mosse, 1988). Cette septation s'accompagne d'une vacuolisation intense et d'une rétraction du cytosol, des noyaux et des mitochondries vers la spore (Logi *et al.*, 1998).

Le champignon détecte la présence d'une racine hôte grâce à des molécules présentes dans les exsudats racinaires (Buée *et al.*, 2000). Les hyphes les plus proches des racines se ramifient de façon plus intense pour former un "branching", qui présente une finalité d'augmenter les probabilités de contact entre les hyphes du champignon et les racines hôtes (Nagahashi et Douds, 2000). Ce processus, qui marque le passage du champignon à une phase de développement pré-symbiotique, est caractérisé par une prolifération cellulaire accrue et une utilisation des réserves principalement lipidiques du champignon (Bécard *et al.*, 2004), constituant une véritable "biotrophie sporale".

Une fois le contact avec une cellule rhizodermique établi, le champignon forme un appressorium. De manière concomitante, un appareil de pré-pénétration, constitué essentiellement par des microtubules, des filaments d'actines et du réticulum endoplasmique, est mis en place dans la cellule rhizodermique ciblée par le champignon. Celui-ci provoque ensuite une invagination de la paroi et de la membrane plasmique de la cellule rhizodermique.

Le champignon se développe alors à l'intérieur d'une sorte de conduit entouré par l'appareil de pré-pénétration (Genre *et al.*, 2005). Il est important de noter que le champignon se développe de manière apoplastique. La croissance du mycélium intraracinaire se poursuit de façon essentiellement intercellulaire jusqu'aux cellules corticales à l'intérieur desquelles le champignon va former des structures très ramifiées appelées arbuscules. Le développement de l'arbuscule se déroule dans un compartiment résultant de l'invagination de la membrane

hôte appelée membrane périarbusculaire (Bonfante-Fasolo et Perotto, 1995) ou symbiosome (Parniske, 2000). Le symbiosome représente un nouveau compartiment, caractérisé par une grande surface d'échange entre les deux partenaires symbiotiques et comportant de nombreux transporteurs. L'arbuscule est donc défini comme un lieu d'échange privilégié entre la plante et le champignon. La mise en place d'un arbuscule s'accompagne de profonds réarrangements dans les cellules corticales (Genre et Bonfante, 1998 ; Fester *et al.*, 2001). Les arbuscules ne sont pas des structures permanentes, leur développement se fait de manière asynchrone et la durée de vie d'un arbuscule est contrôlée par la cellule végétale selon des mécanismes mal connus (Fester *et al.*, 2007 ; Walter *et al.*, 2007). Le développement du mycélium intraracinaire permet la croissance simultanée, dans le sol, du mycélium extraracinaire et finalement la sporulation.

3-2-1-Potentiel mycorhizogène du sol

Les propagules mycorhiziennes constituent la forme de dissémination des AM dans le sol. Ces entités peuvent être rencontrées soit sous forme de spores, de sporocarpes, de racines mycorhizées des plantes-hôtes ou de mycélium. Ces propagules représentent un potentiel qui s'exprimera ou non en fonction des conditions édaphiques (Strullu, 1991). Dès que les conditions deviennent favorables (température et humidité), les spores germent et infectent les racines des plantes-hôtes (Koske et Gemma, 1997; Guadarrama et Alvarez-Sanchez, 1999). Les méthodes d'évaluation des propagules indigènes des AM sont multiples et présentent aussi bien des avantages que des inconvénients. Le comptage direct des spores par gramme de sol (Gerdman et Nicolson, 1963) est une méthode simple mais reste incomplète puisque la sporulation peut dépendre de l'AM, de la plante-hôte, des caractéristiques du sol et des conditions climatiques (Sieverding, 1991).

L'évaluation du mycélium extraracinaire, la détermination du taux d'infection racinaire ou l'évaluation du Potentiel Mycorhizogène de l'Inoculum (PIM) sont toutes des méthodes quantitatives intéressantes, présentant cependant l'inconvénient de renseigner uniquement sur des valeurs relatives du pourcentage d'infection racinaire. La méthode ayant le moins d'inconvénients et permettant de quantifier toutes les propagules infectieuses des AM est celle du nombre le plus probable (MPN) (Sieverding, 1991) appliquée en microbiologie pour l'estimation des microorganismes. Cette méthode renseigne sur le nombre de propagules par volume ou poids du sol avec un intervalle de confiance.

4- Rôles des mycorhizes

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 Fagacées, les Pinacées et les Salicacées (Smith et Read, 2008).

Indépendamment du type de mycorhize diverses caractéristiques et fonction sont modifiées suite à la mycorhization : l'absorption de l'eau et des sels minéraux, les activités hormonales, l'agrégation des sols, la protection contre les organismes pathogènes.

4-1-Amélioration de la nutrition hydrique et minérale

Le rôle des mycorhizes dans l'amélioration de la nutrition minérale des plantes en générale est établi, aussi bien pour les endomycorhizes que pour les ectomycorhizes (Mosse, 1959 ; Daft et Nicolson, 1966 ; Read *et al.*, 1983) notamment dans l'absorption des éléments peu mobiles. L'absorption du phosphore est améliorée grâce aux endomycorhizes (Bolan, 1991 ; Smith et Read, 1997) alors que les ectomycorhizes améliorent beaucoup plus l'absorption de l'azote (Fortin *et al.*, 2008). Les plantes pourvues de mycorhizes arbusculaires résistent plus longtemps à la sécheresse que celles qui en sont dépourvues. Les ectomycorhizes elles protègent les racines du dessèchement notamment les champignons *Cenococcum geophilum* (Drenou *et al.*, 2006). Cette efficacité accrue dans l'absorption de l'eau et des éléments nutritifs du sol vient d'abord de l'augmentation de la surface de contact entre le mycélium fongique et la solution du sol. Les hyphes extra radiculaires fines des champignons pénètrent dans une large région du sol et exploitent plus efficacement le sol que les racines des plantes (Davies *et al.*, 1992). Ces hyphes peuvent aussi acquérir d'autre minéraux peu mobiles dans le sol comme le soufre, le calcium, le magnésium le zinc et le cuivre.

4-2-Activité hormonale

La concentration des phytohormones comme la cytokinine, la gibbérelline, l'éthylène, l'acide abscissique, l'auxine et l'acide jasminique peuvent varier dans la plante selon la présence ou non du champignon mycorhizien (Hausse *et al.*, 2005). Chez les ectomycorhizes les régulateurs de croissance comme les auxines jouent un rôle dans la transformation morphologique des racines. Les nouvelles ramifications sont proportionnelles aux quantités d'auxines que le champignon libère dans les tissus racinaires. Ces ramifications pourraient favoriser le transfert des sucres de la racine vers les champignons. L'action globale des

hormones produites par le champignon mycorhizien affecte le port général de la plante à savoir la croissance des parties aériennes et souvent celle des racines (Fortin *et al.*, 2008).

4-3- Protection contre les organismes pathogènes

Il a été prouvé expérimentalement que les plantes inoculées avec des champignons mycorhiziens à arbuscules sont plus résistants aux attaques de champignons pathogènes (Fitter, 1991 ; Schtiepp *et al.*, 1987). Zak (1964) et Marx (1973) 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 subérisées. 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, 1973). 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 (Stenström *et al.*, 1997) :

- Les champignons mycorhiziens peuvent produire des substances antibiotiques. Ces observations ont essentiellement été effectuées en culture pure ou sur des carpophores. Marx (1973) 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

decomposés phénoliques dans les tissus végétaux en réponse à la présence du symbiote (Sylvia et Sinclair, 1983b). 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.

A l'échelle rhizosphérique, dans l'espace entourant la mycorhize, les microorganismes sont confrontés à la compétition et à l'antagonisme. Dans cet environnement, les propagules des champignons pathogènes ne prolifèrent pas et leur nombre reste toujours relativement faible. Le second mécanisme permettant aux plantes mycorhizées de mieux résister aux maladies est lié à des modifications des activités physiologiques dans la racine. Les plantes agressées par un agent pathogène réagissent en produisant des substances antibiotiques contre ces organismes (Fortin *et al.*, 2008).

4-4- Agrégation des sols

Par leur propriété d'excréter une glycoprotéine nommée la glomaline les champignons mycorhiziens, qui peuvent en produire des quantités importantes, jouent un rôle dans la stabilité du sol. La glomaline agit comme une colle qui assemble les particules les plus fines du sol pour en faire des agrégats. Ces derniers ont un rôle fondamental dans la fertilité des sols en retenant l'eau et les éléments minéraux et en favorisant l'aération (Fortin *et al.*, 2008).

4-5- Tolérance aux sols calcaires

Il existe des plantes calcicoles, des plantes symbiocalcicoles et des plantes non tolérantes quelles que soient les symbiotes associés (Lapeyrie, 1987). Les champignons mycorhiziens permettent à ces plantes symbiocalcicoles de résister aux fortes teneurs en carbonates de calcium du sol. C'est ainsi que la présence de mycorhizes permet à l'épicéa et au pin noir et à certaines espèces d'Eucalyptus de pousser en sol calcaire (Lapeyrie et Chilvers, 1985). Le calcaire perturbe le métabolisme azoté de la plante hôte. Grâce à la nitrate réductase fongique les nitrates des sols calcaires sont réduits. Le champignon mycorhizogène, grâce à ses protéases, permet également à la plante l'accès au pool d'azote organique. L'ion Ca^{++} n'est pas toxique pour le champignon. Il est rejeté à l'extérieur des cellules et précipite sous forme d'oxalate de calcium. L'acide oxalique contribue à la mobilisation des éléments minéraux en particulier le phosphore qui se trouve immobilisé dans les sols calcaires sous forme de phosphate de calcium. Ce phosphore se rajoute au phosphore issu des phosphates organiques hydrolysés par les phosphatases acides fongiques, ce qui augmente le pool de phosphore soluble assimilable.

4-6- 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 mycorhizosphérique soumis à l'activité de la mycorhize *sensu stricto* et le compartiment hyphosphérique soumis à l'activité du mycelium 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 et 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 (Meharg, 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.

5- La double symbiose mycorhizienne

Certaines espèces peuvent contracter les deux types de mycorhizes les ectomycorhizes et les mycorhizes arbusculaires sur le même système racinaire. Ceci a été rapporté par plusieurs auteurs chez certaines genres notamment chez le genre *Salix* (Dhillion, 1994 et Vander Heijden, 2000), chez le genre *Populus* (Lodge, 1986 ; Lodge et Wentworth, 1990) et parfois chez les Gymnospermes et certaines Ptéridophytes (Newman et Reddell, 1987; Trappe, 1987; Brundrett et Abbott, 1991). Différents facteurs influencent la colonisation des racines des espèces à double symbiose par les ECM et les AM comme : l'âge de l'arbre (Dominik 1958, Gardner et Malajczuk 1988; Paul et Clark 1996; Van der Heijden et Vosatka 1999; Chen *et al.*, 2000; Gonçalves et Martins-Loução 1996), le potentiel d'inoculum fongique (Van der Heijden et Vosatka,

1999), l'accumulation de litière (Conn et Dighton 2000), la disponibilité de l'azote et du phosphore (Baum et Makeschin 2000) et l'humidité du sol (Truszkowska 1953, Lodge 1989, Neville *et al.*, 2002; Gehring *et al.* 2006) .

Dans certains cas, une colonisation mycorhizienne par les AM a été signalée chez des jeunes individus d'espèces formant habituellement des ectomycorrhizas, par exemple *Eucalyptus*, *Pseudotsuga* et *Tsuga* (Lapeyrie et Chilvers, 1985 ;Cazares et Smith, 1995 ;Chen *et al.*, 2000). Jusqu'aux travaux de Adjoud et Halli (2000) cette double symbiose a été décrite comme une succession dans la dynamique de colonisation liée à l'âge des plantes ou aux conditions du milieu. Dans ce cas, la colonisation endomycorhizienne a été rapportée sur les jeunes individus mais elle est rapidement remplacée par la colonisation ectomycorhizienne chez certaines espèces entre autre *Alnus glutinosa*, (Beddiar 1984) ;*Eucalyptus dumosa*,(Lapeyrie et Chilvers, 1985, Chilvers *et al.*, 1987) ;*Helianthemum spp.* (Read *et al.*, 1977) ; *Populus euroamericana*,(Dominik, 1958). Dominik (1958), Chilvers *et al.* (1987) et Lodge (1985) ont suggéré que de tels remplacements pourraient être dû au fait que les champignons ectomycorhiziens empêcheraient la colonisation des racines nouvellement formées par les champignons endomycorhiziens. Alternativement, ces remplacements temporels des endomycorhizes par les champignons ectomycorhiziens pourraient résulter des changements de la physiologie de l'hôte (Dighton et Mason, 1985), ou des changements dans la microflore du sol et de l'environnement (Deacon *et al.*, 1983 :Last *et al.*, 1983 ; 1987 ;Mason *et al.*, 1983). Par contre, Adjoud et Halli(2000) ont montré que certaines conditions de l'environnement contribuent à la persistance des endomycorhizes chez des *Eucalyptus* âgés.

CHAPITRE II

Matériels et méthodes

Matériels et méthodes

1- Présentation des stations d'étude

Les prélèvements ont été réalisés dans trois stations différentes. Pour *Taxus baccata* nous avons échantillonné à Tikjda et dans la forêt d'Akfadou au niveau de la fontaine des ifs. Pour *Populus nigra* l'échantillonnage a été réalisé à Ait zikki dans la commune de Bouzguene.

1-1-station de Tikjda

Elle est située dans le parc national de Djurdjura en Kabylie sur le versant sud. Elle fait partie de la commune d'El Asnam, wilaya de Bouira, à 32 kilomètres à l'est du chef-lieu de wilaya, à 1 478 mètres d'altitude, de coordonnées géographiques 36° 15' 53" Nord 4° 04' 26" Est (Fig.6).La végétation de cette forêt est caractérisée par la présence du cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* localisé en haute altitude soit en peuplement soit en formation mixte avec le chêne vert *Quercus ilex*. La végétation qui accompagne *Taxus baccata* est constituée du cyclamen d'Afrique *Cyclamen africanum*, du petit houx *Ruscus aculeatus*, du genévrier commun *Juniperus communis*, le grand houx *Ilex aquifolium*, du laurier des bois *Daphne laureola* et de la pensée sauvage *Vicia tricolor*. Le Climat est humide à variante per humide frais (Meddour, 2010).

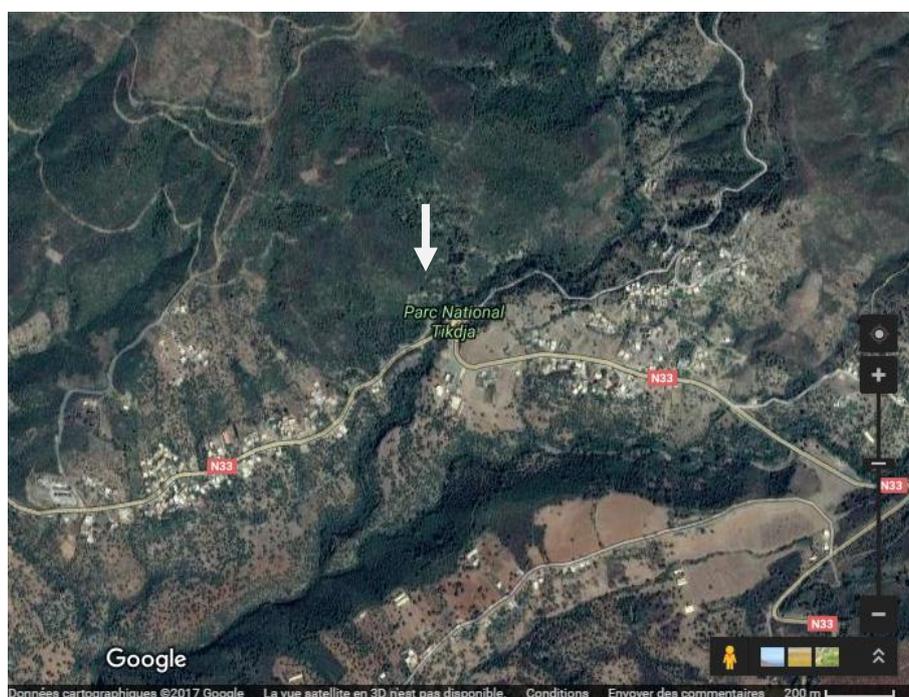


Fig.6 : Situation géographique de la station de Tikjda (Google maps, 2016)

1-2-Station de la fontaine des ifs dans la forêt de l'Akfadou

Elle est située dans la forêt de l'Akfadou. Elle est de coordonnées géographiques $36^{\circ}40'0.02''$ nord et $4^{\circ}34'59.99''$ sud (Fig.7). La station d'étude est localisée à une altitude de 1100m à 1200m. C'est une forêt à prédominance de Chêne zéen (*Quercus canariensis Willd.*) et suivi par le Chêne afarès (*Q. afares Pomel*) et en fin le Chêne liège (*Quercus suber L.*). Des cours d'eau traversent la forêt. Le cortège floristique de l'if est constitué du Houx (*Ilex aquifolium*) et des arbres de merisiers (*Cerasus avium L.*). Le relief est assez accidenté (pentes de 15 % à 45%).

Le climat dans la forêt de l'Akfadou est de type humide à variante tempérée (Messaoudène, 1989).



Fig.7: Situation géographique de la forêt d'Akfadou

1-3-Station d'Ait zikki

Le site est situé dans une forêt de la commune d'Ait zikki (daïra de Bouzeguene) à une altitude de 1144 m. Cette commune est située au sud-est de la wilaya de Tizi ouzou. Ses coordonnées géographiques sont : 36° 33' 54'' Nord et 4°30' 19'' Est (Fig.8). La végétation qui accompagne les arbres de *Populus nigra* est constituée de chêne vert (*Quercus ilex* L.), le frêne (*Fraxinus angustifolia*) avec une strate arbustive constituée de merisier (*Prunus avium*), l'orme (*Ulmus communis*), le genêt (*Calycotome spinosa*), le dyss (*Ampelodesma mauritanica*) et la ronce (*Rubus fruticosus*). Au niveau de ce site se trouve un cours d'eau alimenté par la fonte des neiges.



Fig. 8 : Situation géographique de la station d'Ait zikki

2-Matériel végétal

La récolte des échantillons de racines a été réalisée autour de quatre arbres de *Taxus baccata* et de *Populus nigra* qui sont situés à des distances variables les uns des autres. Les arbres sont désignés par des numéros de 1 à 4.

3-Période et méthode de prélèvement

La récolte des échantillons a été réalisée en décembre 2012 et mai 2013 au niveau de la station de Tikjda et le mois d'avril 2013 et en mars 2015 au niveau de la fontaine des ifs de l'Akfadou. Pour *Populus nigra* la récolte des échantillons a été réalisée le mois d'avril 2012 et en Mars 2015. Dans un premier temps nous avons éliminé la litière tout au tour des arbres, puis nous avons creusé à une profondeur de 10 à 20 cm. Nous avons ensuite suivi les grosses racines jusqu'à trouver les plus fines et ceci sur une distance de 1 à 1.5 mètre du tronc. Quatre mottes de sol contenant les racines fines sont prélevées autour de chaque arbre. Chaque échantillon prélevé est mis dans un sachet en plastique étiqueté portant le numéro de l'arbre et la date de prélèvement. Une fois au laboratoire les sachets sont conservés au réfrigérateur.

4- Inventaire des mycorhizes

4-1-Inventaire et description des ectomycorhizes

Pour l'observation des ectomycorhizes les racines contenues dans les mottes de terre sont lavées délicatement pour les séparer des particules de sol. Les racines ainsi obtenues sont mises dans une boîte de pétri contenant de l'eau puis observées à la loupe binoculaire sans aucune coloration préalable. Une description morphologique est réalisée et les ectomycorhizes sont classées selon plusieurs critères : le type de distribution (ou la forme), la taille, la couleur, la présence ou l'absence du mycélium extramatriciel, et la présence ou non de cordons et de rhizomorphes (Agerer, 2001). Les différents morphotypes sont ensuite classés en trois catégories selon le type d'exploration (Agerer, 2001) :

- Les mycorhizes de type contact (TC) : elles sont lisses ne présentant ni cordons ni rhizomorphes ;
- les mycorhizes de type courte distance (TCD) : présentant un réseau extramatriciel plus ou moins abondant mais sans cordon et sans rhizomorphes ;
- les mycorhizes de type moyenne et longue distance (TMLD) : présentant des cordons et des rhizomorphes.

Les différents morphotypes décrits sont séparés et conservés dans du fixateur(FPA) pour une description anatomique. Cette dernière consiste à réaliser des coupes anatomiques à main levée pour chaque morphotype. Ces coupes sont colorées au bleu de lactophénol, puis elles sont montées entre lames et lamelle. Le montage se fait dans une goutte de glycérine puis observées au microscope optique. Cette étude permet de décrire la structure du manteau fongique(Annexe2), l'aspect du réseau de Hartig et la présence ou l'absence de tanins.

4-2- Description des endomycorhizes

Pour observer les structures endomycorhiziennes un traitement préalable des racines est réalisé selon la technique de Phillips et Hayman (1970). Elles sont éclaircies à la potasse à 10% et chauffées au bain marie durant 30 min. Les racines sont ensuite rincées et neutralisées dans un bain d'acide lactique pendant 5 min. les racines sont ensuite mises dans du bleu de Trypon et chauffées au bain marie pendant 15 min. Les racines sont rincées puis conservées dans le lactoglycerol. Des fragments de racines ainsi colorées sont montés entre lame et lamelle puis observées au microscope optique aux grossissements 100 et 400.

5- Analyses physico-chimique des sols

Le sol prélevé autour des arbres est soumis à une analyse physico-chimique. Les analyses ont été réalisées au niveau du laboratoire du département de pédologie à l'Ecole Nationale des Sciences Agronomiques (ENSA) d'Alger. Les paramètres analysés sont : le pH eau, le phosphore selon la méthode Olsen, l'azote total par la méthode de Kjeldahl, de la matière organique selon la technique d'Anne, le calcaire total par la méthode Drouineau et la texture par analyse granulométrique (Duchauffour, 1970). Les résultats obtenus sont interprétés selon les normes de Calvet et Villeman (1986) (Annexe 1).

6- Estimation de la colonisation mycorhizienne

La méthode que nous avons choisie pour l'estimation de la colonisation mycorhizienne est celle préconisée par Giovannetti et Mosse(1980). Cette méthode est appelée "grid-line intersect method"(Annexe 3). Le comptage est réalisé de la manière suivante : plusieurs fragments des racines sont réparties au hasard dans une boîte de pétri quadrillée. A l'aide d'une loupe binoculaire, nous avons d'une part compté toutes les intersections des racines mycorhizées et d'autre part, toutes les racines non mycorhizées. La formule de calcul adoptée est la suivante :

$TDE = NIE / NTI \times 100$ avec :

TDE : taux des racines mycorhizées intersectées avec le tracé de la boîte de pétri, exprimé en pourcentage (longueur de racines mycorhizées) ;

NIE : nombre d'intersections des racines mycorhizées avec le tracé de la boîte de pétri ;

NTI : nombre total d'intersections des racines mycorhizées et non mycorhizées avec le tracé de la boîte de pétri.

Le comptage est effectué neuf fois afin de minimiser les risques d'erreur. Nous avons ensuite calculé la moyenne pour chaque arbre. Les valeurs sont exprimées en pourcentage de longueur de racines mycorhizées. Pour le comptage des endomycorhizes tous les éléments fongiques (arbuscules, vésicules, pelotons et hyphes) observés dans les fragments de racines sont pris en considération. Les résultats de l'estimation de colonisation mycorhizienne sont soumis à une analyse de la variance (au seuil $P=0,05$) complétée par le test de comparaison multiple de moyenne de Newman et Keuls à l'aide du logiciel Biostat9.

Pour les ectomycorhizes nous avons, en plus du calcul du taux d'ectomycorhize par la méthode citée ci-dessus, estimé la richesse morphotypique en ECM. Celle-ci est définie comme étant le nombre de morphotype ectomycorhizien observé par individu.

7-Estimation qualitative et quantitative des spores endomycorhiziennes

L'isolement, la pré-identification et l'estimation des spores endomycorhiziennes a été effectuée pour les sols prélevés autour des arbres de *T.baccata*(à Tikjda de 2013 et à la fontaine des ifs de 2013 et 2015) la même analyse a été réalisée pour le sol prélevé autour de *P.nigra*(Ait zikki en 2015).

7-1-extraction des spores

La technique adoptée pour l'extraction des spores des AM est celle de Gerdmann et Nicolson (1963) (Annexe 4):

-Tamisage du sol

A 50g de chaque échantillon de sol 100ml d'eau sont ajoutés. Les suspensions obtenues sont homogénéisées par agitation pendant 1 heure. Le mélange est laissé au repos pendant 1 mn. Ensuite, les mélanges sont versés à travers une série de tamis de mailles 630µm, 315µm, 200µm, 125µm, 63µm, disposés respectivement l'un au-dessus de l'autre. Les suspensions

des 6 tamis sont récupérées et transférées dans des tubes à essais. Cette opération est répétée trois fois pour chaque sol.

-Centrifugation

6ml du contenu des tubes à essais sont versés dans les tubes à centrifugation puis amenés à 10ml avec une solution de saccharose à 20%. La suspension ainsi obtenue est centrifugée à 2000 tours/mn pendant 10 mn.

-Récupération des spores

À l'aide d'une seringue, les spores des différentes fractions sont récupérées dans l'interface entre l'eau sucrée et l'eau pure. Les spores récupérées sont lavées à l'eau distillée et conservées dans le PolyVinyl-Lacto-Glycerine (PVLG).

7-2- Description morpho-anatomique des spores

Les spores isolées sont triées sous stéréomicroscope selon certains critères de Brundrett *et al.*, (1994): la forme de la spore, la taille de la spore, la couleur de la spore et l'ornementation et le nombre de couche de la paroi sporale. Les observations se font aux grossissements (400×) et (1000 x) (Annexe 3).

La détermination morphotypique du genre a été réalisée en se basant sur les classifications décrites par Schenck et Pérez (1987), Hall (1984) ainsi que Morton et Benny (1990). Les descriptions fournies sur les sites internet de l'INVAM (<http://invam.caf.wvu.edu/fungi/taxonomy/speciesID.htm>) ont servi de référence pour l'identification. Afin de déterminer la couleur des spores nous nous sommes basés sur une formule exprimée en pourcentage de Cyan (bleu), Magenta (rouge), Jaune (Jaune) et Black (noir) suivant un code couleur défini dans INVAM (Annexe 5). Les caractères morphologiques des spores ont été comparés avec ceux des spécimens-types et des souches de référence. L'identification des différents morphotypes n'a pu être menée au-delà du genre pour toutes les spores.

7-3-Comptage des spores

Les spores isolées sont versées dans une boîte de Pétri. Ensuite le comptage est réalisé sous la loupe. L'abondance relative de chaque genre est calculée comme étant le nombre de spores de ce genre divisé par le nombre total. La richesse morphotypique (le nombre de morphotypes) et la richesse sporale (nombre de spores) ont été également déterminées pour chaque sol.

Chapitre III

La symbiose mycorhizienne chez
Taxus baccata L.

1- Introduction

Les endomycorhizes des Gymnospermes sont connues depuis les observations de Janse (1897), de Gallaud (1905) et Prat (1926). Les travaux sur le genre *Taxus* ont été repris grâce aux techniques modernes, et plusieurs articles ont déjà été publiés (Strullu 1978, Strullu et Gourret, 1979). Il a été démontré que le champignon endomycorhizien impliqué appartient à la famille des Endogonacées. Les études relativement peu nombreuses sur le statut mycorhizien de *T. baccata* indiquent que l'espèce contracte exclusivement des endomycorhizes de type arusculaire ((Prat, 1926 ; Boullard, 1968 ; Hariey, 1969 ; Strullu, 1978 ; Wubet, 2003 ; Garbaye, 2013). Jusqu'à présent aucune ectomycorhization n'a été signalée chez *T.baccata*. Les travaux sur le statut mycorhizien de *T.baccata* dans la région de la Kabylie est inexistante. Notre travail est le premier à s'intéressé au statut mycorhizien de cette espèce.

2- Présentation de l'espèce

L'if commun est une espèce originaire de l'hémisphère nord. Il est présent en Europe centrale et occidentale. Il s'étend au nord jusqu'en Suède et en Pologne, au sud jusqu'en Espagne et au Portugal (Fig. 8). En Algérie, l'if commun se localise au niveau des zones humides de plaines et dorures côtières. On le retrouve au niveau des forêts montagnardes sur sol calcaire et siliceux, souvent localisé dans les ravins humides, en sous bois, de 500 à 2500 m d'altitude dans les régions des Babors, Akfadou, Djurdjura et l'atlas Blidéen (Maire, 1952) (Fig.9).

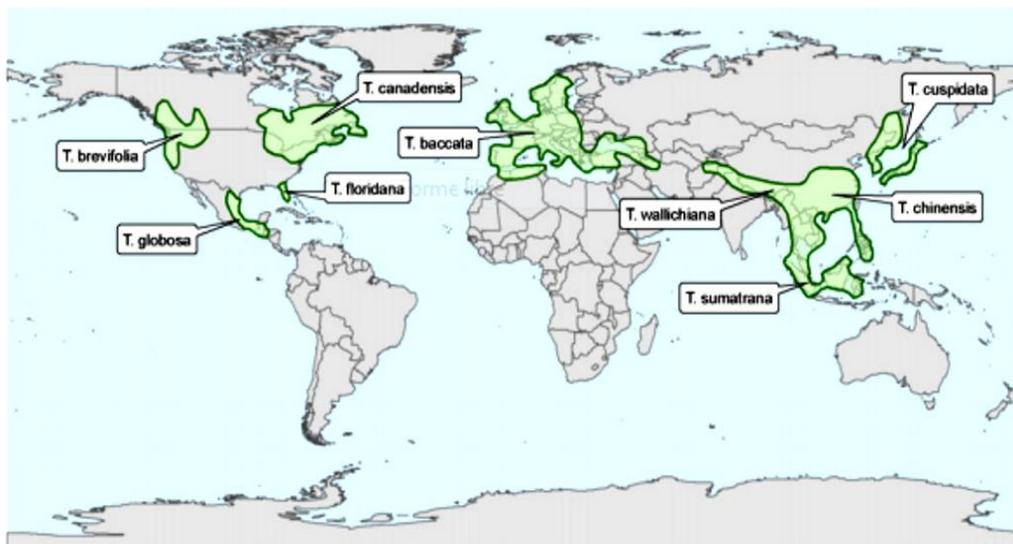


Fig.8 : Répartition de *Taxus* dans le monde (La Fédération des producteurs de bois du Québec (Centre d'expertise sur les produits agroforestiers, Août 2006).

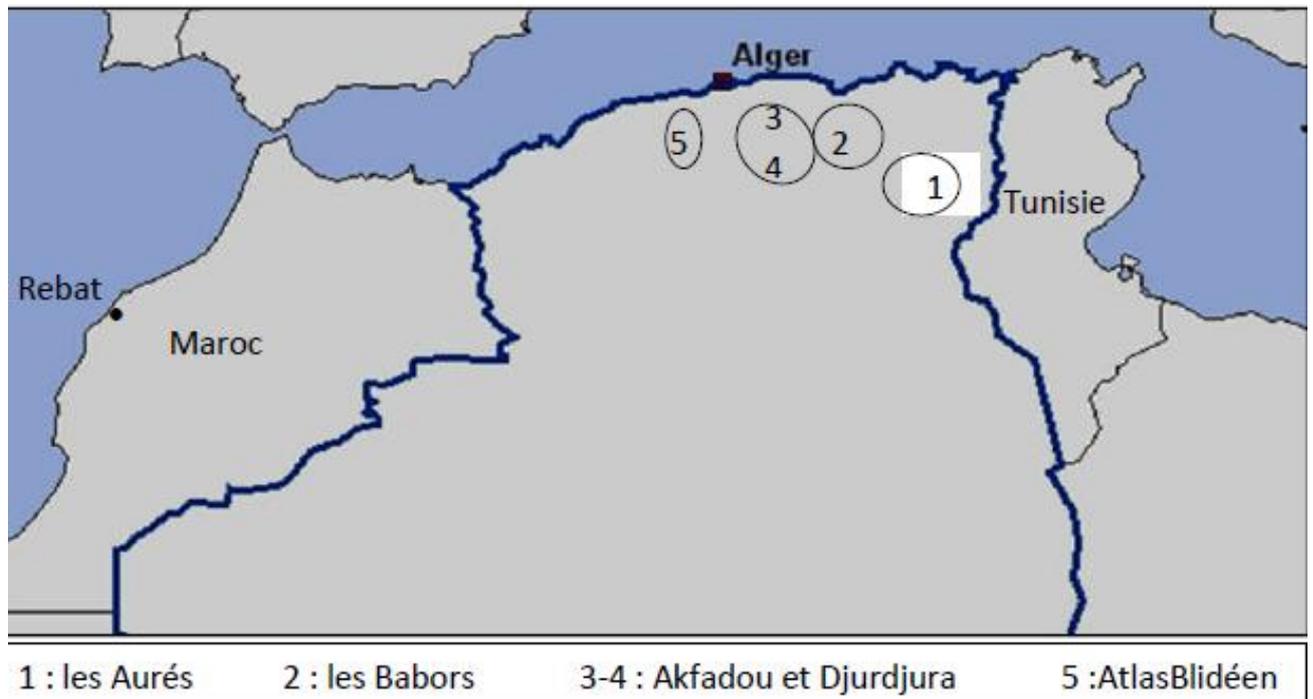


Fig.9: carte de la répartition de *Taxus baccata* en Algérie (Hamidouche *et al.*, 2014)

L'if a une très grande longévité (nombreux individus millénaires). Sa croissance est lente. Il apprécie l'ombre. Son cycle de développement nécessite un sous bois pour assurer sa régénération. Il apprécie une humidité atmosphérique importante et les hivers doux. C'est une espèce pionnière dans des milieux dégradés, les sols caillouteux et il a une très large amplitude dans tous types de hêtraies et chênaies acidophiles.

Bien que l'if soit un conifère, il ne produit pas de cônes. C'est une espèce dioïque (Martin et Thiebault, 2010) dépassant rarement les 15m de haut mais pouvant, dans certaines conditions, atteindre les 25 m à 30m de hauteur et 1m de diamètre. Il est souvent à troncs multiples, mais devient plus arbustif lorsqu'il n'est pas en sous-bois (Moret et Richoz, 2000 ; Rameau *et al.*, 1993 ; Tomas et Polwart 2003). Son tronc est cannelé à écorce brun rougeâtre . Les feuilles sont sous forme d'aiguille, spiralées à répartition irrégulière sur deux rangés linéaires sans canaux de résine, persistantes de 5 à 10 ans, aplaties, souples, vert sombre brillant sur la face supérieure, vert jaune mat sur la face inférieure. (Hattmer, 1994) (Fig.10).

Les racines de l'if se développent à partir d'un puissant pivot primaire, qui se ramifie et se transforme en système fasciculé. La combinaison d'un bon ancrage en profondeur et d'un large enracinement superficiel permettent à l'if de coloniser et de stabiliser les terrains les plus raides. Les fleurs mâles et femelles sont dépourvues de corolle (Fig.11).

Les fleurs des pieds mâles produisent un pollen jaune au printemps. L'arbre fleurit de février à mai. Les fleurs femelles pollinisées par le vent donnent des arilles charnus et bien rouges contenant une graine (Fig. 12). Les oiseaux dispersent les graines.

La classification de *Taxus baccata* selon Rameau et al (1993) est comme suit :

Embranchement :	Spermaphytes
Sous embranchement :	Gymnospermes
Classe :	Taxopsides
Ordre :	Taxales
Famille :	Taxacées
Genre :	Taxus
Espèce :	<i>Taxus baccata</i> L.



Fig.10: Feuilles de l'if (Photo personnelle, 2013)

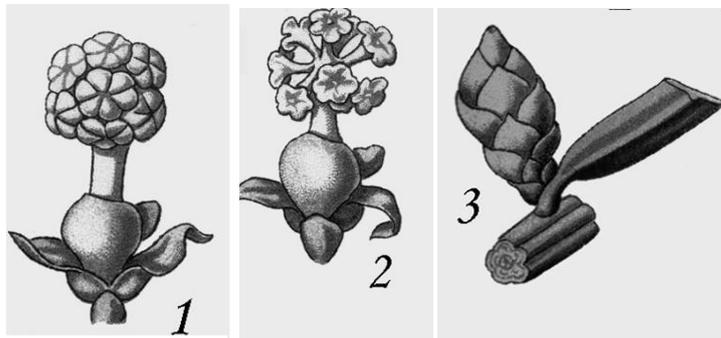


Fig.11: Illustration des différentes fleurs de *Taxus baccata* .1et 2 : fleurs femelles ; 3 : fleur mâle (Martin L et Thiebault S; 2010).



Fig.12 : Graine du fruit de *Taxus baccata* (photo personnelle,2013)

3- Résultats

3-1- Analyses physico-chimique des sols des stations d'étude

Les résultats de l'analyse pédologique des sols prélevés autour des arbres de *Taxus baccata* du site de Tikjda et celui de la fontaine des ifs de l'Akfadou révèle un sol à texture limoneuse, à pH neutre pauvre en azote et en phosphore pour les deux stations. Les deux sols sont bien pourvus en matière organique. Par contre le sol du site de Tikjda possède un faible taux de calcaire alors que celui de la fontaine des ifs est caractérisé par une absence totale de calcaire (Tableau 1).

Tableau1: Données physico-chimiques des sols des deux sites d'étude

	pH	CaCO ₃ T(%)	M.O%	P Olsen (ppm)	N T(%)	TEXTURE
Fontaine des Ifs	6,94	0	4,24	0.68	0,03	limoneuse
TIKJDA	7.11	08	3.20	2.36	0.112	limoneuse

4-2- La communauté mycorhizienne de *Taxus baccata* dans la station de Tikjda

Pour l'ensemble des arbres échantillonnés les deux formes de mycorhizes (ectomycorhize et endomycorhize) ont été observées.

4-2-1- Les ectomycorhizes :

Nous avons inventorié 9 morphotypes ectomycorhiziens dans les échantillons de l'hiver 2012 et six morphotypes dans l'échantillonnage du printemps 2013. Certains morphotypes se sont révélés communs aux deux périodes (les morphotypes 1, 2, 3, 5, et 6. Par contre les morphotypes 4, 7, 8 et 9 ont caractérisés la période du printemps alors que le morphotype 1 n'a été observé qu'en hiver.

Morphotype1 : la mycorhize est de couleur noire. Sa distribution est simple. Elle est lisse et ne présente ni cordons ni rhizomorphes. (Fig14).

La coupe transversale de cette mycorhize, montre un manteau peu épais de type plectenchymateux. Les cellules corticales présentent des tanins .Le réseau de Hartig s'étale sur trois couches de cellules corticales (Fig.15).

Morphotype 2: la mycorhize est de couleur marron, de distribution monopodiale avec un mycélium extramatriciel peu abondant .Elle présente des cordons et des rhizomorphes (Fig. 16).

La coupe transversale de cette mycorhize, montre un manteau très épais plectenchymateux d'où partent des hyphes extra matricielles très fines. Le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales (Fig. 17).

Morphotype 3 : la mycorhize est de couleur marron claire, elle présente une distribution simple avec un mycélium extra matriciel peu abondant .Elle présente des cordons et des rhizomorphes (Fig. 18).

La coupe transversale de cette mycorhize montre un manteau très épais plectenchymateux .Le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales (Fig. 19).

Morphotype 4 : la mycorhize est de couleur noire, elle présente une distribution monopodiale avec un mycélium extra matriciel peu abondant avec une différenciation en cordons et rhizomorphes (Fig. 20).

La coupe transversale de cette mycorhize montre un manteau épais pseudoparenchymateux. Le réseau de Hartig s'étale sur trois couches de cellules corticales. (Fig.21)

Morphotype 5 : la mycorhize est de couleur noire. Elle présente une distribution simple avec absence du mycélium extra matriciel .Elle présente des cordons et des rhizomorphes. (Fig.22)

La coupe transversale permet de distinguer un manteau épais pseudoparenchymateux, un réseau de Hartig sur une seule couche de cellules corticales avec une couche de tanins. (Fig.23)

Morphotype 6 : la mycorhize est de couleur noire, elle présente une distribution monopodiale recouverte d'un mycélium extra matriciel abondant (Fig.24).

En coupe transversale montre un manteau peu épais plectenchymateux. Le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales. Les cellules corticales présentent des tanins. (Fig.25)

Morphotype 7 : Elle est de couleur noire, elle présente une distribution simple avec un mycélium extra matriciel abondant et elle présente des cordons et des rhizomorphes. (Fig.26)

La coupe transversale permet de distinguer un manteau épais plectenchymateux et des cellules corticales présentent des tanins. Le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales. (Fig.27)

Morphotype 8 : la mycorhize est de couleur orange, elle présente une distribution simple avec un mycélium extra matriciel peu abondant avec présence de cordons et de rhizomorphes. (Fig.28)

La coupe transversale de cette mycorhize montre un manteau épais pseudoparenchymateux. Le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales. (Fig.29)

Morphotype 9 : la mycorhize est de couleur orange, elle présente une distribution racémeuse avec un mycélium extra matriciel abondant des cordons et des rhizomorphes. (Fig.30)

En coupe transversale, la mycorhize montre un manteau fin pseudoparenchymateux. Le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales. (Fig.31).

Morphotype10 :la mycorhize de couleur noire, présente une distribution racémeuse avec un mycélium extra matriciel abondant .Elle présente des cordons et des rhizomorphes. (Fig.37)

En coupe transversale, la mycorhize montre un manteau fin plectenchymateux. Les cellules corticales présentent des tanins .Le réseau de Hartig s'étale sur trois couches de cellules corticales. (Fig.38)

3-2-2-Les endomycorhizes :

Des mycorhizes à arbuscules de type *Arum* et de type *Paris* ont été observés dans les racines de tous les échantillons : des arbuscules (fig.33 et fig.34), des vésicules intracellulaires (fig.35), des spores intracellulaires (fig.32) et des hyphes intercellulaires de différents diamètres (fig.36). Certains hyphes présentent des ornements (fig.40)

Des champignons à hyphesbrunscloisonnées représentant des pseudomycorhizes (dark septate) ont été observés pour les échantillons du printemps (fig.39).

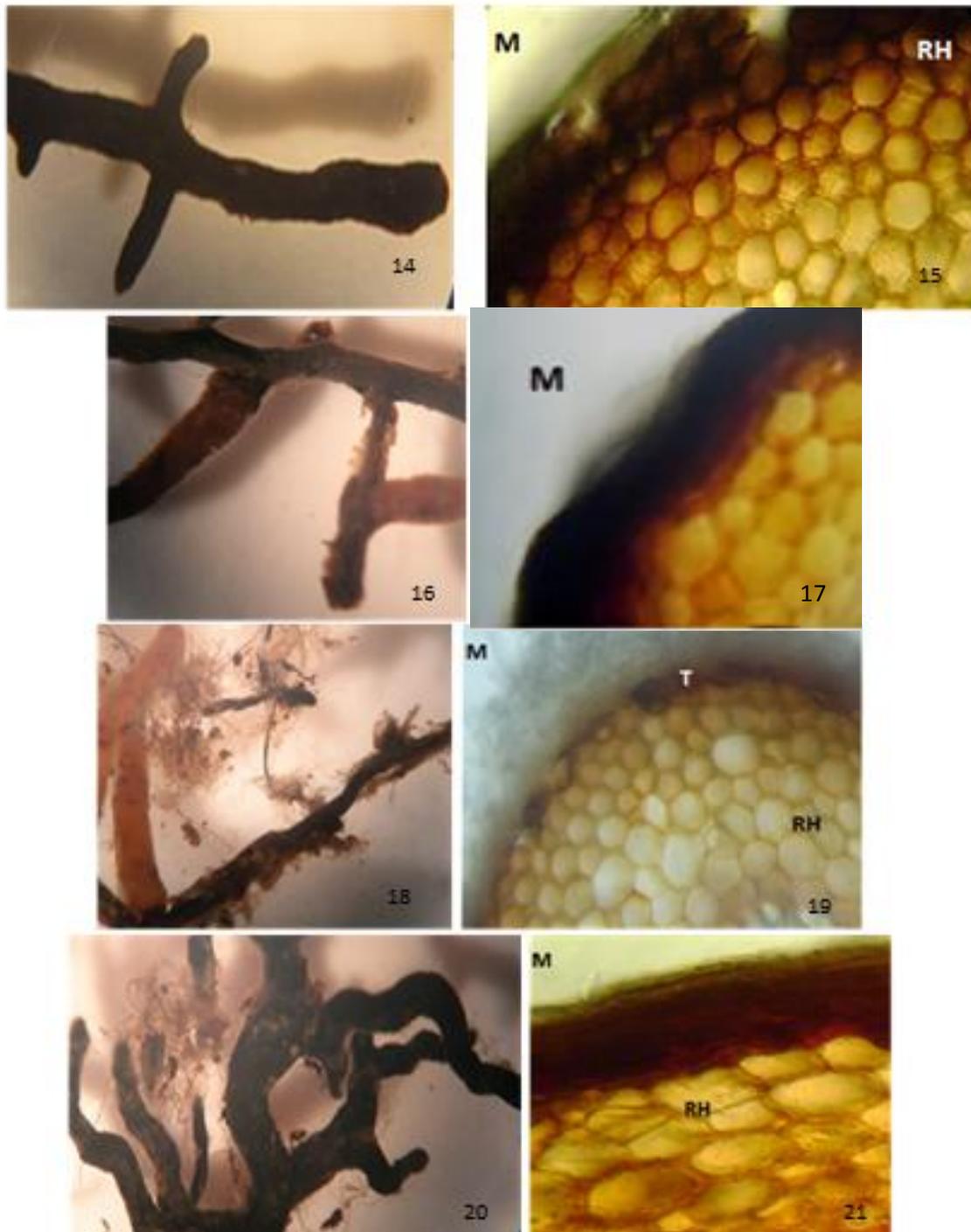


Fig.14-15 :morphotype1 ; Fig.14 : mycorhize noire, simple de type exploratoire TC(G×52). Fig.15 : manteau(M) plectenchymateux, un réseau de Hartig(RH) s'étalant sur trois couches de cellules et présence de tanins(T)(G×400).

Fig.16-17 : morphotype2 ; Fig.16 : mycorhize marron monopodiale de type exploratoire TCD(G×40). Fig.17 :manteau plectenchymateux et réseau de Hartig sur trois couches(G×400). **Fig.18-19 : morphotype 3** ; Fig.18 :mycorhize marron clair simple de type exploratoire TMLD(G×52). Fig.19 : manteau très épais plectenchymateux,réseau de Hartig sur deux couches(G×400). **Fig.20-21 : morphotype4** ; Fig.20 : mycorhize noire monopodiale de type exploratoire TMLD(G×52). Fig.21 : manteau épais pseudo-parenchymateux et le réseau de Hartig s'étale sur trois couches(G×400).

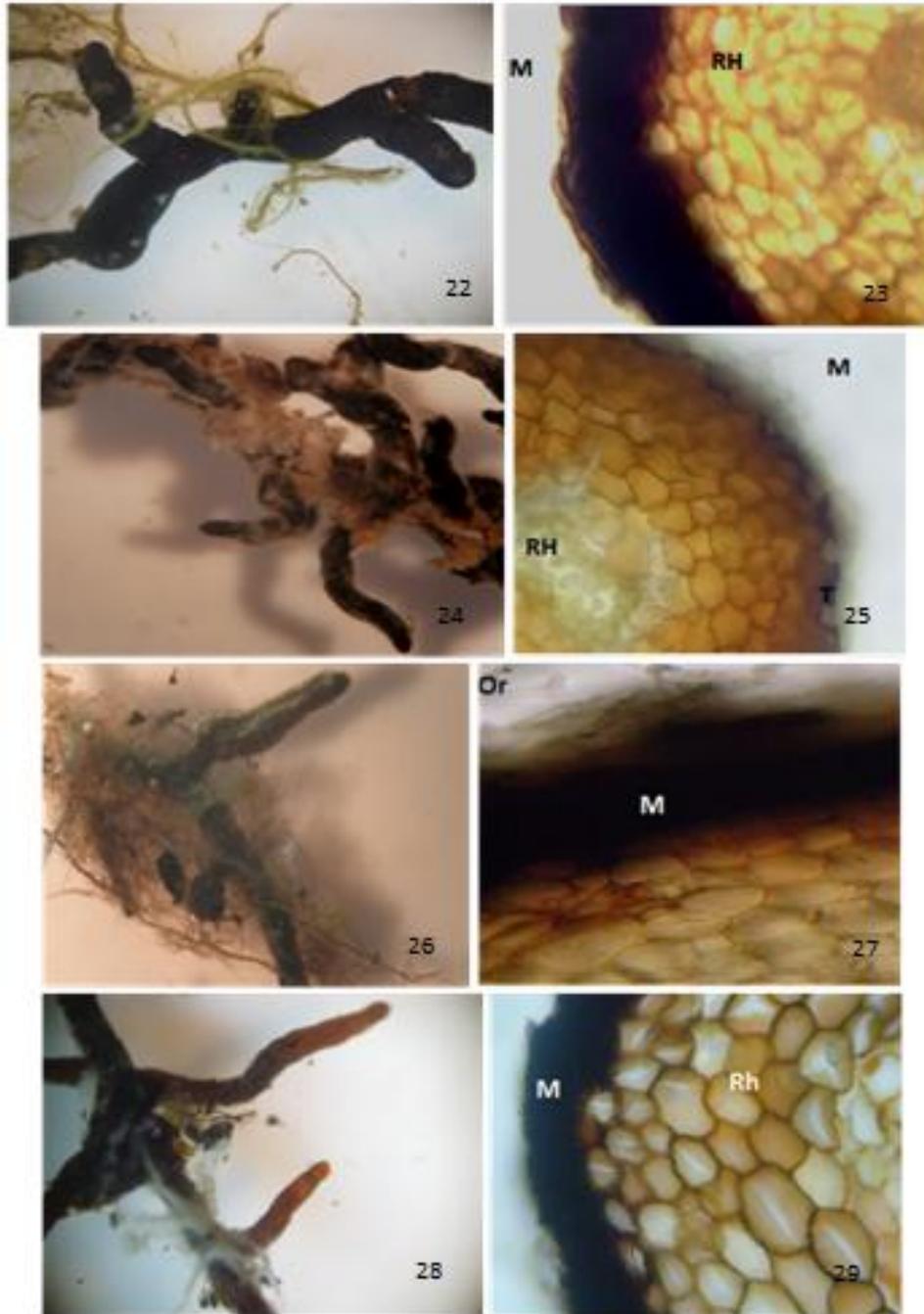


Fig.22-23:morphotype5 ;Fig.22 :mycorhize noire simple de typeexploratoire TMLD(G×52).Fig.23 :manteau pseudoparenchymateux , le réseau de Hartig s'étale sur une seule couche de cellules et présence de tanins(G×400). **Fig.24-25 :morphotype6** ; fig.24 : mycorhize noire monopodiale de typeexploratoire TCD(G×40). Fig.25 : manteau fin plectenchymateux, le réseau de Hartig sur deux couches de cellules et présence de tanins(G×400).**Fig.26-27:morphotype7** ; fig.26 : mycorhize noire simple de typeexploratoire TMLD(G×40). Fig.27 : manteau épais plectenchymateux, le réseau de Hartig sur deux couches de cellules et présence de tanins(G×400). **Fig.28-29 :morphotype8** ; fig.28 :mycorhize orange simple de type TMLD(G×52).Fig.29 :manteau pseudoparenchymateux, le réseau de Hartig s'étale sur deux couches(G×400).

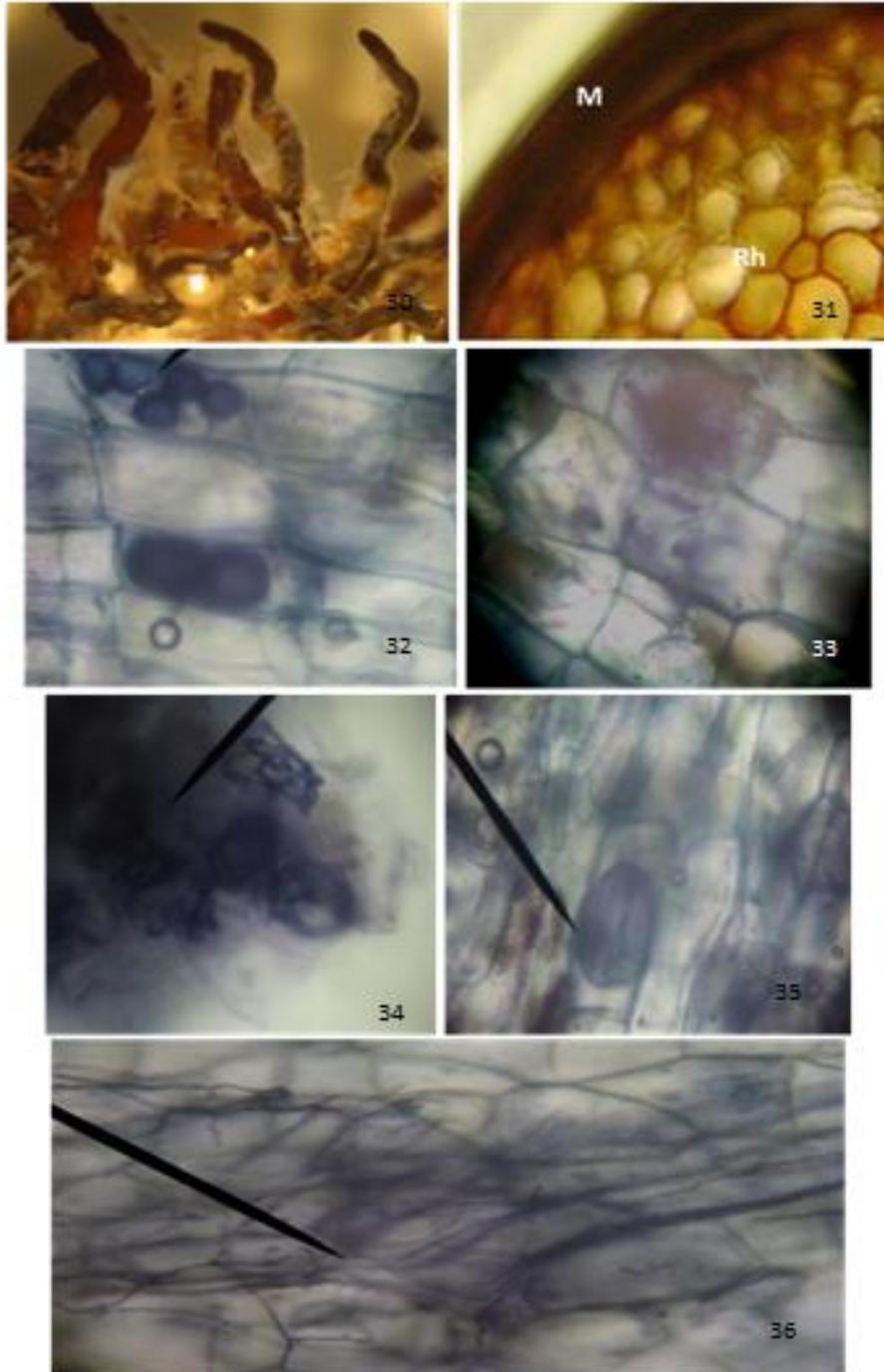


Fig.30-31 : morphotype9 ; Fig.30 : mycorhize orange racémeuse de type TMLD(G×52).Fig. 31 : manteau pseudoparenchymateux avec des tanins et le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules(G×400).

Fig.32-36 : les structures endomycorhiziennes. Fig.32 : spores intracellulaires (G×400). Fig.33 : mycorhize arbusculaire de type *Arum* (G×400). Fig.34 : mycorhize arbusculaire de type *Paris* (G×400). Fig.35 : vésicule intracellulaire (G×400). Fig.36 : hyphes de différents diamètres (G×400).

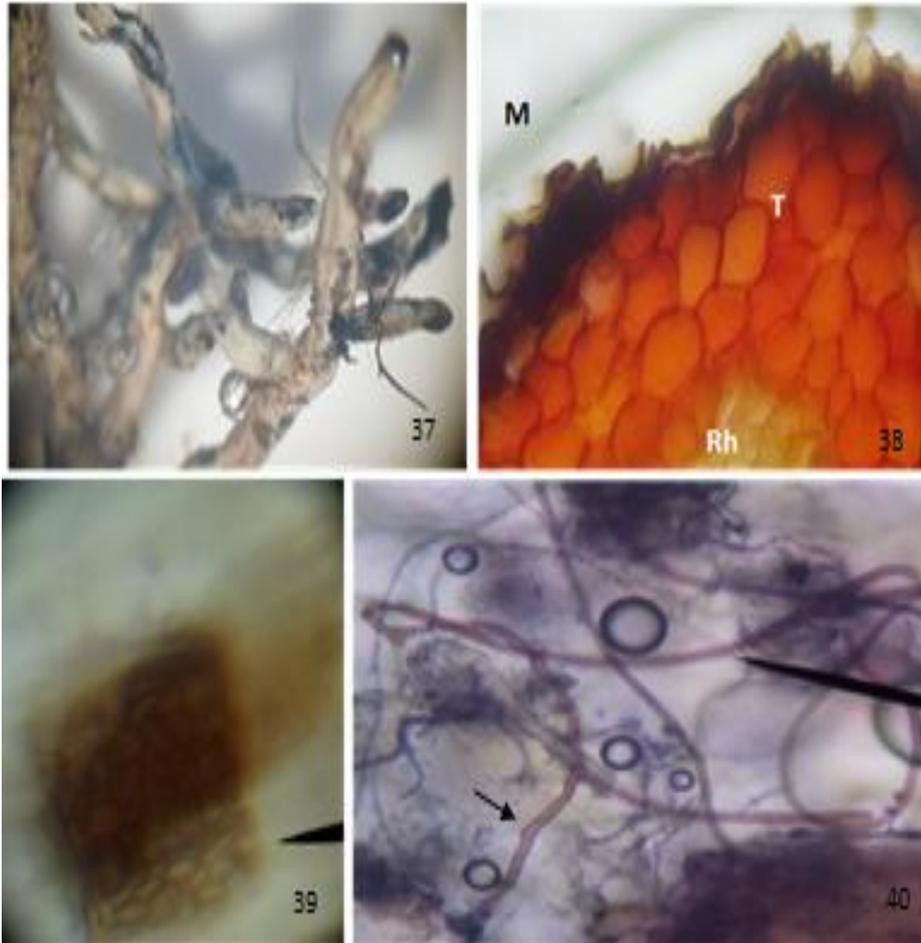


Fig.37-38 : morphotype 10 ; Fig.37 : mycorhize noire racémeuse de type exploratoire TMLD (G×40). Fig.38 : manteau fin de type plectenchymateux avec des tanins(T) et le réseau de Hartig(Rh) s'étale sur trois couches de cellules corticales (G×400).

Fig.39- Fig.40 : Les structures endomycorhiziennes, Fig.39 : champignons à hyphes bruns septés représentant des pseudomycorhize (G×400), Fig.40 : hyphes intercellulaires présentant des ornements (petite flèche)(G×400)

3-3- La communauté mycorhizienne de *Taxus baccata* de la station de la fontaine des Ifs

Les deux formes de mycorhizes (ECM et AM) ont été également observées dans tous les échantillons.

4-3-1- Les ectomycorhizes

Vingt six morphotypes ont été observés :

Morphotype 1 : la mycorhize est de couleur marron, ramifiée et lisse. Elle ne présente ni de cordons ni de rhizomorphes (fig.41). L'observation microscopique des coupes anatomiques de cette mycorhize montre un manteau fongique très épais pseudoparenchymateux. Le réseau de Hartig s'étale sur une à deux couches de cellules corticales (fig.42).

Morphotype 2 : de couleur noir foncé. Cette mycorhize simple présente des hyphes noirs bien dressés (Fig.43). Ce type présente les caractéristiques de l'ectomycorhize formée en association avec *Cenococcum geophilum*.

L'observation microscopique des coupes anatomiques de cette mycorhize montre un manteau fongique épais formé par des hyphes serrés avec des hyphes extramatriciels bien dressés. Le réseau de Hartig s'étend sur deux couches de cellules. Elle présente des tanins dans les cellules corticales (Fig.44).

Morphotype 3 : la mycorhize est de couleur marron clair, courte et simple. Elle présente un mycélium extramatriciel abondant sans cordons et sans rhizomorphes (Fig.45)

L'observation microscopique des coupes anatomiques de cette mycorhize montre un manteau fongique peu épais et clair pseudo parenchymateux formé des hyphes lâches. Elle présente des hyphes extramatriciels. Le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules.

Morphotype 4 : c'est une mycorhize simple et lisse. Elle est de couleur marron clair. Elle ne présente ni rhizomorphes ni cordon.(Fig 46).

L'observation microscopique des coupes anatomiques de cette mycorhize montre un manteau fongique épais pseudo-parenchymateux avec la présence d'ornementation. Le réseau de Hartig sur deux couches de cellules. Elle présente des cellules à tanins (Fig.47).

Morphotype 5 : de forme monopodiale et longue. Elle est de couleur noir. Elle a un mycélium extramatriciel peu abondant et présente des rhizomorphes (Fig. 48)

L'observation microscopique des coupes anatomiques de cette mycorhize montre un manteau fongique peu épais pseudo-parenchymateux avec présence d'ornementation. Le Hartig ne dépasse pas la première couche de cellules corticales. (Fig.49)

Morphotype 6 : il est très ramifié et long, de couleur noir foncé et lisse. Il ne présente ni rhizomorphe ni cordon (Fig.50).

L'observation microscopique des coupes anatomiques de cette mycorhize montre un manteau fongique peu épais pseudo-parenchymateux avec la présence d'ornementation.

Le réseau de Hartig qui s'étale sur une couche de cellule. Elle présente des cellules à tanins (Fig.51).

Morphotype 7 : il est coralloïde, de couleur marron claire. Il présente un mycélium extramatriciel peu abondant avec des cordons (Fig. 52).

L'observation microscopique des coupes anatomiques de cette mycorhize montre un manteau fongique peu plectenchymateux avec présence d'ornementation. Le réseau de Hartig s'étend sur une à deux couches de cellules. Elle présente des cellules à tanins (fig.53).

Morphotype 8 : cette mycorhize est coralloïde et de couleur blanche. Elle présente un mycélium extramatriciel peu abondant avec présence de rhizomorphes (Fig.54).

L'observation microscopique de la coupe anatomique de cette mycorhize montre un manteau fongique épais pseudo-parenchymateux lâche avec présence d'ornementation. Le réseau de Hartig s'étend sur deux couches de cellules (Fig. 55).

Morphotype 9 : la mycorhize est de couleur marron foncée, granulée, claire au sommet. Le mycélium extramatriciel est abondant. Elle possède des cordons. Elle présente une distribution monopodiale avec des pointes sinueuses (Fig.61)

La coupe anatomique permet de distinguer un manteau fongique peu épais de type pseudo-parenchymateux (fig.62). Ce manteau présente des ornements (fig. 63). Le réseau de Hartig s'étend sur une seule couche.

Morphotype 10 : la mycorhize est de couleur marron et présente une distribution dichotomique. Le mycélium extra matriciel est peu abondant. Elle présente des cordons mycéliens et des rhizomorphes (fig.64).

L'observation microscopique de la coupe anatomique montre un manteau trop peu épais plectenchymateux. Le réseau de Hartig s'étale sur une seule couche de cellules allongées (fig.65).

Morphotype 11 : il est ramifié de couleur blanche. Le mycélium extra matriciel est peu abondant. Il ne présente ni cordons ni rhizomorphes (Fig.66).

L'observation microscopique des coupes anatomique de cette mycorhize montre un manteau fongique peu épais de type pseudo-parenchymateux formé par des hyphes serrés. Le réseau de Hartig s'étale sur une couche de cellules allongées (Fig.67).

Morphotype 12: il est de couleur grise, marron au sommet avec une distribution simple courbée au sommet. Le mycélium extra matriciel est peuabondant. Les cordons mycéliens sont abondants (Fig.68).

L'observation microscopique de la coupe anatomique montre un manteau épais de type pseudo-parenchymateux formé par des hyphes serrés présentant des ornements. Le réseau de Hartig s'étale sur une couche de cellules allongées (Fig.69).

Morphotype13 : il est de couleur blanche, lisse et simple avec des pointes sinueuses. (Fig.70).

La coupe transversale de cette mycorhize montre un manteau épais pseudoparenchymateux. Le réseau de Hartig s'étend sur une seule couche de cellules (Fig.71).

Morphotype 14 : il présente une distribution coralloide et de couleur noir foncé. Elle présente un mycélium extramatriciel abondant avec la présence de cordons abondants et de rhizomorphes (Fig.72).

L'observation microscopique des coupes anatomique de cette mycorhize montre un manteau fongique de type pseudo-parenchymateux formé par des hyphes lâches. Le réseau de Hartig s'étale sur une à deux couche de cellules (Fig.73).

Morphotype 15 : c'est une mycorhize ramifiée de couleur marron trop claire. Elle présente une phase extramatricielle abondante au sommet avec la présence des cordons et rhizomorphes (Fig.74).

en coupe anatomique cette mycorhize montre un manteau fongique de type pseudo-parenchymateux formé par des hyphes serrés avec la présence d'ornements. Le réseau de Hartig s'étend sur deux couches de cellules. Les cellules à tanins sont très peu nombreuses (Fig.75).

Morphotype 16 : c'est un morphotypedichotomique de couleur est blanche. Il est lisse et ne présente ni cordons ni rhizomorphes (Fig.76).

L'observation microscopique de la coupe anatomique de cette mycorhize montre un manteau fongique épais de type pseudo-parenchymateux formé par des hyphes lâches vers l'extérieur

avec des ornements (Fig.77). Le réseau de Hartig s'étale sur une couche de cellules, les tanins sont peu abondants (Fig.78).

Morphotype 17 : il est de couleur marron foncé, simple, lisse et bombé. Les cordons sont abondants au sommet (Fig.79).

Morphotype 18 : il est de couleur noir, long et ramifié. Il présente un mycélium extramatriciel abondant avec des cordons et des rhizomorphes (Fig.80).

Morphotype 19 : cette mycorhize est courte à distribution coralloïde. Elle est de couleur jaune. Elle présente un mycélium extramatriciel abondant avec la présence des cordons (Fig.81).

L'observation microscopique des coupes anatomiques révèle un manteau fongique épais de type pseudo-parenchymateux, Le réseau de Hartig s'étale sur une couche de cellules allongées. Les cellules corticales présentent des tanins (Fig.82).

Morphotype 20 : est un morphotype de couleur noir à distribution pyramidale et avec des pointes sinuées. Cette mycorhize présente un mycélium extramatriciel peu abondant, avec la présence des rhizomorphes (Fig.83).

L'observation microscopique des coupes anatomiques montre un manteau fongique épais présentant des soies. Le réseau de Hartig s'étale sur 3 couches de cellules (Fig.84).

Morphotype 21 : est de couleur blanche cotonneuse et à distribution ramifiée. Il présente un mycélium extramatriciel très abondant et de nombreux cordons (Fig.85).

L'observation microscopique des coupes anatomiques montre un manteau fongique épais pseudo-parenchymateux. Le réseau de Hartig s'étale sur une couche de cellules corticales (Fig.86).

Morphotype 22 : la mycorhize est de couleur noir, racémeuse et longue. Elle possède de nombreux cordons (Fig.87). Le mycélium extramatriciel est peu abondant.

Morphotype 23 : il est de couleur noir à distribution simple. Il possède un mycélium extramatriciel peu abondant. Les cordons et les rhizomorphes sont abondants (Fig.88).

Morphotype 24 : la mycorhize est de couleur marron claire, ramifiée et elle est courte. Elle présente un mycélium extramatriciel peu abondant. Elle présente des cordons mais pas de rhizomorphes (Fig.89)

L'observation microscopique des coupes anatomique montre un manteau fongique peu épais. Le réseau de Hartig s'étale sur deux à trois couches de cellules(Fig.90).

Morphotype25 : la mycorhize est de couleur marron foncé à distribution racémeuse. Elle est longue. Elle présente un mycélium extramatriciel abondant. Les cordons et des rhizomorphes sont bien présents (Fig.91).

Morphotype 26 : la mycorhize est de couleur marron foncé, ramifiée, courte. L'apex est plus large que la base.Elle présente un mycélium extramatriciel peu abondant (Fig.92).

3-3-2- Les endomycorhizes

La colonisation endomyorhizienne chez *T.baccata* à l'Akfadou est de type arbusculaire.En effet des hyphes non cloisonnées de différents diamètres pénètrent dans les cellules pour former des mycorhizes arbusculaires de type *Paris* (Fig. 56) ou de type *Arum*. (Fig.).

Des vésicules rondes ont été aussi observées. Elles sont intracellulaires portées par des hyphes non cloisonnées (Fig. 58 et fig.59).Des spores intracellulaires ont été également observées (Fig.60).

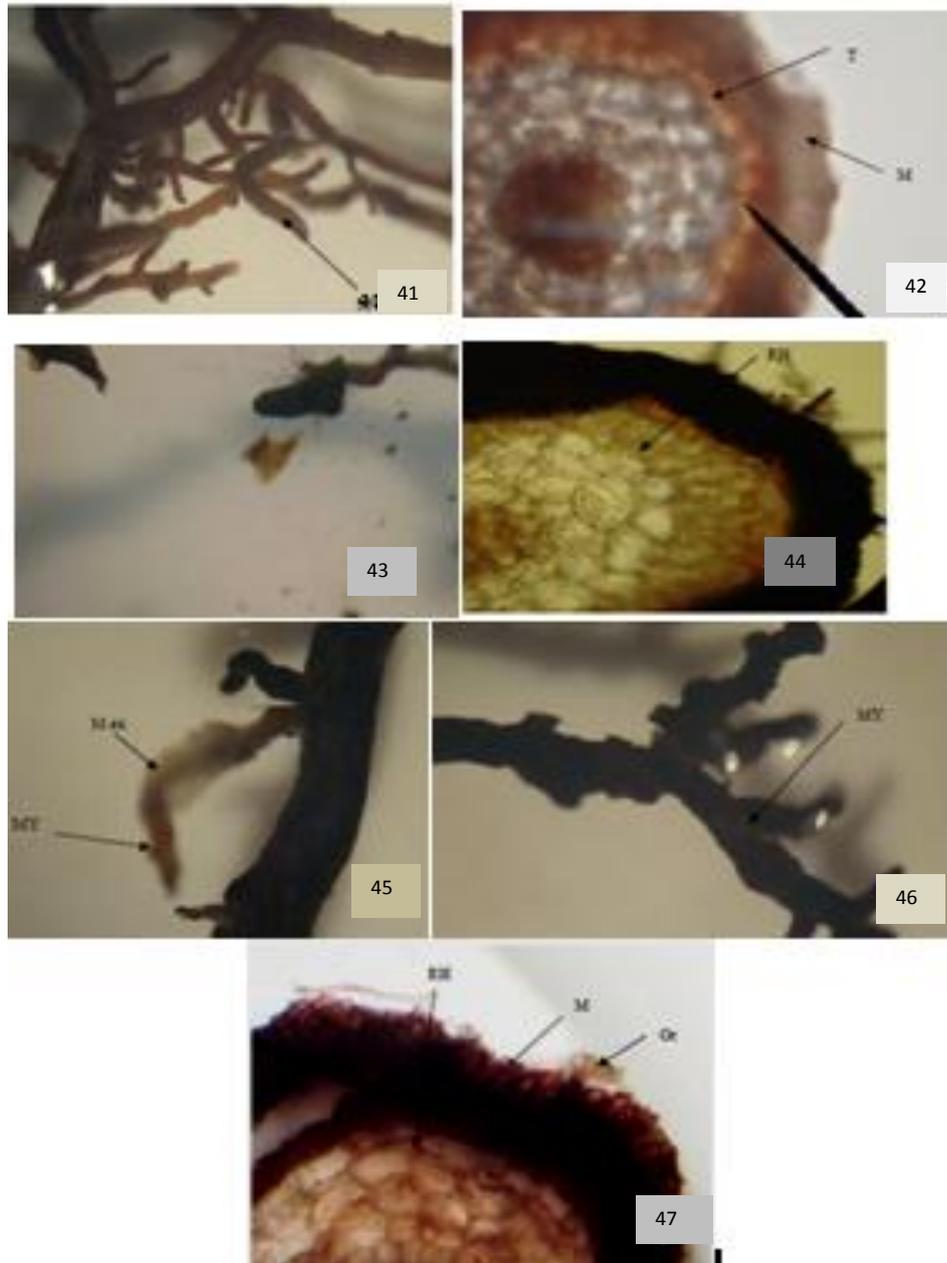


Fig.41-42 : morphotype1 ; Fig.41 : mycorhize marron lisse de type exploratoire TC(G×40). Fig.42 : manteau(M) pseudo-parenchymateux avec un réseau de Hartig s'étalant sur deux à trois couches de cellules (G×400). **Fig.43-44 : morphotype2** ; fig43 : mycorhize noire caractéristique du genre *Cenococcum geophilum*(G×40). Fig.44 : manteau sombre avec des hyphes dressés et un réseau de Hartig s'étalant sur deux couches de cellules (G×400). **Fig.45 : morphotype3** : de couleur marron à distribution simple de type exploratoire TCD(G×40).

Fig.46-47 : morphotype4 ; fig.46 : mycorhize marron à distribution simple de type exploratoire TC(G×52). Fig.47 : manteau pseudo-parenchymateux avec des ornements(Or), le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales(G×400).

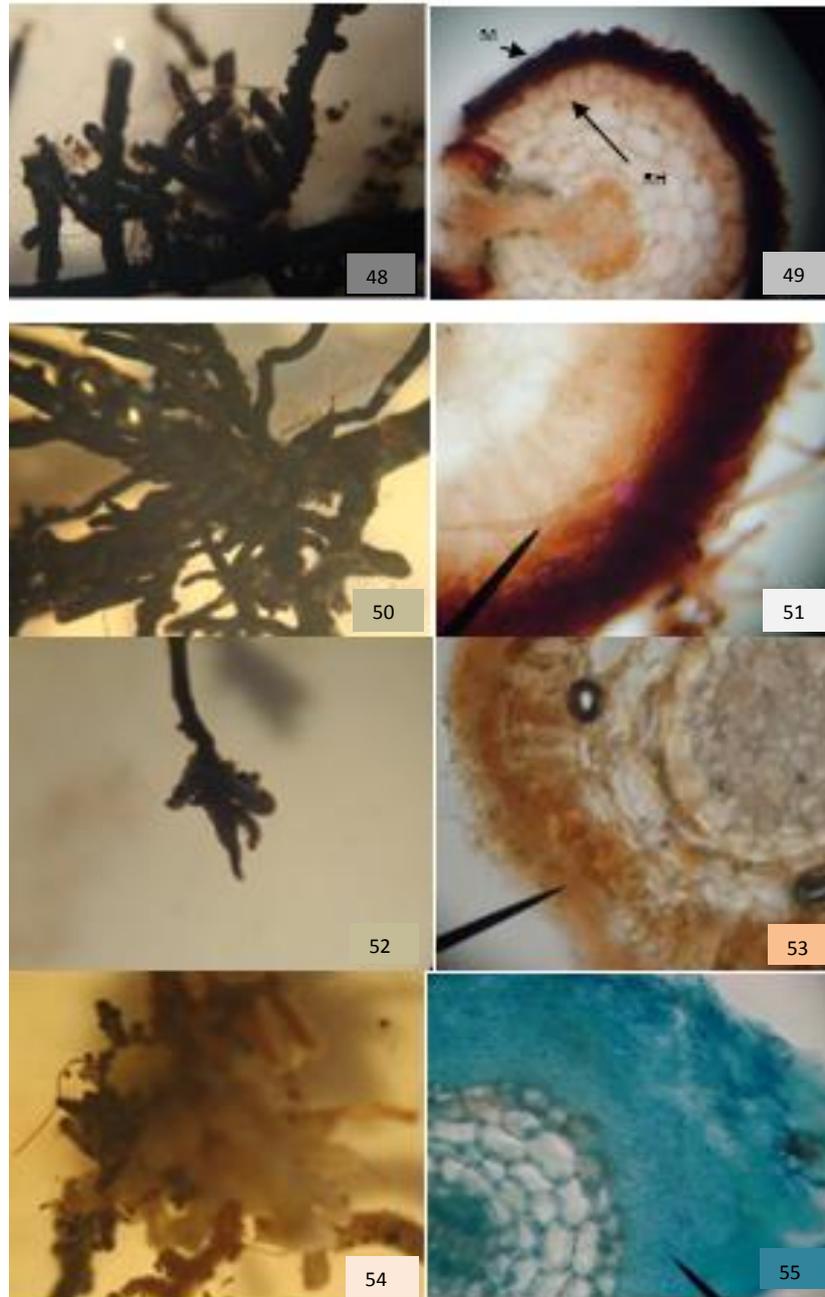


Fig.48-49 : morphotype5 ; fig.48 : mycorhize noire monopodiale de type exploratoire TMLD (G×40). Fig.49 : manteau pseudo-parenchymateux présentant des ornementsations, le réseau de Hartig ne dépasse pas la première couche de cellules corticales (G×400). **Fig.50-51 :morphotype6** ; fig.50 : mycorhize noire ramifiée de type exploratoire TC(G×40). Fig.51 : manteau pseudo-parenchymateux présentant des ornementsations, le réseau de Hartig s'étale sur une seule couche de cellules (G×400).**Fig.52-53:morphotype7** ; fig.52 : mycorhize marron coralloïde de type exploratoire TMLD (G×40). FIG.53 : manteau plectenchymateux présentant des ornementsations, le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules (G×400). **Fig.54-55 :morphotype8** ; fig.54 : mycorhize blanche coralloïde de type exploratoire TMLD (G×58). Fig.55 : manteau pseudo-parenchymateux, le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales (G×400).

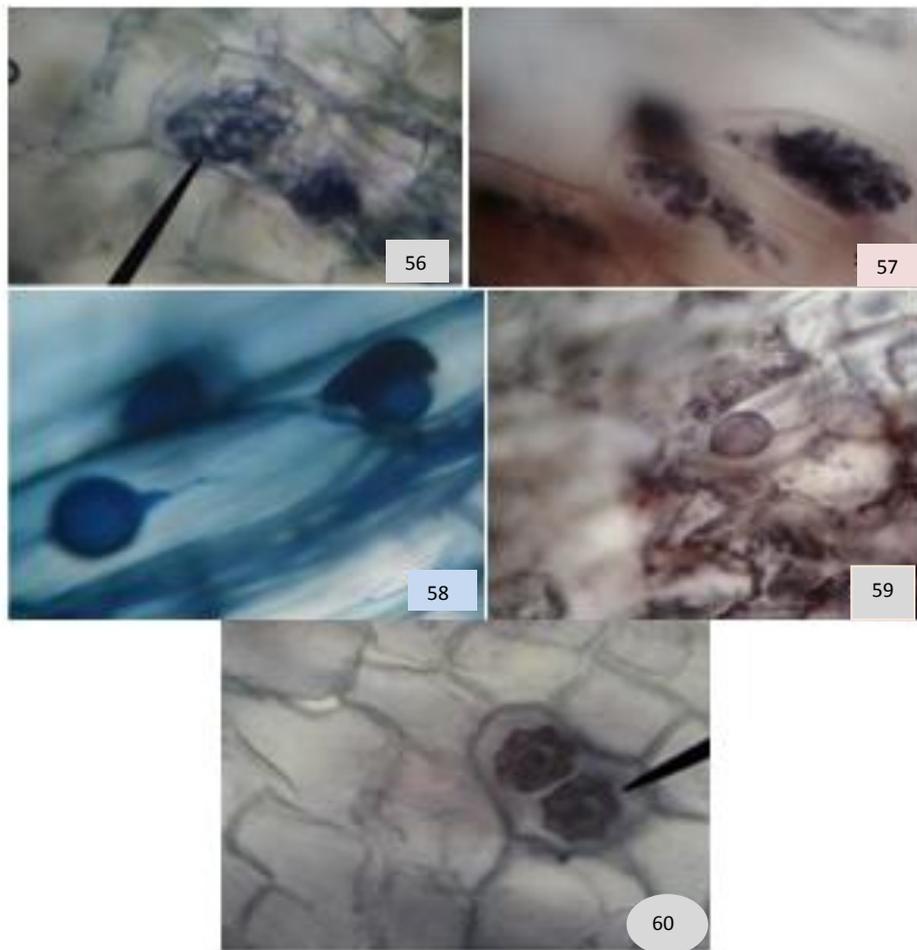


Fig.56-60 : les structures endomycorhiziennes .Fig.56 : mycorhize arbusculaire de type *Paris*(G×400).Fig.57 : mycorhize arbusculaire de type *Arum*(G×400).Fig.58 et Fig.59 : vésicules intracellulaires de différentes formes(G×400).Fig.60 :spores intracellulaires (G×400).

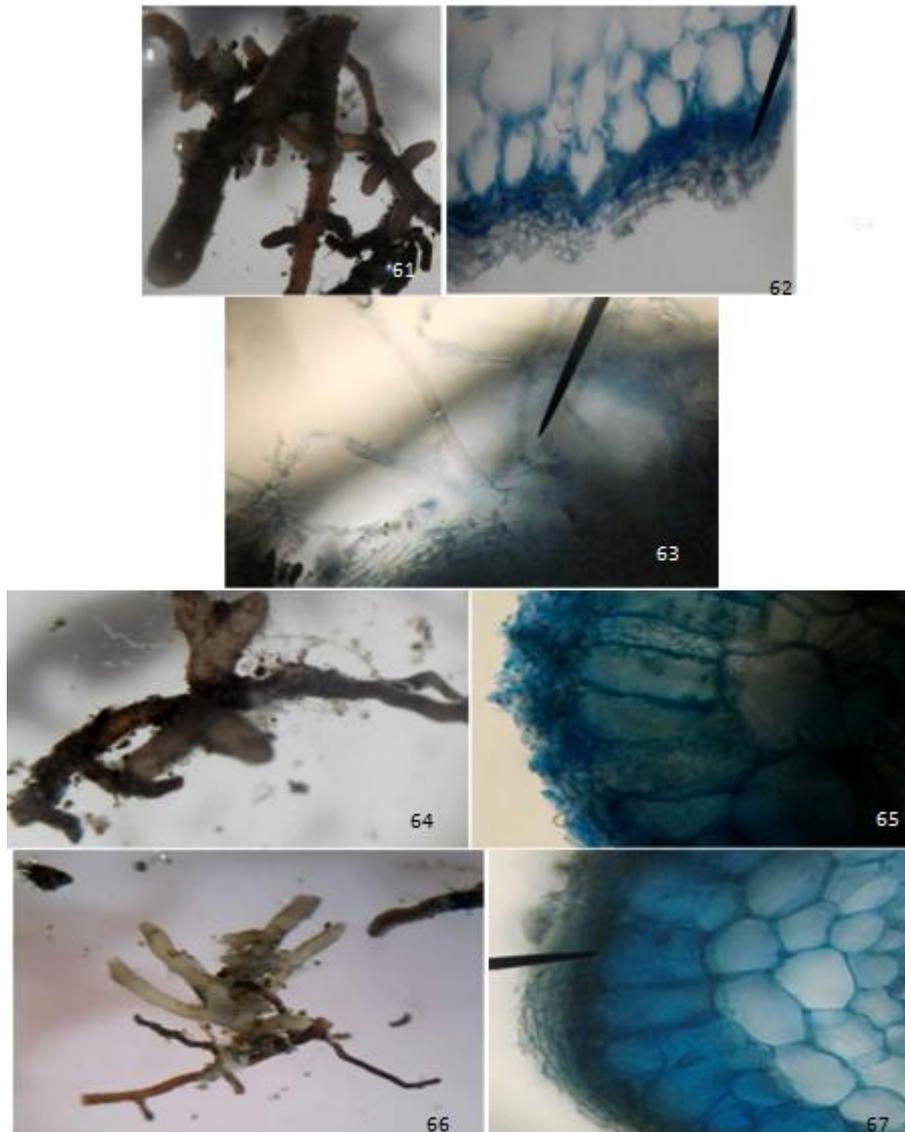


Fig.61-62-63 :morphotype9 ; Fig.61 : mycorhize marron monopodiale de type exploratoire TMLD(G×58) .Fig.62 : manteau pseudo-parenchymateux et le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales(G×400). Fig.62 : manteau peu épais pseudo-parenchymateux et le réseau de Hartig sur une seule couche de cellules. Fig.63 : ornements du manteau (G×400).

Fig.64-65 :morphotype10 ; Fig.64 : mycorhize marron dichotomique de type exploratoire TMLD(G×52). Fig.65 : manteau peu épais plectenchymateux, le réseau de Hartig sur une seule couche de cellules(G×400).

Fig.66-67 :morphotype11 ; Fig.66 : mycorhize blanche ramifiée de type exploratoire TCD (G×40). Fig.67 : manteau épais pseudo-parenchymateux et le réseau de Hartig sur une seule couche de cellules corticales (G×400).

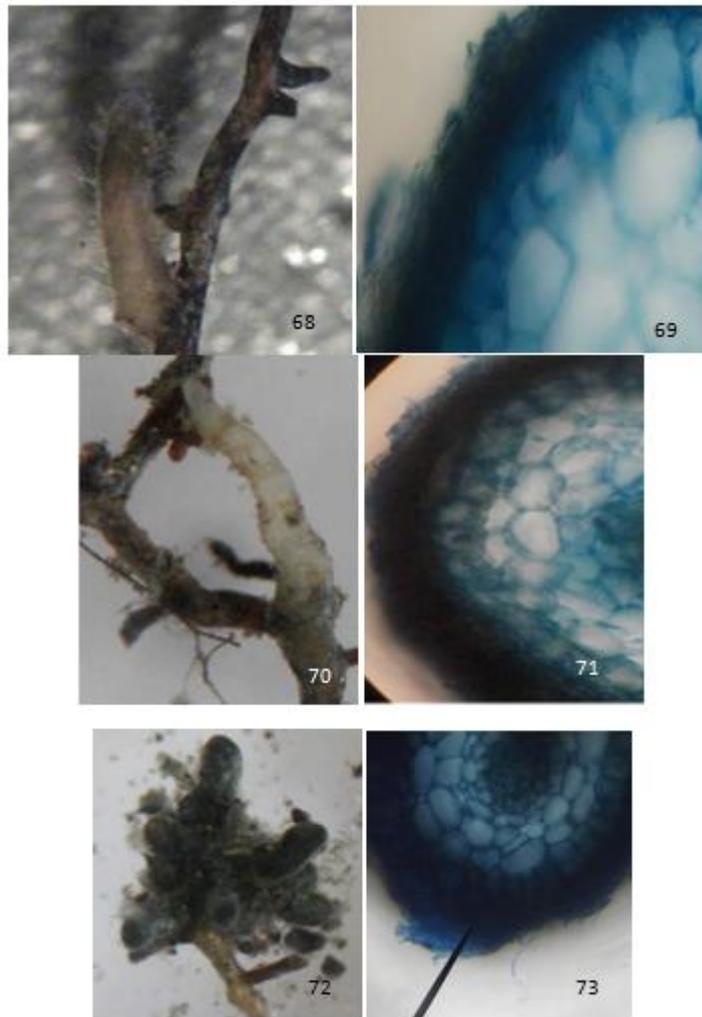


Fig.68-69 : morphotype12 ; fig.68 : mycorhize grise simple de type exploratoire TCD (G×52). Fig.69 : manteau épais pseudo-parenchymateux avec ornements, le réseau de Hartig s'étale sur une couche des cellules corticales (G×400).

Fig.70-71 :morphotype13 ; fig.70 : mycorhize blanche simple de type exploratoire TC (G×52). Fig.71 : manteau épais pseudo-parenchymateux, réseau de Hartig sur une seule couche des cellules (G×400).

Fig.72-73 :morphotype14 ; Fig.72 : mycorhize noire coralloide de type exploratoire TLMD (G×52). Fig.73 : manteau épais pseudo-parenchymateux avec des hyphes lâches à l'extérieur, le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales (G×400).



Fig.74-75 :morphotype15 ; fig.74 : mycorhize marron ramifiée de type exploratoire TMLD (G×52). Fig.75 : manteau épais pseudo-parenchymateux présentant des ornements, le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales (G×400).

Fig.76-77-76 :morphotype16 ; fig.76 : mycorhize blanche dichotomique de type exploratoire TC(G×40). Fig.77 : manteau épais pseudo-parenchymateux portant des ornements (G×400). Fig.78 : le réseau de Hartig s'étale sur une seule couche de cellules corticales (G×400).

Fig.79 : morphotype 17 de couleur marron bombé simple de type exploratoire TMLD(G×52).

Fig.80 : morphotype 18 de couleur noire ramifié de type exploratoire TLMD(G×40).

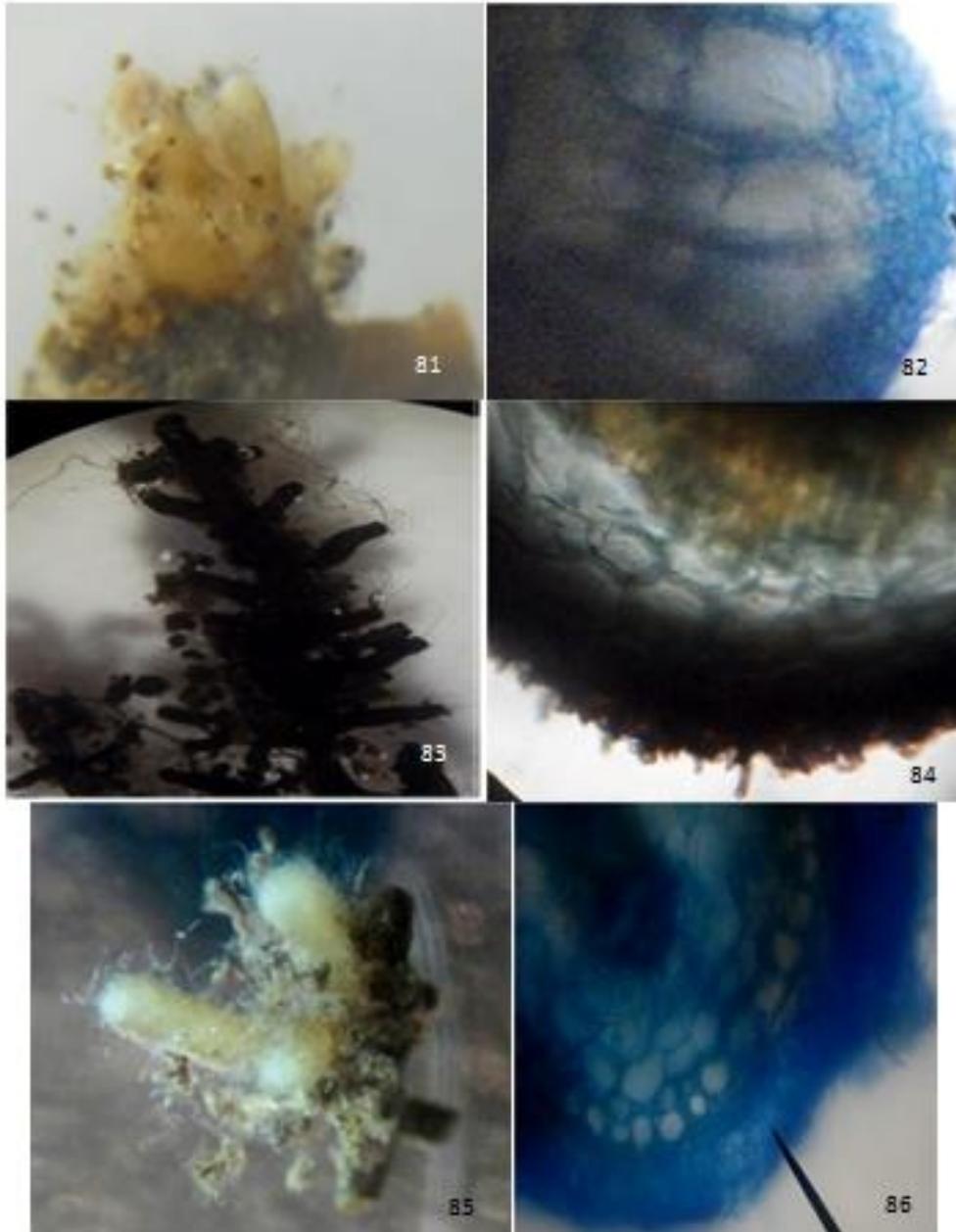


Fig.81-82 :morphotype19 ; fig.81 : mycorhize jaune coralloide de type exploratoire TMLD(G×62). Fig.82 : manteau peu épais pseudo-parenchymateux, le réseau de Hartig s'étale sur une seule couche de cellules corticales (G×400).

Fig.83-84 : morphotype20 ; Fig.83 : mycorhize noire pyramidale de type exploratoire TLMD (G×40). Fig.84 : manteau épais présentant des tanins et des soies (G×400).

Fig.85-86:morphotype21 ; Fig.85 : mycorhize blanche ramifiée de type exploratoire TLMD(G×58). Fig.86 : manteau épais pseudo-parenchymateux, le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales (G×400).

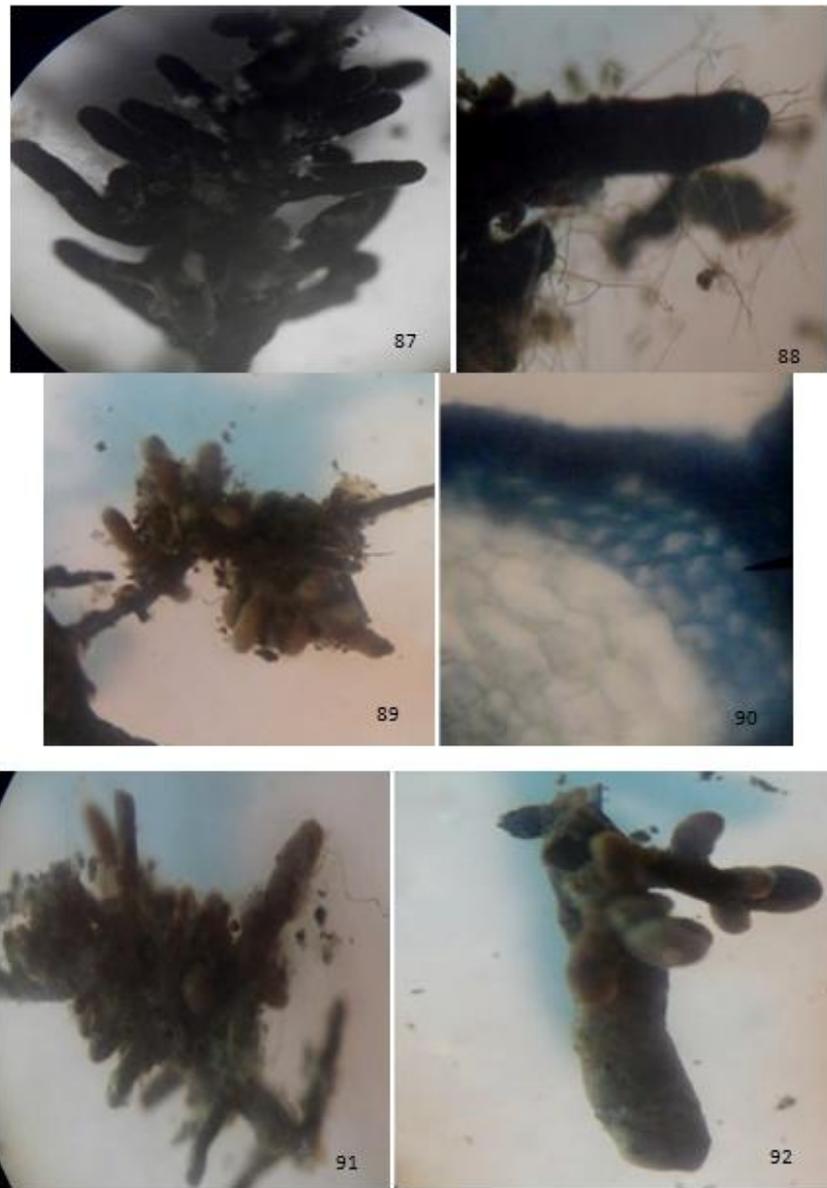


Fig.87:morphotype22 de couleur noire à distribution racémeuse de type exploratoire TMLD(G×52).

Fig.88 :morphotype23 de couleur noire simple de type TLMD (G×58).

FIG.89-90 :morphotype24 ; fig.89 : mycorhize marron clair ramifiée de type exploratoire TMLD(G×40). Fig.90 : manteau peu épais pseudo-parenchymateux, le réseau de Hartig s'étale sur trois couches de cellules corticales (G×400).

Fig.91 :morphotype25 de couleur marron foncé à distribution racémeuse de type exploratoire TLMD (G×40).

Fig.92 :morphotype26 de couleur marron à distribution ramifiée de type exploratoire TCD (G×58).

La distribution des morphotypes observés chez *Taxus baccata* selon la classification établie par Agerer (2001) permet de noter l'abondance des types à exploration moyenne et longue distance (Tableau 2 et Tableau 3) ceci pour les deux stations d'étude.

Tableau 2: Classification des différents morphotypes en groupes exploratoires (station de Tikjda)

Type d'exploration	Décembre 2012	Avril 2013
contacte	M 1	M 1
courte distance	M 6	M 6
moyenne et longue distance	M 2, M 3, M 4, M 5, M 7, M 8 et M 9	M 2, M 3, M 5 et M 10

En gras les morphotypes en commun au niveau de la même station.

Tableau 3: Classification des différents morphotypes en groupes exploratoires (station de l'Akfadou).

Type d'exploration	Avril 2013 et Mars 2015
Type contacte	M1 et M6 M13 et M16
Type courte distance	M2 M11 M26
Type moyenne et longue distance	M3 M4 M7 et M8 M5 M9 M10 M12 M14 M15 M17 M18 M19 M20 M21 M22 M23 et M 25

3-4-Estimation de la colonisation mycorhizienne

Les résultats de la quantification de la colonisation mycorhizienne de *Taxus baccata* de la station de la fontaine des ifs montrent des taux d'endomycorhization plus importants que ceux de l'ectomycorhization pour les quatre arbres échantillonnés (annexe 6). La longueur de racines endomycorhizées est plus importante que la longueur des racines ectomycorhizées (Fig. 93). En effet l'analyse statistique montre des différences hautement significatives entre la colonisation endomycorhizienne et la colonisation ectomycorhizienne pour tous les arbres (Pour l'arbre 1 $P=0,0001$, l'arbre 2 $P=0,0034$, l'arbre 3 $P=0,0001$ et pour l'arbre 4 $P=0,0002$).

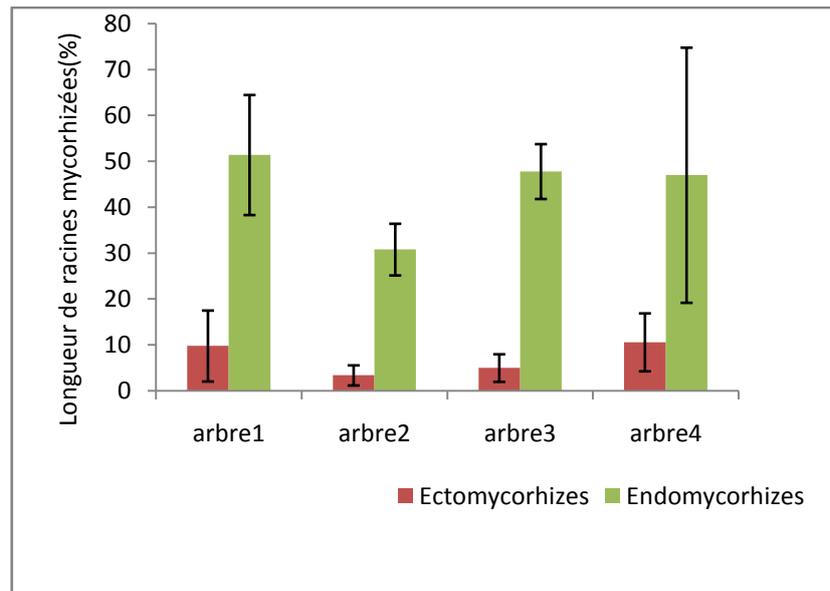


Fig.93: Longueur de racines mycorhizées des différents arbres de *Taxus baccata* (station d'Akfadou, 2015)

4- Discussion

L'étude des mycorhizes de *Taxus baccata* dans les deux stations Tikjdaet la fontaine des ifs de la forêt de l'Akfadou, montre la coexistence des deux types de mycorhizes ectomycorhizes et endomycorhizes. A ce jour la présence des ectomycorhizes n'a jamais été rapportée chez *T.baccata*. En effet tous les travaux rapportent que *T.baccata* présente une colonisation mycorhizienne de type arbusculaire.

Plusieurs morphotypes ectomycorhiziens ont été observés chez tous les arbres échantillonnés quelque soit la période et les stations d'étude.

Les différents morphotypes sont de diverses couleurs : noir, marron claire, marron foncé, orange, blanc. Ils présentent diverses distributions : monopodiales, dichotomique, racémeuse, simple, ramifiée, et coralloïde.

Selon la classification d'Agerer(2001) ces mycorhizes peuvent être classées en trois groupes:

- des ectomycorhizes de type contact sont souvent en contact étroit avec les substrats environnants. Les hyphes émanant, lorsqu'elles sont présentes, sont en contact étroit avec les feuilles mortes. D'après Garbaye, 2013 Les champignons impliqués dans ce type d'exploration sont en majorité issus des genres *Lactarius*, *Russula*, *Boletus* et *Xerocamus* ;

- des ectomycorhizes de type courte distance avec un rayon d'action de quelques millimètres autour de la mycorhize. Il s'agirait selon Garbaye(2013) des d'hébélomes, de cortinaires, d'amanites ou de *Cenococcumgeophilum*.

- des ectomycorhizes de type moyenne et longue distance qui peuvent atteindre des gisements de ressources à plusieurs décimètres, voir plusieurs mètres, de la racine.

L'étude anatomique a montré que ces ectomycorhizes sont caractérisées par un manteau fongique épais ou peu épais présentant ou pas d'ornementations. Le rôle du manteau, selon Peterson *et al.* (2004), est la protection mais aussi celui de réserve. Lorsque le manteau est épais, composé de plusieurs couches, un échange bidirectionnel d'eau et de nutriments est observé entre le manteau et le réseau de Hartig. Harley *et al.*, 1984 rapportent la capacité du manteau fongique à stocker le phosphore .

Le réseau de Hartig, siège des échanges entre la plante et son partenaire fongique, s'étale sur une à trois couches de cellules corticales. Ceci caractérise la plupart des ectomycorhizes des Gymnospermes. Les ectomycorhizes avec un réseau de Hartig s'étalant sur plusieurs couches présentent donc une plus grande surface d'échange de nutriments entre les deux partenaires. Ceci attesterait de l'efficacité de ces mycorhizes.

La présence de tanins au niveau des cellules corticales de certains morphotypes n'est pas un point caractéristique des racines mycorhizées. En effet les observations de Ling Lee *et al.* (1977) ont révélé la présence de cellules à tanins dans les racines mycorhizées et non mycorhizées de l'Eucalyptus. Les tanins sont produits par la racine pour éliminer les champignons que la plante ne tolère pas et sélectionne ainsi les champignons symbiotiques (Marx, 1973). Il semble aussi que ces substances phénoliques jouent un rôle dans la réduction des attaques par les nématodes et augmentent la résistance aux maladies (Sylvia et Sinclair, 1983b).

Au niveau de la station de Tikjda, les morphotypes de type moyenne et longue distance sont dominants pour les deux périodes de prélèvement. Certains morphotypes sont communs aux deux périodes; c'est le cas des morphotypes M1, M2, M3, M5 et M6. Les morphotypes M4, M7, M8 et M9 (moyenne et longue distance) n'ont été observés qu'en hivers. Le morphotype M10 (moyenne et longue distance) par contre a été observés uniquement au printemps. La richesse morphotypique est plus importante en hiver. En effet 9 morphotypes ont été décrits contre six pour le printemps. Un tel résultat a été signalé chez d'autres espèces à

ectomycorhizes comme l'Eucalyptus (ADJOURD, 2004) et chez chêne liège (Kadi-Bennane, 2016) ou l'ectomycorhization a augmenté pendant la période humide et pluvieuse.

Au niveau de la fontaine des ifs de l'Akfadou la richesse morphotypique est importante. Vingt six morphotypes ont été décrits avec dominance des mycorhizes de type moyenne et longue distance suivi par les mycorhizes de type contact puis du type courte distance.

Plusieurs auteurs rapportent que les champignons qui produisent un abondant réseau d'hyphes extramatricielle présentent des taux d'absorption du phosphore plus élevés (Coalpert *et al.*, 1999; Van Tichelenet Coalpert, 2000). De plus, Lilleskov *et al.* (2001) 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 et du phosphore dans le sol des stations d'étude. Du point de vue fonctionnel, les différents morphotypes observés chez *Taxus baccata* exprimeraient une adaptation à l'environnement pour optimiser l'approvisionnement du couple champignon-plante en éléments nutritifs. En effet les champignons ectomycorhiziens s'adaptent aux contraintes locales et instantanées ; ils sont très généralistes et très plastiques.

La colonisation endomycorhizienne de *T.baccata* est de type arbusculaire. En effet, les structures suivantes ont été observées :

-des hyphes de différents diamètres qui pénètrent dans les cellules pour former des arbuscules de différentes formes. Ces arbuscules sont le siège des échanges entre le champignon et la plante. Ils sont soit de type *Paris*, soit de type *Arum*. Le type *Paris* a été déjà signalé chez *Taxusbaccata* par Wubet(2002). Le type d'arbuscules formés dépendrait soit de l'hôte (Brundrett et Kendrick, 1988, 1990) soit du symbiote (Gerdemann, 1965, Cavagnaro *et al.* , 2001a) ;

-des vésicules sous différentes formes dont la fonction est l'accumulation de réserve en carbone sous forme de lipides pour la conservation et pour la dissémination du champignon après la mort de la racine (Garbaye, 2013);

-des spores intracellulaires qui représentent des unités de propagation pour le champignon. Les champignons responsables de cette infection sont dus à des Zygomycètes (famille des Endogonacées). Ils sont en fait des symbiotes obligatoires.

Du point de vue fonctionnel, les Gloméromycètes endomycorhiziens contribuent très peu à la décomposition de la matière organique du sol et à la mobilisation des éléments nutritifs contrairement aux ectomycorhizes. Cependant, ils sont plus efficaces dans l'absorption et le transfert des éléments nutritifs (Garbaye, 2013).

De surcroît des champignons à hyphes bruns cloisonnées (dark septate) ont été observés. Ils seraient dus à des champignons appartenant aux Ascomycètes et plus particulièrement aux genres *Phialophora*, *Phialocephala*, *Sphaerosporella*, *Chloridium* et *Leptodontium*. Ils constituent des pseudomycorhizes (Garbaye, 2013). Quand au rôle des endophytes (Dark septa), Mullen *et al* (1998) rapportent que les endophytes ont un rôle actif dans l'acquisition de l'azote et du phosphore dans les conditions des neiges alpines chez l'espèce *Ranunculus adoneus* lorsque la colonisation endomycorhizienne est faible. Les mêmes auteurs signalent le développement associé des endophytes et des arbuscules chez la même espèce.

La présence simultanée des ectomycorhizes et des endomycorhizes observée chez *T. baccata* permettrait une complémentarité fonctionnelle dans les conditions des stations d'étude; les ectomycorhizes favorisent la décomposition de la matière organique (présente avec des taux satisfaisantes) et la mobilisation des éléments nutritifs. Les endomycorhizes favorisent l'assimilation des différents minéraux essentiels à la plante comme l'azote et le phosphore. Cette double symbiose procure à cette espèce un avantage adaptatif à la diminution de la disponibilité de P et de N du sol, induite par le pH neutre. Selon Epstein Bloom (2005), la disponibilité de la plupart des nutriments varie en fonction du pH. Elle est optimale dans les sols à pH légèrement acide. En effet les analyses pédologiques des deux stations ont montré que le sol est à pH neutre, très pauvre en azote et en phosphore.

La longueur des racines endomycorhizées, est plus importante que la longueur de racines ectomycorhizées. Ceci signifierait que *Taxus baccata* s'associe préférentiellement avec des symbiontes endomycorhiziens. L'ectomycorhization est diversifiée en types morphologiques.

5- Conclusion

L'étude du cortège mycorhizien de l'if *Taxusbaccataa* montré la présence effective des ectomycorhizes. En effet, différents morphotypes ectomycorhiziens ont été observés. La richesse morphotypique ectomycorhizienne chez *Taxus baccata* varie d'une saison à une autre (pendant la période humide et pluvieuse), d'une année à une autre et d'une station à une autre. Des mycorhizes arbusculaires de type *Arum* et *Paris* ont été observées.

L'étude de l'effet des conditions physico-chimiques essentiellement la disponibilité du phosphore et de l'azote dans sol sur la double symbiose mycorhizienne observée chez *Taxus baccata*, a permis de mettre en évidence la dominance de la symbiose endomycorhizienne sans désavantager la colonisation ectomycorhizienne. Cette dernière s'est révélée très diversifiée d'un point de vue morphotypique.

Chapitre IV

La symbiose mycorhizienne chez
Populus nigra L.

1- Introduction

Les peupliers sont parmi les rares genres d'arbres qui peuvent développer à la fois des associations ectomycorhiziennes (ECM) et arbusculaires (AM); Cependant, des taux variables d'ECM et d'AM ont été observés chez le peuplier et ses d'hybrides (Vozzo et Hacsalyo, 1974, Lodge 1989, Brundrett *et al.*, 1990; Neville *et al.* 2002; Khasa *et al.* 2002; Welc 2004; Gehring *et al.*, 2006).

Les recherches sur le peuplier ont surtout concerné les parties aériennes. Ces recherches ont porté, sur l'obtention de nombreux hybrides et sur la culture intensive pour la production de biomasse (Labioud, 2007). On connaît peu de choses sur les associations mycorhiziennes du peuplier (Lodge 1989; Gehring *et al.*, 2006). En Algérie, nos travaux antérieurs (Bournine-Harchaoui, 2003) et présent sont les premiers à s'intéresser à la symbiose mycorhizienne de *Populus nigra*.

2- Présentation de l'espèce

Le peuplier noir, *Populus nigra*, occupe une aire très vaste de l'Europe de l'ouest à l'Asie comprenant également une étroite frange nord africaine (Fig.94). C'est une espèce végétale naturelle très ancienne du bassin méditerranéen. C'est une espèce rare rencontrée au bord des oueds, massif de Tlemcen, de la Kabylie et des Aurès (Mate, 1997).

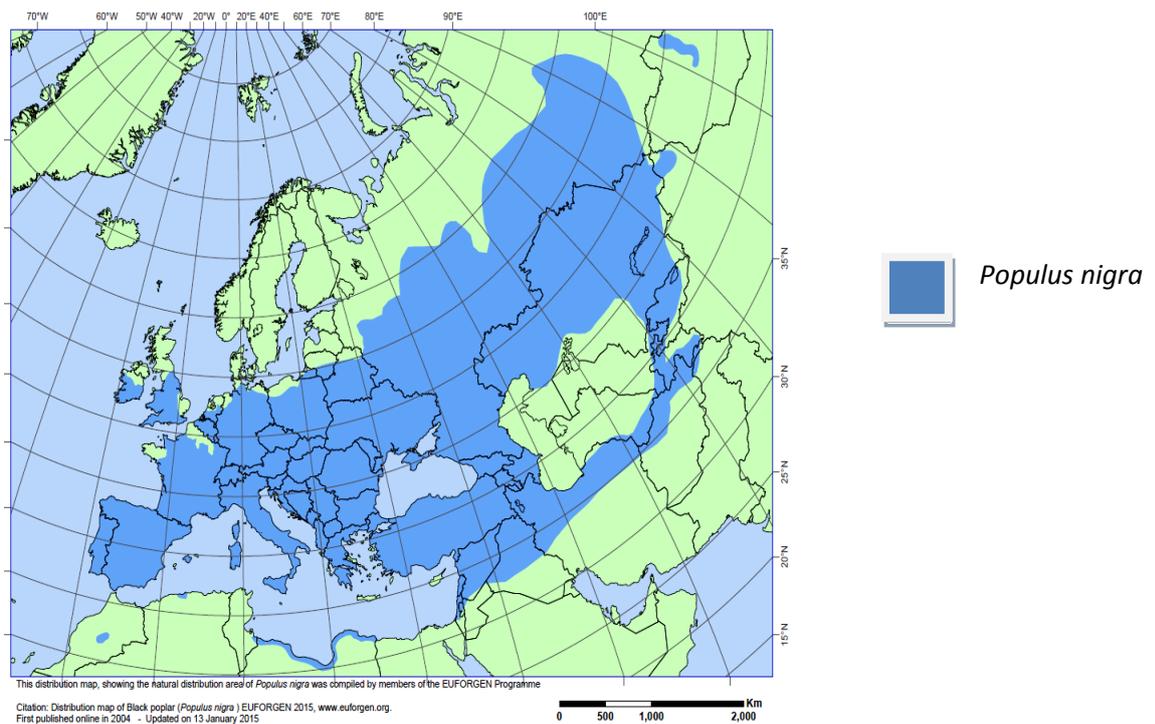


Fig.94 : Aire naturelle du peuplier noir dans le monde (EUFORGEN, 2015)

Le peuplier noir est une essence ligneuse à vocation pionnière, souvent dominante dans les stades précoces d'évolution des ripisylves. C'est une espèce arborescente dioïque et atteint la maturité sexuelle à partir de 5-6 ans (Zsuffa, 1974). L'arbre atteint 35 m de hauteur et le diamètre du tronc peut aller jusqu'à 2 m. C'est une espèce longévive (jusqu'à 200 ans).

Le feuillage est caduc. La floraison se fait au printemps (mars avril selon le climat) avant l'apparition du feuillage, dès la cinquième année. Les fleurs mâles apétales sont regroupées en chatons cylindriques de couleur rouge carmin. Les fleurs femelles sont regroupées en épis de 5 à 15cm de long de couleur vert brun et les stigmates sont rouges rosée. Les fruits sont de petites capsules vertes déhiscentes, à deux carpelles qui libèrent au mois de juin de minuscules graines enchâssées dans un duvet cotonneux blancs.

La classification de *Populus nigra* établie par Maire (1961) pour la flore d'Afrique du nord est comme suit

Division	Phanérogames
Sous division	Angiospermes
Classe	Eudicotylédones
Ordre	Salicales
Famille	Salicacées
Genre	<i>Populus</i>
Espèce	<i>Populus nigra</i> L.

3- Résultats

3-1-Analyses pédologiques

Les analyses pédologique de la station de Ait zikki a révèle que le sol est à pH neutre à faible taux de calcaire, pauvre en azote et riche en phosphore avec unetexture limoneuse. Le sol présente un taux de matière organique moyen (Tableau 4).

La richesse du sol en phosphore est due aux apports réguliers du cours d'eau présent au niveau du site d'échantillonnage. La saturation du sol en eau crée des conditions réductrices et les concentrations en phosphore augmentent par solubilisation des phosphates qui proviennent de la transformation de la matière organiques par les micro-organismes (Sanchez-Pérez et Trémolière (1997).

Tableau 4: Données physico-chimiques du sol (station Ait zikki)

pH	NT (%)	P Olsen ppm	CaCO₃ total (%)	MO (%)	Texture
7,07	0,030	91	1.48	2,79	Limoneuse

3-2-La communauté mycorhizienne de *Populus nigra*

Pour l'ensemble des arbres échantillonnés, nous avons noté la coexistence des deux types de mycorhizes, ECM et AM.

3-2-1- Les ectomycorhizes

Nous avons inventorié 8 morphotypesectomycorhiziens en 2012qui sont :

Morphotype1 : la mycorhize est de couleur marron et présente une distribution simple avec un mycélium extramatriciel peu abondant. Des cordons et des rhizomorphes sont observés (Fig.98).

La coupe transversale de cette mycorhize montre un manteau peu épais de type pseudo-parenchymateux. Le réseau de Hartig s'étend sur une seule couche de cellules (Fig.99).

Morphotype 2 : la mycorhize est de couleur blanche. Elle présente une distribution simple avec un mycélium extramatriciel abondant et des cordons (Fig.100).

La coupe de cette mycorhize montre un manteau peu épais, pseudo parenchymateux, le réseau de Hartig s'étend sur deux à trois couches de cellules corticales (Fig.101).

Morphotype 3 : la mycorhize est de couleur marron. Elle présente une distribution racémeuse, le mycélium extramatriciel est peu abondant et présente des cordons et des rhizomorphes (Fig.102).

La coupe de cette mycorhize montre un manteau peu épais, pseudo-parenchymateux, le réseau de Hartig s'étend sur deux couches de cellules corticales.

Morphotype4 : la mycorhize est de couleur noire, elle présente une distribution simple avec absence de mycéliumextramatriciel.Les cordons observés sont de couleur marron (Fig.103).

La coupe transversale de cette mycorhize montre l'existence d'un manteau peu épais pseudo-parenchymateux avec des hyphes lâches vers l'extérieure ainsi que des cellules à tanins. Le

manteau présente des ornements (Fig.104). Le réseau de Hartig s'étend sur deux à trois couches de cellules corticales (Fig.105).

Morphotype5 : est de couleur blanche et présente une distribution monopodiale avec un mycélium extramatriciel peu abondant sans cordons et sans rhizomorphes (Fig.106).

La coupe transversale de cette mycorhize montre un manteau fin. Il est de type plectenchymateux. Le réseau de Hartig s'étend sur une seule couche de cellules corticales.

Morphotype6 : la mycorhize est de couleur marron, présente une distribution coralloïde avec absence de mycélium extramatriciel et de rhizomorphes (Fig.107).

Morphotype7 : la mycorhize est de couleur jaune, elle présente une distribution simple avec un mycélium extramatriciel peu abondant. Elle présente des cordons et des rhizomorphes (Fig.108). La coupe transversale de cette mycorhize montre un manteau fin. Il est de type pseudo-parenchymateux. Le réseau de Hartig s'étend sur une seule couche de cellules corticales (Fig.109).

Morphotype8 : est de couleur blanche, présente une distribution ramifiée avec un mycélium extramatriciel abondant. Il présente des cordons et des rhizomorphes (Fig.110).

La coupe transversale révèle l'existence d'un manteau épais plectenchymateux avec quelques cellules contenant des tanins. Il présente des ornements. Le réseau de Hartig s'étend sur deux à trois couches de cellules corticales.

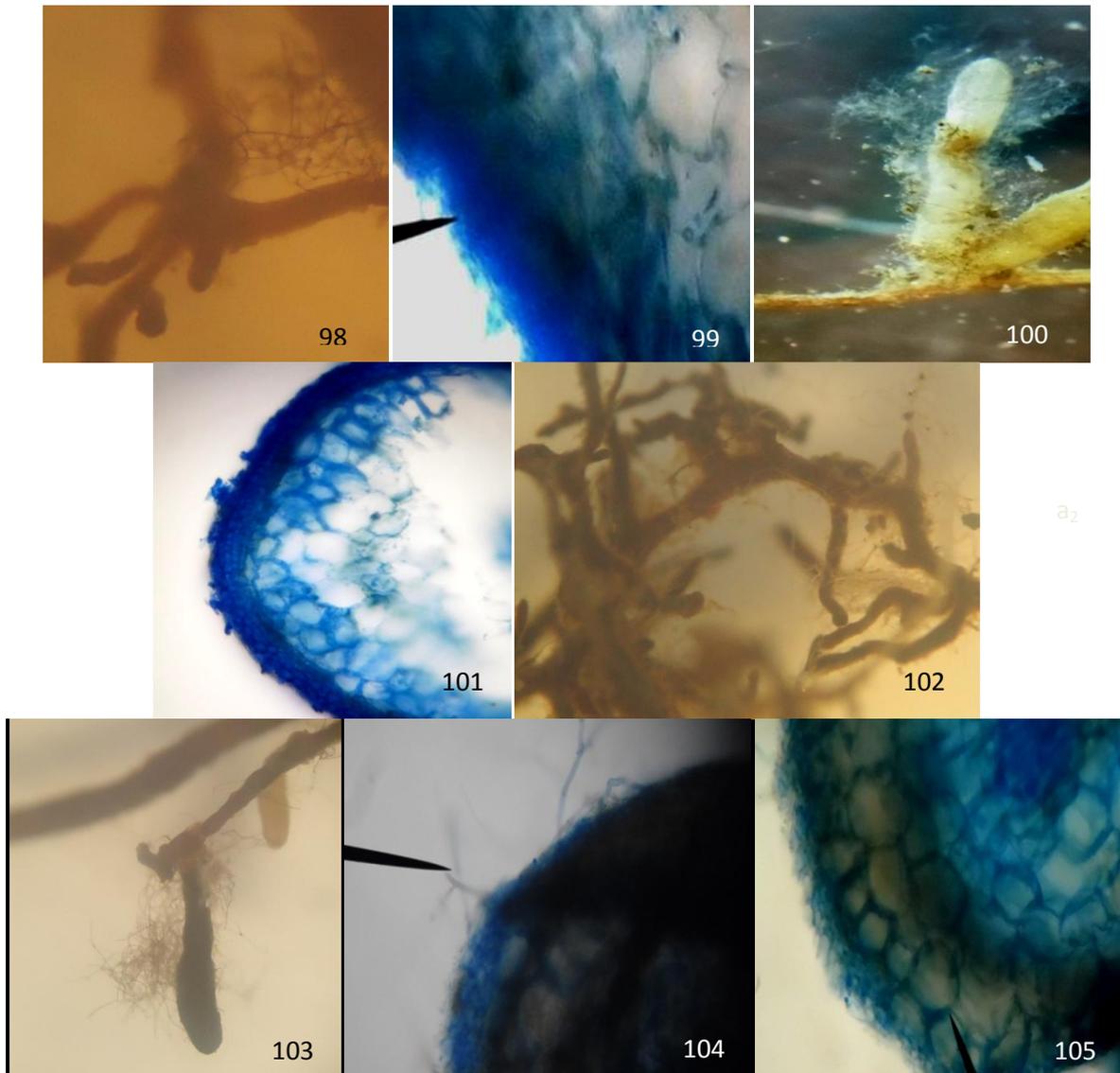


Fig.98-99 : morphotype 1. Fig.98 : mycorhize marron simple de type exploratoire TLMD (G×52). Fig.99 : manteau épais pseudo-parenchymateux, le réseau de Hartig s'étale sur une couche de cellules corticales (G×400).

Fig.100 -101 : morphotype2. Fig. 100 : mycorhize blanche simple de type exploratoire TMLD (G×58). fig.101 : manteau épais pseudo-parenchymateux, le réseau de Hartig s'étale sur trois couches de cellules corticales (G×400).

Fig.102 :morphotype3 : mycorhize marron racèmeuse de type exploratoire TLMD (G×40).

Fig.103-104-105 :morphotype4. Fig.103 : mycorhize noire simple de type exploratoire TLMD (G×52). Fig.104 : manteau peu épais pseudo-parenchymateux présentant des ornements (G×400). Fig.105 : le réseau de Hartig s'étale sur deux à trois couches de cellules (G×400).

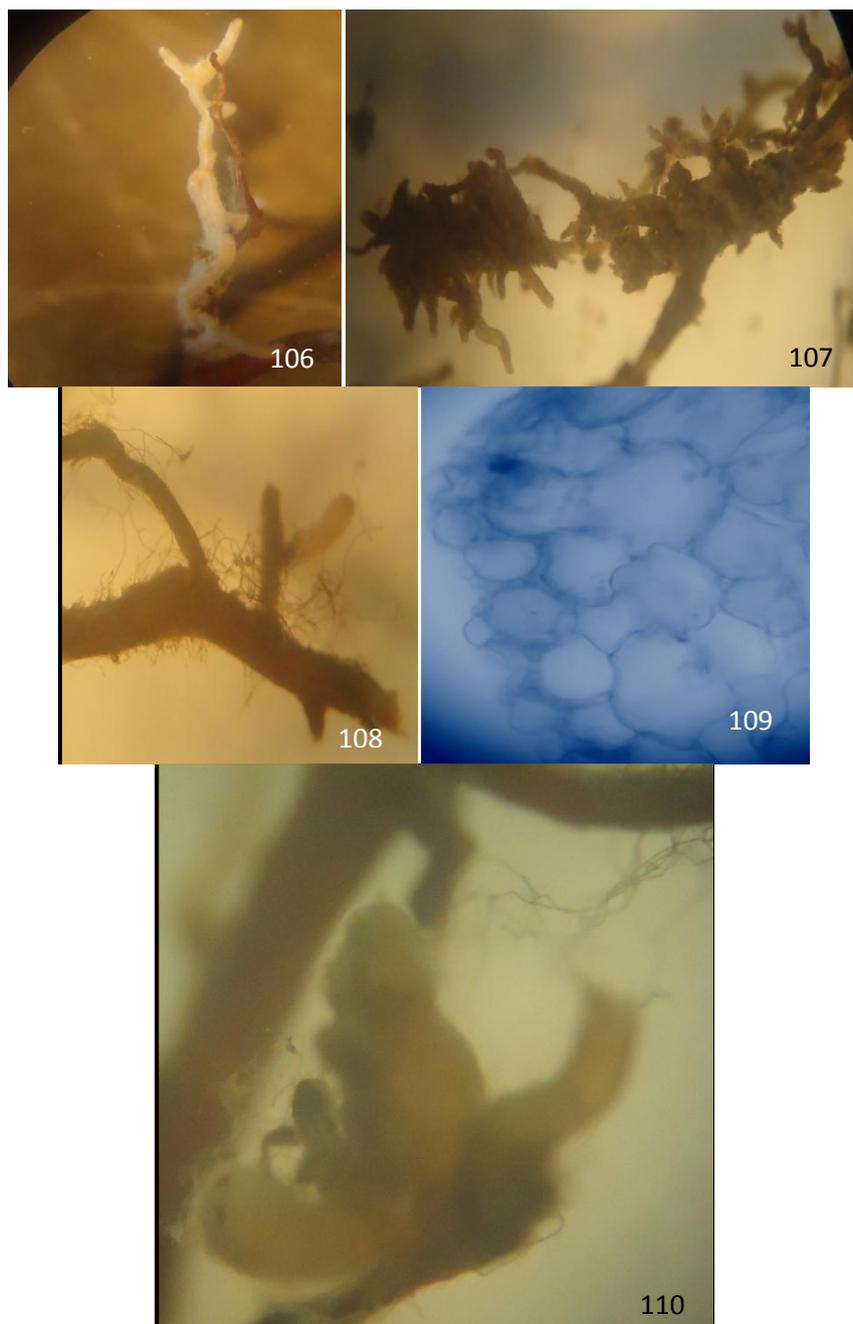


Fig.106 : morphotype5 : mycorhize blanche monopodiale de type exploratoire TC (G×40).

Fig.107 : morphotype6 : mycorhize marron coralloide de type exploratoire TC (G×40).

Fig.108-109 : morphotype 7 ; Fig.108 : mycorhize jaune simple de type exploratoire TLMD (G×40). Fig.109 ; manteau fin pseudo-parenchymateux, le réseau de Hartig s'étale sur une couche de cellules corticales (G×400).

Fig.110 : morphotype8 : mycorhize blanche ramifiée de type exploratoire TLMD(G×58).

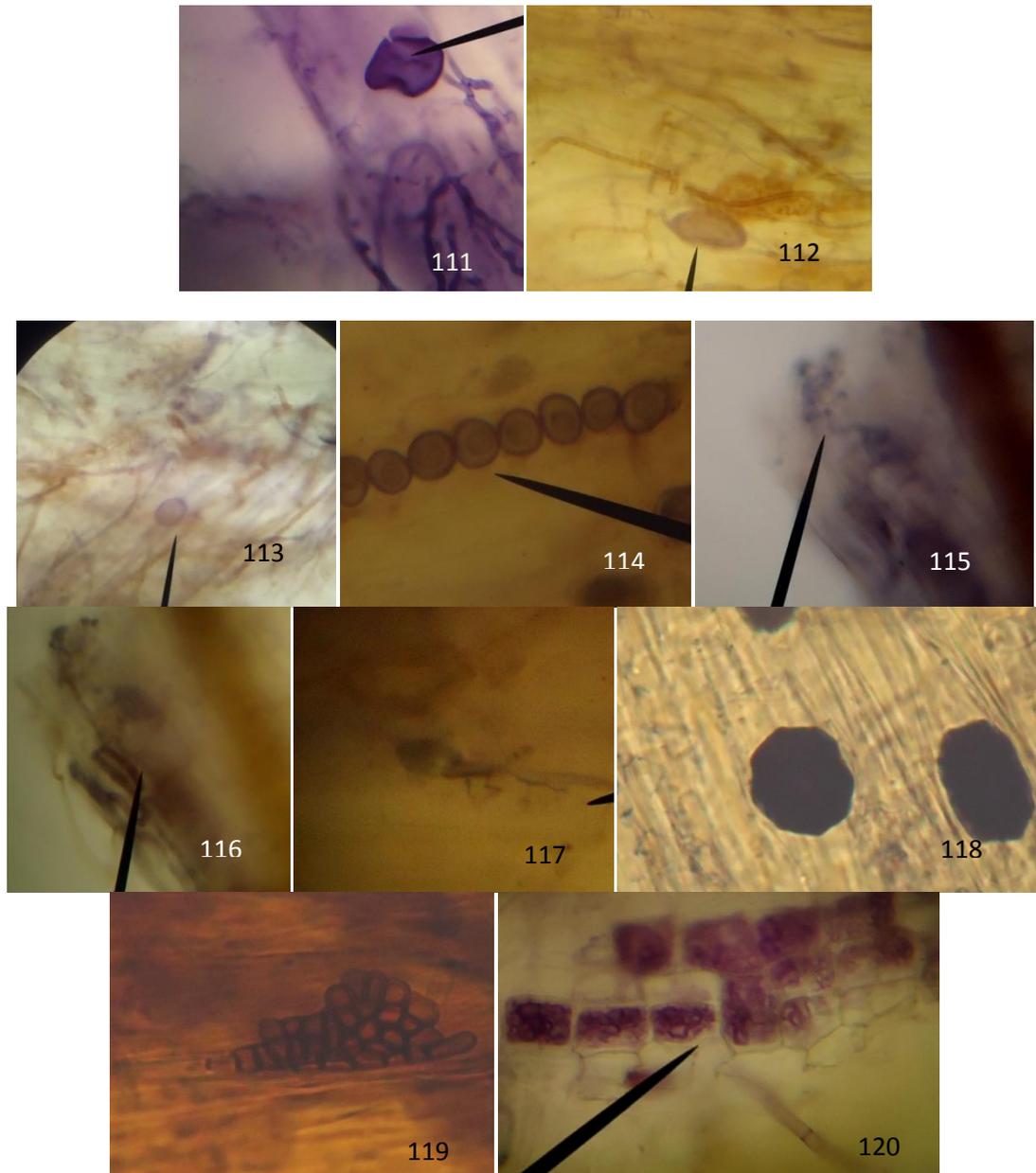


Fig.111-120: les structures endomycorhiziennes observées dans les racines de *Populus nigra*.

Fig.111 : vésicule ronde intracellulaire (G×400). **Fig.112** : vésicule ovale intracellulaire (G×400). **Fig.113** : vésicule ronde intercellulaire (G×400). **Fig.114** : vésicules rondes intracellulaires avec globules lipidiques (G×100). **Fig.115** : mycorhize arbusculaire de type *Arum* (G×400). **Fig.116** et **Fig.117** : mycorhize arbusculaire de type *Paris* (G×400). **Fig.118** : spores intracellulaires à contour irréguliers (G×400). **Fig.119** et **Fig.120** : champignons à hyphes bruns septés (G×400).

Les prélèvements de 2015 se sont révélés plus riches en morphotypes. En effet vingt morphotypes ont été observés parmi eux trois morphotypes ont été observés en 2012. Il s'agit du morphotype 1, morphotype 2 et le morphotype 4. Les autres sont les suivants :

Morphotype 9 : la mycorhize est de couleur marron foncé. Elle présente une distribution simple avec une pointe droite et un mycélium extramatriciel peu abondant. Les cordons sont présents ainsi que quelques rhizomorphes (Fig.121).

Morphotype 10 : la mycorhize est de couleur noire caractéristique du genre *Cenococcum geophilum* avec un mycélium extramatriciel peu abondant (Fig.122).

La coupe transversale révèle l'existence d'un manteau épais plectenchymateux, formé par des hyphes lâches avec la présence des soies. Les cellules à tanins sont présentes (Fig.123).

Morphotype 11 : la mycorhize est blanche et présente une distribution ramifiée avec un mycélium extramatriciel peu abondant. Nous avons noté la présence de quelques cordons (Fig.124).

La coupe anatomique révèle l'existence d'un manteau peu épais plectenchymateux. Le réseau de Hartig s'étend sur deux couches de cellules (Fig.125).

Morphotype 12 : la mycorhize est de couleur blanche, elle présente une distribution simple et un mycélium extramatriciel très abondant à la base. Elle présente des rhizomorphes de couleur marron (Fig.126).

Morphotype 13 : la mycorhize est de couleur orange et présente une distribution monopodiale avec une pointe courbée. Elle présente un mycélium extramatriciel peu abondant. Quelques cordons et rhizomorphes ont été également observés (Fig.127).

Morphotype 14 : la mycorhize est de couleur noire, elle présente une distribution ramifiée avec des pointes sinuées et un mycélium extramatriciel abondant, elle présente des cordons abondants et rhizomorphes sur toute sa longueur (Fig.128).

Morphotype 15 : Elle est de couleur beige, présente une distribution monopodiale avec un apex plus large que la base. Elle est lisse et sans cordon ni rhizomorphe (Fig.129)

Morphotype 16 : la mycorhize est de couleur marron. Elle présente une distribution ramifiée avec des pointes tortueuses. Nous avons noté la présence d'un mycélium extramatriciel peu abondant et quelques cordons de couleur claire (Fig.130).

Morphotype 17 : C'est une mycorhize noire, elle présente une distribution ramifiée avec des pointes tortueuses. Nous avons noté la présence d'un mycélium extramatriciel peu abondant avec des cordons très nombreux et des rhizomorphes (Fig.131)

La coupe anatomique révèle l'existence d'un manteau épais pseudo-parenchymateux avec des cellules à tannins. Le réseau de Hartig s'étend sur deux couches de cellule. Des ornements sont également observés (Fig.132).

Morphotype 18 : Elle est de couleur marron claire. Elle présente une distribution coralloïde. Nous avons noté la présence d'un mycélium extramatriciel peu abondant, ainsi que la présence de cordons et de rhizomorphes (Fig.133).

Morphotype 19 : C'est une mycorhize simple de couleur marron claire. Elle est lisse avec quelques cordons à la base (Fig.134)

La coupe anatomique révèle l'existence d'un manteau fin pseudo-parenchymateux formé par des hyphes lâches présentant des ornements. Le réseau de Hartig s'étend sur un à deux couches de cellules (Fig.135).

Morphotype 20 : il est de couleur beige. Il présente une distribution simple avec des pointes courbées. Nous avons noté la présence d'un mycélium extramatriciel peu abondant au sommet (Fig.136).

Morphotype 21 : est un morphotype de couleur noire à distribution ramifiée. Nous avons noté la présence d'un mycélium extramatriciel peu abondant et des cordons (Fig.137)

La coupe anatomique transversale de cette mycorhize montre un manteau très épais pseudo-parenchymateux avec beaucoup de tanin et des ornements (Fig.138). Le réseau de Hartig parcourt une à deux couches de cellules corticales.

Morphotype 22 : C'est une mycorhize simple de couleur marron foncé avec extrémité beige. Elle est lisse avec des cordons et des rhizomorphes (Fig.139).

Morphotype 23 : Elle est de couleur noir, elle présente une distribution simple. Elle est lisse avec des cordons très abondants (Fig.140). La coupe transversale de cette mycorhize montre l'existence d'un manteau peu épais pseudo-parenchymateux avec des hyphes lâches et des ornements vers l'extérieur. Les cellules à tanins sont nombreuses. Le réseau de Hartig s'étend sur deux à trois couches de cellules corticales (Fig.141).

Morphotype 24 : il est de couleur marron foncée à la base et claire au sommet. Elle présente une distribution monopodiale avec des pointes courbées. Nous avons noté la présence d'un mycélium extramatriciel peu abondant avec des cordons et de rhizomorphes (Fig.142).

Morphotype 25 : Elle est de couleur marron claire à la base et foncée au sommet et lisse. Elle présente une distribution ramifiée avec des pointes droites (Fig.143)

La coupe transversale révèle l'existence d'un manteau peu épais pseudo-parenchymateux présentant des ornements. Le réseau de Hartig s'étend sur deux à trois couches de cellules corticales (Fig.144).

Morphotype 26 : il est de distribution simple avec une pointe courbée, de couleur blanche et à mycélium à feutrage caractéristique du genre *Hebelomasp*. Il présente un mycélium extramatriciel peu abondant (Fig.145).

La coupe anatomique montre un manteau peu épais pseudo-parenchymateux. Le réseau de Hartig s'étend sur deux couches de cellules corticales (Fig.146).

Morphotype 27 : C'est une mycorhize simple de couleur marron claire avec un apex plus large que la base. Elle est lisse avec quelques cordons. (Fig.147).

La coupe anatomique montre un manteau assez épais de type plectenchymateux. Le réseau de Hartig s'étend jusqu'à trois couches de cellules corticales (Fig.148)

La distribution des morphotypes observés chez *Populus nigra* selon la classification établie par Agerer (2001) permet de noter l'abondance des types à exploration moyenne et longue distance (Tableau 5) au cours des deux années de l'étude.

Tableau 5 : Classification des différents morphotypes en groupes exploratoires.

Type d'exploration	2012	2015
Contact	M6	M12 ; M25
Courte distance	M5	M10 ; M20 ; M26
Moyenne et longue distance	M1 ; M2 ; M3 ; M4 ; M7 ; M8	M1 ; M2 ; M4 ; M9 ; M11 ; M13 ; M14 ; M15 ; M16 ; M17 M18 ; M19 ; M21 ; M22 ; M23 ; M24 ; M27

En gras morphotypes en commun.

4-2-2- Les endomycorhizes

La colonisation endomycorhizienne de *P.nigra* est de type arbusculaire. Des hyphes non septées pénètrent dans les cellules corticales pour former des arbuscules de type *Arum* (Fig.115, Fig.152) et des arbuscules de type *Paris* (Fig.116, Fig.117, Fig.153). Des vésicules de formes ovales et rondes intracellulaires ont été observées (Fig.111, Fig.112, Fig.113, Fig.149, Fig.150, Fig.151) ainsi que des amas de spores à contour irrégulier dans les cellules corticales (Fig.118, Fig.154).

Nous avons noté en plus de la colonisation ectomycorhizienne et endomycorhizienne, la présence dans les cellules corticales de champignons à hyphes bruns cloisonnés (dark septate) (Fig.119, Fig.120, Fig.155).



Fig.121 : morphotype 9 de type exploratoire TC, de couleur marron à distribution simple (G×58).

Fig.122-123: morphotype10. Fig.122: *Cenocccum geophylum* (G×58). Fig.123: manteau plectenchymateux sombre avec des soies(G×400).

Fig.124-125 : morphotype11. Fig.124 : mycorhize de couleur blanche ramifiée de type exploratoire TLMD(G×52). Fig.125 : manteau plectenchymateux, le réseau ce Hartig s'étale sur deux couches de cellules(G×400).

Fig.126 : morphotype12 de couleur blanche simple de type exploratoire TLMD(G×52).



Fig.127 : morphotype13 de couleur orange monopodiale de type exploratoire TLMD (G×40).

Fig.128 : morphotype14 de couleur noire, ramifié et de type exploratoire TLMD(G×40).

Fig.129 : morphotype 15 de couleur beige, monopodiale de type exploratoire TC(G×52).

Fig.130 : morphotype 16 de couleur marron foncé à distribution ramifiée de type exploratoire TLMD(G×52).

Fig.131-132 : morphotype 17. Fig.131 : mycorhize noire ramifiée de type exploratoire TLMD(G×40). Fig.132 : manteau épais pseudo-parenchymateux ornémenté avec un réseau de Hartig qui s'étale sur deux couches de cellules corticales (G×400).



Fig.133 : morphotype 18 de couleur marron clair à distribution coralloïde de type exploratoire TLMD(G×52).

Fig.134-135 : morphotype19. Fig.134 : mycorhize de couleur clair simple de type exploratoire TLMD(G×52). Fig.135 : manteau fin pseudo-parenchymateux et le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales (G×400).

Fig.136 : morphotype 20 de couleur beige simple de type exploratoire TC(G×40).

Fig.137-138 : morphotype 21. Fig.137 : mycorhize de couleur noire ramifiée de type exploratoire TLMD(G×58). Fig.138 : manteau épais pseudo-parenchymateux ornementé contenant des tanins(G×1000).

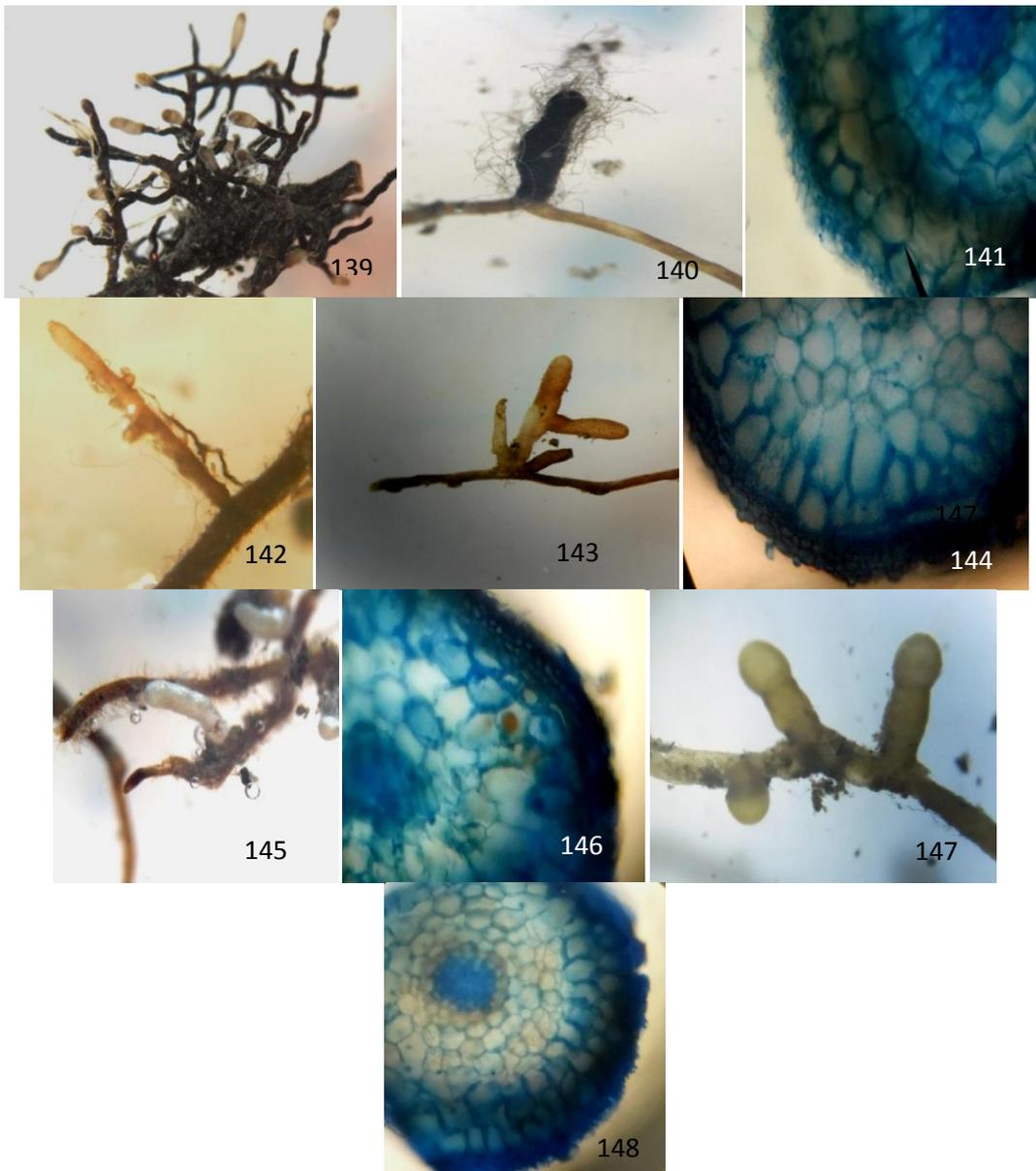


Fig.139 : morphotype 22 de couleur marron à extrémité beige, à distribution simple et de type exploratoire TLMD(G×40). **Fig.140-141**: morphotype 23. Fig.140 : mycorhize noire simple de type TLMD(G×52). Fig.141 : manteau peu épais pseudo-parenchymateux ornementé et avec un réseau de Hartig s'étalant sur trois couches de cellules corticales (G×400). **Fig.142** : morphotype 24 de couleur marron à extrémité claire, à distribution monopodiale et de type TLMD (G×40). **Fig.143-144** : morphotype 25. Fig.143 : mycorhize de couleur marron avec une base claire, à distribution ramifiée et de type TC(G×400). Fig.144 : manteau peu épais pseudo-parenchymateux et un réseau de Hartig sur deux à trois couches de cellules corticales(G×400). **Fig.145-146** : morphotype 26. Fig.145 : mycorhize à feutrage mycélien blanc, simple et de type TCD(G×40). Fig.146 : manteau peu épais pseudo-parenchymateux, le réseau de Hartig s'étale sur deux couches de cellules corticales(G×400). **Fig.147-148** : morphotype 27. Fig.147 : mycorhize beige simple de type TLMD(G×52). Fig.148 : manteau épais plectenchymateux avec un réseau de Hartig qui s'étale sur trois couches de cellules corticales(G×400).

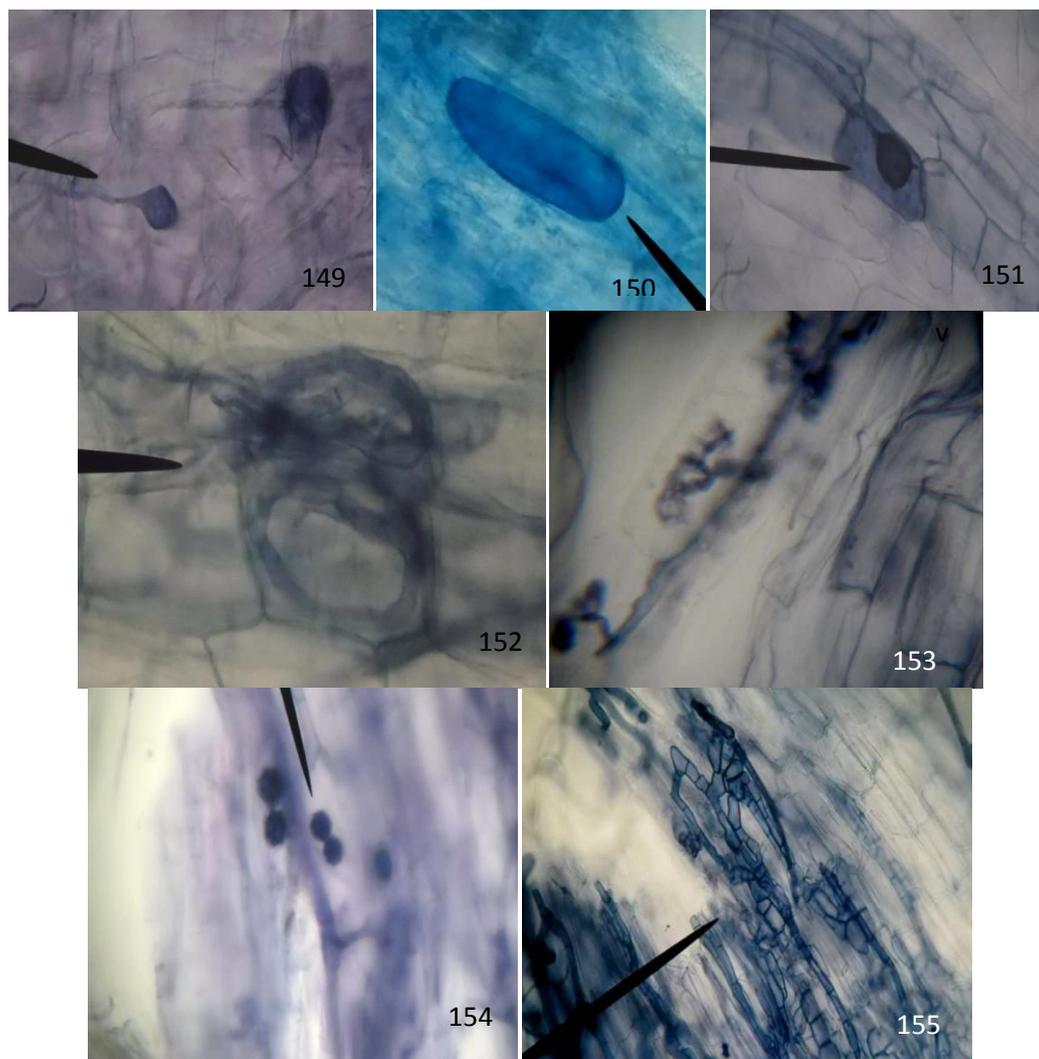


Fig.149-155 : les formations endomycorhiziennes : **Fig.149-Fig.150-Fig.151** : vésicules intracellulaires de différentes formes (G×400). **Fig.152** : mycorhize arbusculaire de type *Paris* (G×400). **Fig.153** : mycorhize arbusculaire de type *Arum* (G×400). **Fig.154** : spores intracellulaires à contour irrégulier (G×100). **Fig.155** : champignon à hyphes sombres cloisonnés (G×400).

3-3-Estimation de la colonisation mycorhizienne

L'estimation de la colonisation a été réalisée pour les échantillons de racines prélevés en 2015(Annexe 6).

Les résultats ont montré que les longueurs de racine endomycorhizée sont supérieures aux longueurs de racines ectomycorhizée pour les quatre arbres échantillonnés (Fig.156)(Annexe 6). L'analyse statistique montre une différence hautement significative de colonisation pour l'arbre 2 ($P= 0.0001$), l'arbre 3 ($P= 0.0002$) et arbre 4 ($P=0.0152$). Cependant, aucune différence n'est constatée chez l'arbre 1.

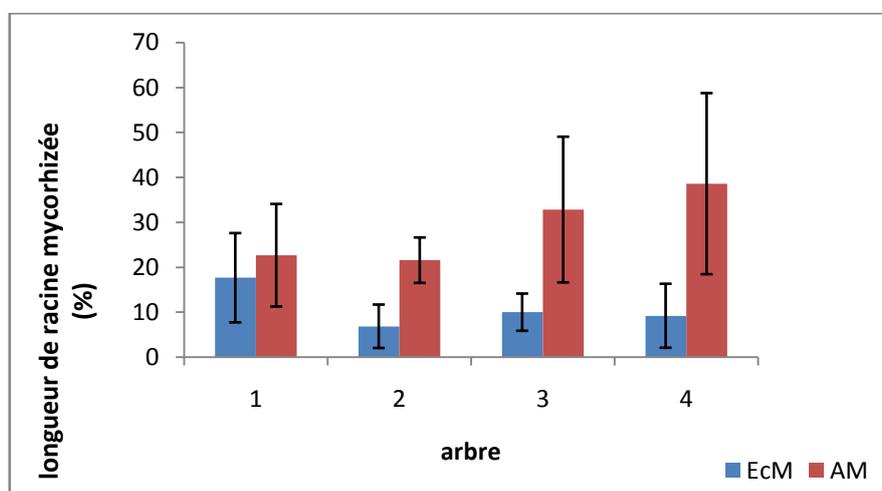


Fig.156 : longueurs de racine ectomycorhizée et endomycorhizée des quatre arbres de *Populus nigra* de la station d'Ait Zikki(2015).

4-Discussion

L'observation des racines de *Populus nigra* d'Ait Zikki a révélé la coexistence des deux formes de mycorhizes sur le même système racinaire. Cependant, la colonisation par les AM prédomine. Ceci a d'ailleurs été observé lors d'un précédent travail chez *Populus nigra* et *Populus alba* (Bournine-Harchaoui, 2003).

Une richesse en morphotypes ectomycorhiziens a été observée. On effet 9 morphotypes ont été décrit chez les quatre arbres en 2012 et vingt morphotypes en 2015. Ceci parait important comparativement aux résultats de Gonçalves(1994) qui a dénombré cinq morphotypes chez

Populus nigra. Cependant, la variation de la diversité des communautés ectomycorhiziennes du peuplier noir en fonction de l'habitat et des années a été signalée par Gardes(2003).

Les différents morphotypes peuvent être classés en trois types exploratoires selon les critères établis par Agerer(2001) :

- des ectomycorhizes de type contact;
- des ectomycorhizes de type courte distance ;
- des ectomycorhizes de type moyenne ou longue distance.

L'étude anatomique a montré que ces ectomycorhizes sont caractérisées par un manteau fongique épais ou peu épais présentant ou pas d'ornementations. Il est de différente texture.

Le réseau de Hartig, contrairement à ce qui est rapporté par la littérature pour les Angiospermes, s'étale sur une à trois couches de cellules corticales mais n'attient jamais l'endoderme. En effet chez les Angiospermes le réseau de Hartig est généralement confiné à l'épiderme (Peterson *et al.* 2004). Des résultats similaires ont été signalés par plusieurs auteurs chez les espèces de plusieurs familles d'Angiospermes (Luppiet Gautero, 1967 ; Di Marino, 2008, Adouane et Beddiar, 2011; Agerer et Rambold, 2004 -2013). Les mêmes observations ont été signalées par Adjoud, (2004) chez les ectomycorhizes des espèces du genre *Eucalyptus*, par Hernez (2014) au niveau de l'ectomycorhizes formées en association entre *Boletus edulis et cistus ladanifer* et par Kadi-Bennane(2016) chez le chêne liège. Les ectomycorhizes avec un réseau de Hartig s'étalant sur plusieurs couches présentent donc une plus grande surface d'échange de nutriments entre les deux partenaires. Ceci attesterait de l'efficacité de ces mycorhizes.

Les résultats de la classification morphotypique montrent la prédominance du type exploratoire moyenne ou longue distance.

Certains morphotypes semblent identiques mais il pourrait s'agir d'espèces différentes. C'est le cas des morphotypes M1, M2 et M4. En effet, Aanen(1999) signale que le type formé par *Hebeloma crustuliniforme* correspond au moins à 17 espèces biologiques qui sont toutes associées avec certaines Salicacées du nord ouest de l'Europe. Les champignons impliqués dans les ectomycorhizes de type contact seraient dus, selon les critères établis par Agerer(2001), aux genres *Lactarius*, *Russula*, *Boletus*, *Xerocamus*. Les genres *Cenococcum geophilum*, *Hebeloma*, *Cortinarius* et *Amanita* seraient responsables des ectomycorhizes de type courte distance.

Les structures endomycorhiziennes observées (vésicules de différentes formes, arbuscules, hyphes de différents diamètres) reflètent l'implication de différents champignons mycorhiziens de type arbusculaire.

La présence de champignons à hyphes bruns cloisonnés (dark septate) a été également observée. Ceci atteste du statut symbiotique multiple du peuplier noir de la station d'Ait Zikki. Neville *et al.* (2002) ont révélé que la colonisation par ce type de champignons (dark septate) était en corrélation positive avec la colonisation AM et négativement corrélée avec la colonisation ECM chez *Populus tremuloides*.

L'estimation de la colonisation mycorhizienne de *P.nigra* a montré que les longueurs de racine endomycorhizée sont supérieures aux longueurs de racine ectomycorhizée. Ce résultat n'est pas en accord avec les résultats de Gardes *etal.* (2003) et Piotrowski *etal.* (2008), qui rapportent chez le peuplier, une augmentation de la colonisation ectomycorhizienne et une régression de la colonisation endomycorhizienne avec l'âge des arbres. Les caractéristiques physico-chimiques du sol ont probablement influencé les taux relatifs de colonisation comme signalé par plusieurs auteurs (Truszkowska, 1953 ; Lodge, 1989 ; Baum et Makeschin, 2000 ; Conn et Dighton, 2000 ; Neville *et al.*, 2002 ; Gehring *et al.*, 2006) . Les résultats de l'analyse pédologique ont révélé un sol riche en phosphore, pauvre en azote et à pH neutre. Le faible taux d'ectomycorhizes est en rapport avec la richesse du sol en phosphore. Les AM ont justement la possibilité d'absorber efficacement l'azote minéral et les acides aminés qui peuvent être présents dans le sol et le transférer à la plante (Courty *et al.*, 2010; Smith et Smith, 2011). En effet, Tisserant *et al.*, 1993 et Boddington et Dodd, (1998) ont rapporté l'efficacité des endomycorhizes par leur activité phosphatase, reconnue dans la solubilisation du phosphore organique des sols et qui augmenterait l'acquisition de cet éléments.

Le pH neutre ne semble pas influencer la colonisation endomycorhizienne contrairement à la colonisation ectomycorhizienne. Nos résultats rejoignent ceux de Hayman (1985) qui rapporte la grande performance de certaines espèces de champignons endomycorhiziens en sols neutres contrairement aux ectomycorhizes plus efficaces dans les sols acides (Selosse, 2008)

Quelque soit La position des différents arbres au cours d'eau les longueurs de racine endomycorhizée sont supérieurs aux longueurs de racine ectomycorhizée. Ces résultats seraient dû au fait que les racines des arbres échantillonnés sont (qu'elles soient loin ou proche du cours d'eau) dans un sol humide car le prélèvement des racines a été réalisé en saison humide (mois de mars). Ceci rejoint les résultats de Truszkowska (1953)(chez le genre *Alnus*), Lodge(1989)(chez *Salix nigra*) et par Miller et Bever (1999)(chez *Panicum*

hemitomon) qui ont observé une augmentation de la colonisation par les AM au dépend de la colonisation ectomycorhizienne des racines poussant dans des sols gorgés en eau durant certaines périodes de l'année.

En plus de l'influence des facteurs physico-chimiques sur les taux de colonisation ECM et AM, l'état phénologique des arbres échantillonnés aurait contribué également à la dominance de la colonisation endomycorhizienne. Les prélèvements des racines ont été réalisés sur des arbres à houppier nu ce qui implique une réduction de la production en photosynthétat. La limitation du carbone dans les plantes hôtes qui supportent à la fois les AM et les ECM conduit à un développement préférentiel des AM. Ces derniers restent fonctionnels dans l'absorption de nutriments avec des exigences en carbone plus faibles que les ECM (Janos, 1983; Connell et Lowman 1989; Jakobsen *et al.*, 2002). Ceci montre que les ECM et les AM confèrent des bénéfices différents à leurs plantes hôtes (Van der Heijden, 2001; Gehring et Whitham, 2002).

5- Conclusion

L'étude du cortège mycorhizien du peuplier noir dans la région Ait zikki, espèce connue par son caractère à double symbiose a montré en plus de l'association mycorhizienne, la présence de pseudomycorhizes formées par des champignons à hyphes bruns cloisonnés. Notre étude a permis de révéler la grande richesse en type ectomycorhizien qui varie d'une année à une autre et une diversité de champignons endomycorhiziens.

Le statut mycorhizienne de *Populus nigra* de la station d'Ait Zikki est en faveur de la symbiose endomycorhizienne quelle que soit leur position par rapport au cours d'eau. Il semble que les facteurs physico-chimique du sol (essentiellement la disponibilité de P et de N) est à l'origine de cette différence de colonisation par les deux types mycorhiziens. L'état phénologique des arbres aurait également favorisé la colonisation endomycorhizienne.

CHAPITRE V

Estimation qualitative et quantitative des spores endomycorhiziennes

1- Introduction

Les propagules mycorhiziennes constituent la forme de dissémination des AM dans le sol. Ces entités peuvent être rencontrées soit sous forme de spores, de sporocarpes, de racines mycorhizées des plantes-hôtes. Ces propagules représentent un potentiel qui s'exprimera ou non en fonction des conditions édaphiques (Strullu, 1991). Dès que les conditions deviennent favorables (température et humidité), les spores germent et infectent les racines des plantes-hôtes (Koske et Gemma, 1997; Guadarrama et Alvarez-Sanchez, 1999).

Selon Morton *et al.* (1995) et Sturmer et Bellei (1994), les spores sont parmi les moyens disponibles pour mesurer la richesse et la diversité des AM. Ces communautés peuvent être estimées dans un sol en termes de nombre d'espèces présentes et d'abondance de chacune d'elles dans la communauté. L'estimation de l'abondance peut être faite par l'observation directe du nombre de spores présentes dans le sol.

(Gerdemann et Nicolson, 1963 ; Brundrett *et al.*, 1994). Par contre, leur identification est le plus souvent difficile à cause des faibles variations morphotypiques.

Les concepts utilisés dans la systématique des champignons mycorhiziens à arbuscules sont basés essentiellement sur la morphologie de la spore (Rosendahl *et al.*, 1994 ; Morton et Benny, 1990), mais cette identification reste très difficile puisqu'elle ne permet d'obtenir que peu de données sur la diversité de ces champignons (Giovanetti et Gianinazzi-Pearson, 1994). Le problème est encore exacerbé par la difficulté de leur obtention dans les cultures axéniques (Dodd *et al.*, 1996).

Les méthodes d'évaluation des propagules indigènes des AM sont multiples et présentent aussi bien des avantages que des inconvénients. Le comptage direct des spores par gramme de sol (Gerdemann et Nicolson, 1963) est une méthode simple mais reste incomplète puisque la sporulation peut dépendre du champignon AM, de la plante-hôte, des caractéristiques du sol et des conditions climatiques (Sieverding, 1991).

Après avoir observé des taux importants d'endomycorhizes chez les deux espèces étudiées, une estimation qualitative et quantitative a été réalisée. Cette étude permettra d'apprécier la richesse et l'abondance en spores endomycorhiziennes dans les sols des stations d'étude.

2-Résultats

2-1- Description morphologique et détermination des spores

L'observation des spores sous la loupe binoculaire à fort grossissement a révélé la présence de nombreux morphotypes.

2-1-1- Spores isolées à partir du sol prélevé sous if à Tikjda

Six morphotypes ont été observés:

Morphotype 1 : la spore est sphérique de couleur 40% Cyan/ 80% Magenta/ 100% Yellow/ 0% Black, et de diamètre 75µm. La paroi est lisse. La spore est pourvue d'un hyphes suspenseur (Fig.158).

Cette spore appartiendrait à *Glomus ambisporum*.

Morphotype 2 : la spore est sphérique, de couleur 20% Cyan/ 20% Magenta/ 30% Yellow/ 10% Black. Elle a un diamètre de 60µm. La paroi est lisse. Elle est pourvue d'un hyphes suspenseur (Fig.159).

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp.1*.

Morphotype 3: de couleur 60% Cyan/ 80% Magenta/ 100% Yellow/ 0% Black. La spore est ovoïde allongée d'une largeur de 75µm de et 200µm de longueur.

La paroi, formée de deux couches est lisse entourée d'hyphes mycéliens. Elle est pourvue d'un long hyphes suspenseur (Fig.160).

Cette spore appartiendrait à *Scutellospora sp.*

Morphotype 4: la spore est de couleur marron et de forme subsphérique. Le diamètre de la spore est de 12.5µm. la paroi est rugueuse. La spore est pourvue d'un hyphes suspenseur de couleur transparent (Fig.161).

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp.2*.

Morphotype 5: la spore est de couleur noire, sphérique ayant un diamètre de 150µm. la paroi est rugueuse, pourvue d'un hyphes suspenseur de couleur marron foncé (Fig.162).

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp.3*.

Morphotype 6: la spore est de couleur marron foncé, sphérique et ayant un diamètre de 300µm. la paroi est rugueuse. Elle est pourvue d'un point d'attachement de l'hyphes suspenseur (Fig.163).

Cette spore appartiendrait à *Scutellospora gregaria*.



Fig. 158 : *Glomus ambisporum* (G×400). Fig. 159 : *Glomus sp.1*(G×100). Fig. 160 : *Scutellospora sp*(G×400). Fig. 161: *Glomus sp.2*(G×400). Fig. 162 : *Glomus sp.3*(G×400). Fig. 163: *Scutellospora gregaria*(G×400)

2-1.2. Spores isolées à partir du sol prélevé sousif à la fontaine des ifs

Cinq morphotypes ont été observés en 2013:

Morphotype 7: la spore est de couleur 40% Cyan/ 60% Magenta / 100% Yellow/10% Black. Elle est sphérique de 137.5µm un diamètre. La paroi de 9.96µm d'épaisseur est formée de trois couches. La couche externe est ornementée. Elle est dépourvue d'hyphe suspenseur (Fig. 164 et Fig. 165).

Cette spore appartiendrait à *Acaulosporalaevis*.

Morphotype 8: la spore est de couleur 60% Cyan/ 80% Magenta / 100% Yellow/10% Black. Elle est sphérique avec un diamètre est de 100µm (Fig. 166).

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp. 4*.

Morphotype 9: la spore est de couleur 60% Cyan/ 80% Magenta / 100% Yellow/0% Black. Elle est ronde et dépourvue d'hyphe suspenseur. Son diamètre est de 150µm (Fig. 167).

Cette spore appartiendrait à *Acaulosporabireticulata*.

Morphotype 10: la spore est de couleur 60% Cyan/ 80% Magenta / 100% Yellow/0% Black. Elle est ronde avec un diamètre de 150µm et elle est pourvue d'un long hyphe suspenseur (Fig. 168).

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp. 5*.

Morphotype 11: la spore est de couleur 60% Cyan/ 80% Magenta / 100% Yellow/ 10% Black. Elle est Subsphérique avec un diamètre de 200µm, à paroi lisse et elle possède une hyphe d'attache (Fig. 169).

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp. 6*

Morphotype 12 (Fig. 170) : la spore est sphérique, de couleur marron et avec un diamètre de 200µm. la paroi est lisse, dépourvue d'hyphe suspenseur.

Cette spore appartiendrait à *Acaulospora sp. 1*.

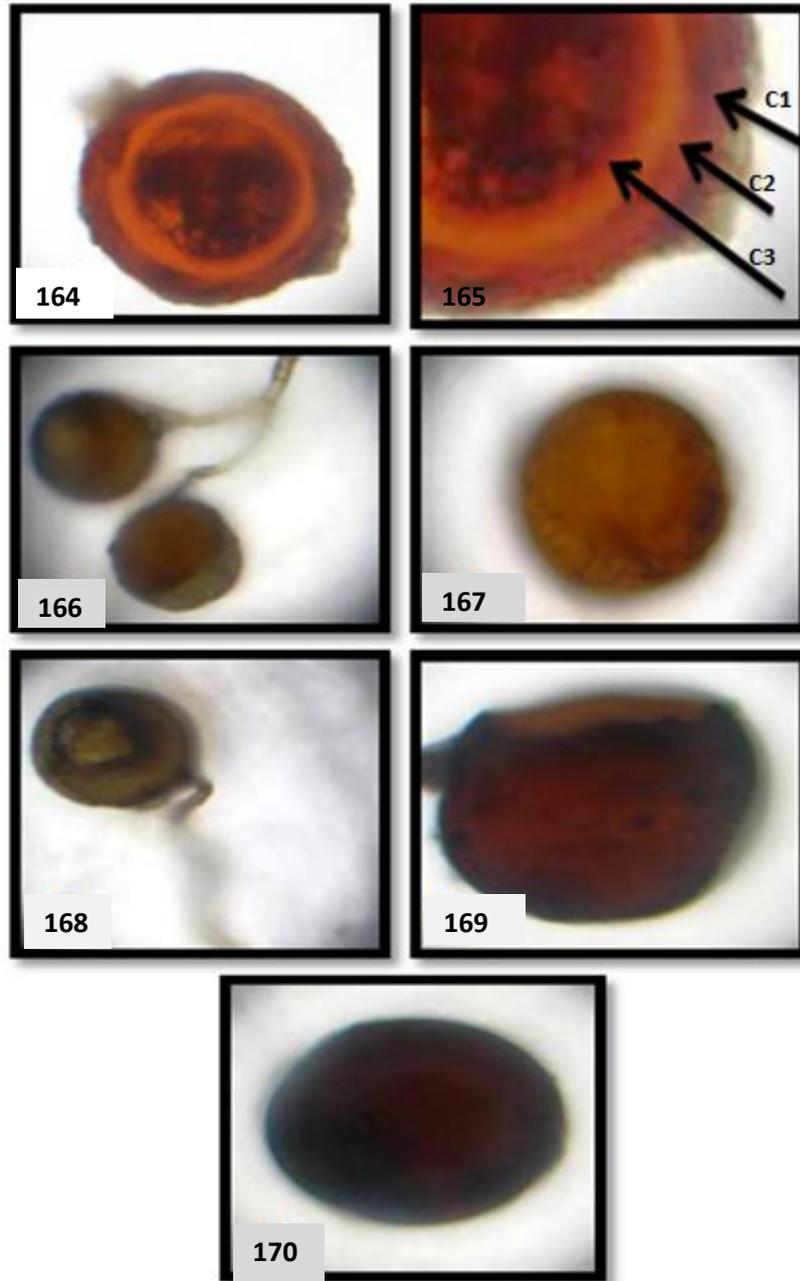


Fig. 164 : spore d'*Acaulospora laevis*(G×400). Fig. 165: les trois couches C1, C2, C3 de la paroi d'*Acaulospora laevis*(G×1000). Fig. 166: *Acaulospora bireticulata*(G×400). Fig. 167: *Glomus sp. 4*. Fig. 168 :*Glomus sp.5*(G×400). Fig. 169: *Glomus sp. 6*(G×400). Fig. 170: *Acaulospora sp.1*(G×400)

Treize morphotypes ont été observés en 2015:

Morphotype 14: la spore est de couleur 0% Cyan/ 60% Magenta / 100% Yellow/ 10% Black. Son diamètre est de 175µm et elle est ronde (Fig. 171) . La paroi est lisse, formée de deux couches de 4.15µm d'épaisseur (Fig. 172).

Cette spore appartiendrait à *Acaulospora sp.2*.

Morphotype 15: la spore est de couleur 40% Cyan/ 80% Magenta / 80% Yellow/ 0% Black. Elle est ronde avec un diamètre de 100µm (Fig. 173). La paroi lisse est formée de deux couches de 4.15µm d'épaisseur. Elle est pourvue d'un hyphes d'attache légèrement coudé (Fig. 174).

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp.7*.

Morphotype 16: la spore est de couleur 20% Cyan/ 0% Magenta / 20% Yellow/ 0% Black. Elle a une forme d'ampoule avec un hyphes d'attache. Son diamètre est de 37.5µm (Fig. 175). La paroi est lisse de 0.83µm d'épaisseur (Fig. 176).

Cette spore appartiendrait à *Entrophospora colombiana*.

Morphotype 17: la spore est de couleur 60% Cyan/ 80% Magenta / 100% Yellow/ 0% Black. Elle est légèrement ovoïde avec un diamètre de 112.5µm (Fig. 177). La surface de la spore est ornementée. la paroi est formée de trois couches avec une épaisseur de 8.3µm (Fig. 178).

Cette spore appartiendrait à *Acaulosporarehmii*.

Morphotype 18: la spore est de couleur 20% Cyan/ 60% Magenta / 100% Yellow/ 0% Black. Elle est ronde avec un contenu granulé et de diamètre égal à 125µm (Fig. 179). La paroi est lisse formée de deux couches (Fig. 180). Elle a une épaisseur de 3.73µm.

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp.6*.

Morphotype 19 (Fig. 181) : la spore est de couleur 20% Cyan/ 60% Magenta / 100% Yellow/ 0% Black. Elle est sphérique et son diamètre est de 125µm.

La paroi est lisse formée de deux couches ayant une épaisseur égale à 4.15µm. Elle possède un hyphes suspenseur (Fig. 182).

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp.7*.

Morphotype 20: la spore est sphérique de couleur 0% Cyan/ 60% Magenta / 100% Yellow/ 0% Black. Son diamètre est de 175µm (Fig. 183) . La paroi a une épaisseur de 3.32µm. Elle

est lisse et elle est formée de deux couches (Fig.184). La spore est dépourvue d'hyphe suspenseur

Cette spore appartiendrait à *Claroideoglosum*.

Morphotype 21: la spore est sphérique de couleur 20% Cyan/ 60% Magenta / 100% Yellow/10% Black. Elle a un aspect granulé et son diamètre est de 175µm (Fig. 185) .

La paroi de la spore a une épaisseur de 2.49µm, formée de deux couches (l'externe est plus sombre et plus épaisse que l'interne) (Fig. 186). Elle est lisse avec quelques ornements. La spore est dépourvue d'hyphe suspenseur.

Cette spore appartiendrait à *Entrophospora sp.*

Morphotype 22: la spore est sphérique de couleur 40% Cyan/ 60% Magenta / 100% Yellow/10% Black. Son diamètre est de 205µm (Fig. 187). La paroi est lisse, formée de deux couches et son épaisseur est de 2.9µm (Fig. 188). La spore est dépourvue d'hyphe suspenseur.

Cette spore appartiendrait à *Acaulosporagerdmannii*.

Morphotype 23 : la spore est sphérique, de couleur marron foncé. Son diamètre est de 250µm (Fig. 189). La paroi est ornée. Elle présente un hyphe suspenseur (Fig. 190).

Cette spore appartiendrait à *Gigaspora sp.1.*

Morphotype 24: la spore est sphérique de couleur noire et de 230µm de diamètre. La paroi est lisse présentant un hyphe suspenseur noir (Fig. 190) .

Cette spore appartiendrait à *Gigaspora sp.2.*

Morphotype 25: la spore est sphérique de couleur noire et de 137.5µm de diamètre. La paroi est lisse. Elle est pourvue d'un hyphe suspenseur de couleur noir (Fig. 191) .

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp.8.*

Morphotype 26: la spore est sphérique, de couleur marron foncé, de 275µm de diamètre. La paroi est lisse. Elle est dépourvue d'hyphe suspenseur (Fig. 192) .

Cette spore appartiendrait à *Acaulospora sp.4.*

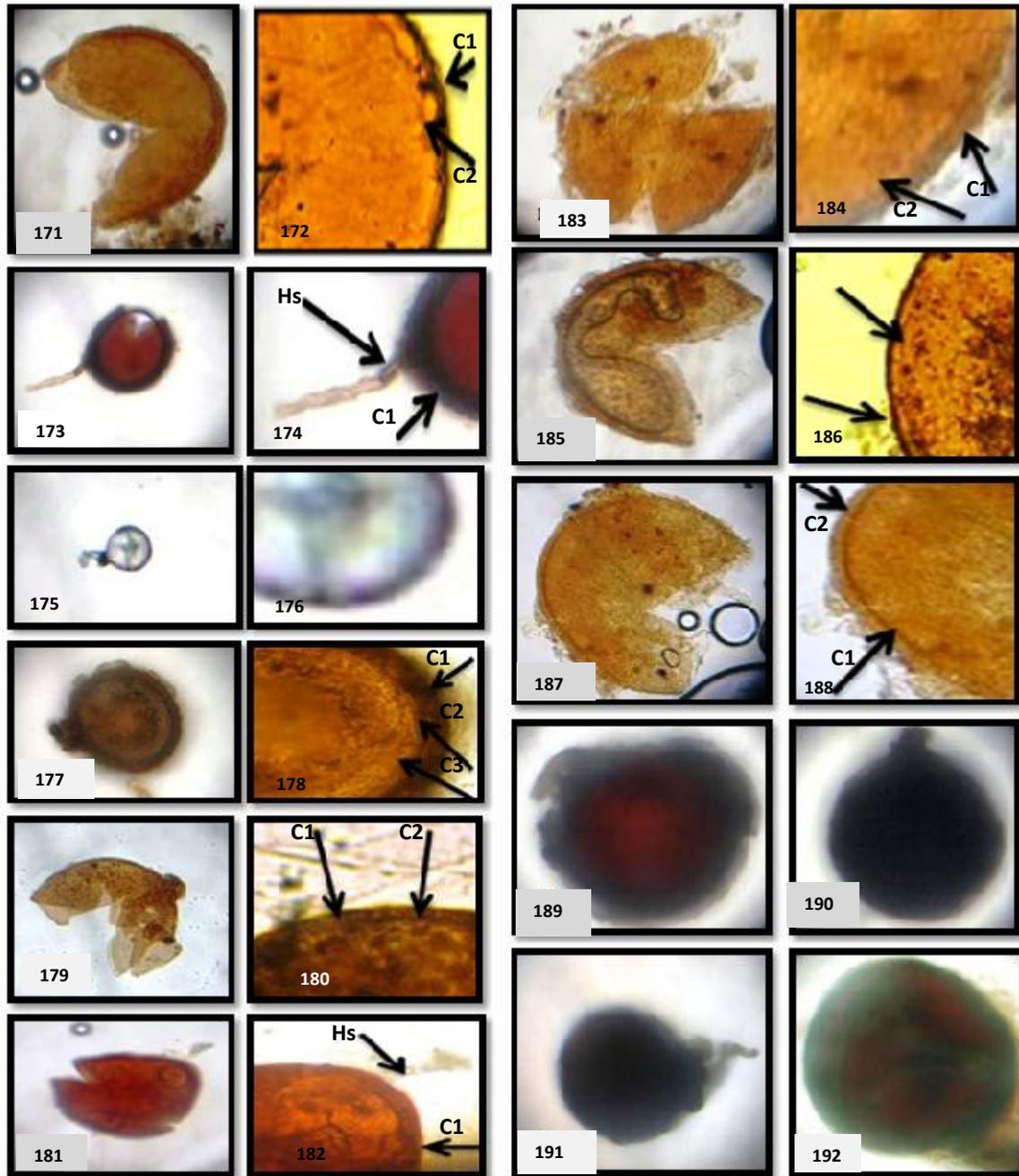


Fig. 171: spore *Acaulospora sp.2*(G×400). Fig. 172:paroi d'*Acaulospora sp.2*Formée de deux couches(G×1000). Fig. 173 : spore de *Glomus sp.7* (G×400). Fig. 174:hyphe suspenseur(Hs) et la paroi formée d'une seule couche de *Glomus sp.5* (G×1000). Fig. 175: *Entrophospora colombiana*. Fig. 176: aspect en ampoule de *Entrophospora colombiana*(G×1000). Fig. 177: *Acaulospora rehmi*.(G×400). Fig. 178 : la paroi formée de trois couches d'*Acaulospora rehmi* avec une surface ornementée (G×1000). Fig. 179: *Glomus sp.6*(G×400). Fig. 180: les deux couches de la paroi de *Glomus sp.6*(G×1000). Fig. 181: *Glomus sp.7*(G×400). Fig. 182: l'hyphe suspenseur et la paroi formée d'une seule couche de *Glomus sp.7*(G×1000). Fig. 183: *Claroideoglomus*(G×400). Fig. 184: les deux couches de la paroi de *Claroideoglomus*. Fig. 185: *Entrophospora sp*(G×400). Fig. 186: la paroi d'*Entrophospora sp* formée de deux couches. Fig. 187: spore d'*Acaulospora gerdmannii*(G×400). Fig. 188: les deux couches de la paroi d'*Acaulospora gerdmannii*. Fig. 189:spore de *Gigaspora sp.1*(G×100). Fig. 190:spore de *Gigaspora sp.2*(G×400) avec son hyphe suspenseur noir. Fig. 191: spore de *Glomus sp.8*(G×400). Fig. 192: *Acaulospora sp.4*(G×400).

2-1-3- Spores isolées à partir du sol prélevé sous peuplier à Ait Zikki

Quatre morphotypes ont été observés :

Morphotype 27: la spore a la forme d'une ampoule, de couleur 60% Cyan/80% Magenta / 100% Yellow/10% Black et d'un diamètre de 58.5µm. La paroi de la spore est lisse. La spore est pourvue d'une hyphesuspenseur (Fig. 193) .

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp.12*.

Morphotype 28: la spore a la forme d'une ampoule, de couleur 60% Cyan/80% Magenta / 100% Yellow/10% Black. Son diamètre est de 112.5µm (Fig. 194) . La paroi, dépourvue d'hyphesuspenseur, est poreuse (Fig. 195).

Cette spore appartiendrait à *Acaulosporaalpina*.

Morphotype 29: la spore a la forme d'une ampoule de couleur noire et de 80µm de diamètre. La paroi de couleur marron. Elle présente une hyphes d'attache (Fig. 196) .

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp.13*.

Morphotype 30: la spore est sphérique pourvue d'une hyphesuspenseur. La couleur de la spore est 0% Cyan/ 30% Magenta / 70% Yellow/10% Black. Son diamètre est de 125µm (Fig. 197).

Cette spore appartiendrait à *Glomus sp.14*.

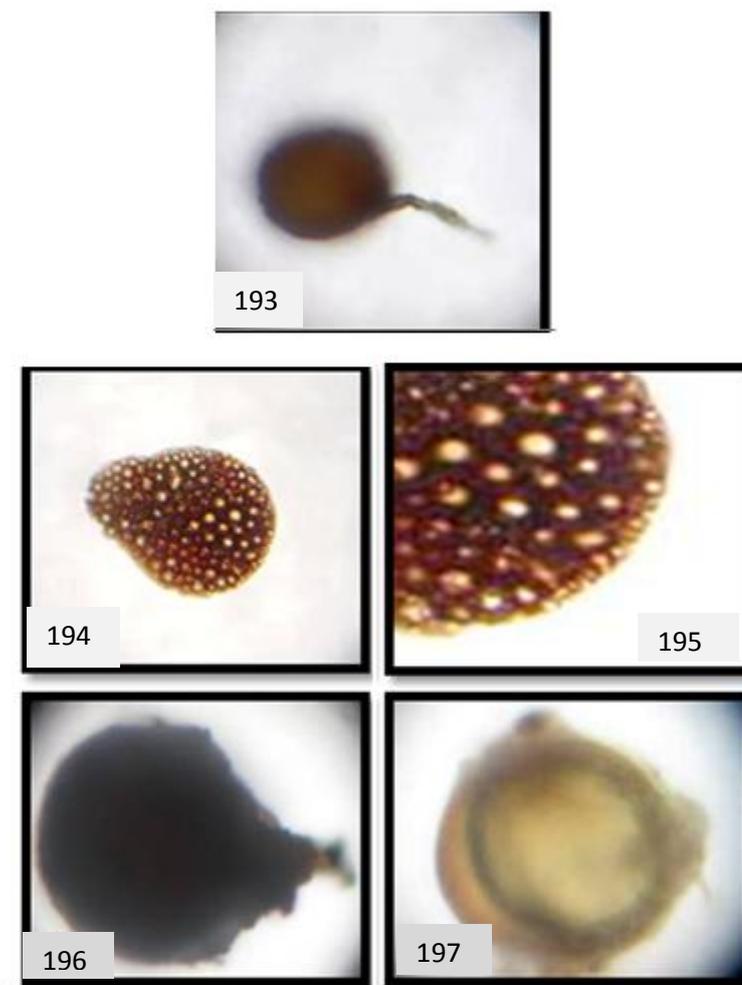


Fig. 193: spores de *Glomus sp.12* (G×400). Fig. 194: spore de *Acaulospora alpina*(G×400).
Fig. 195: la paroi poreuse caractéristique de la spore d'*Acaulospora alpina*(G×1000). Fig.
196: spore de: *Glomus sp.13* (G×400). Fig. 197: spore de *Glomus sp.14* (G×400).

2-2- Quantification des spores des différents sols

Le nombre de spores observées ainsi que le nombre de morphotypes sont représentés dans la Fig. 198.

Les spores recueillies dans la fraction 63µm sont les plus abondantes dans tous les sols. Il en est de même pour le nombre de morphotypes.

Le nombre de spores et le nombre de morphotypes trouvés dans le sol prélevé à la fontaine des ifs à variée d'une année à une autre. En effet le sol prélevé en 2015 est plus riche en spores que celui prélevé en 2013.

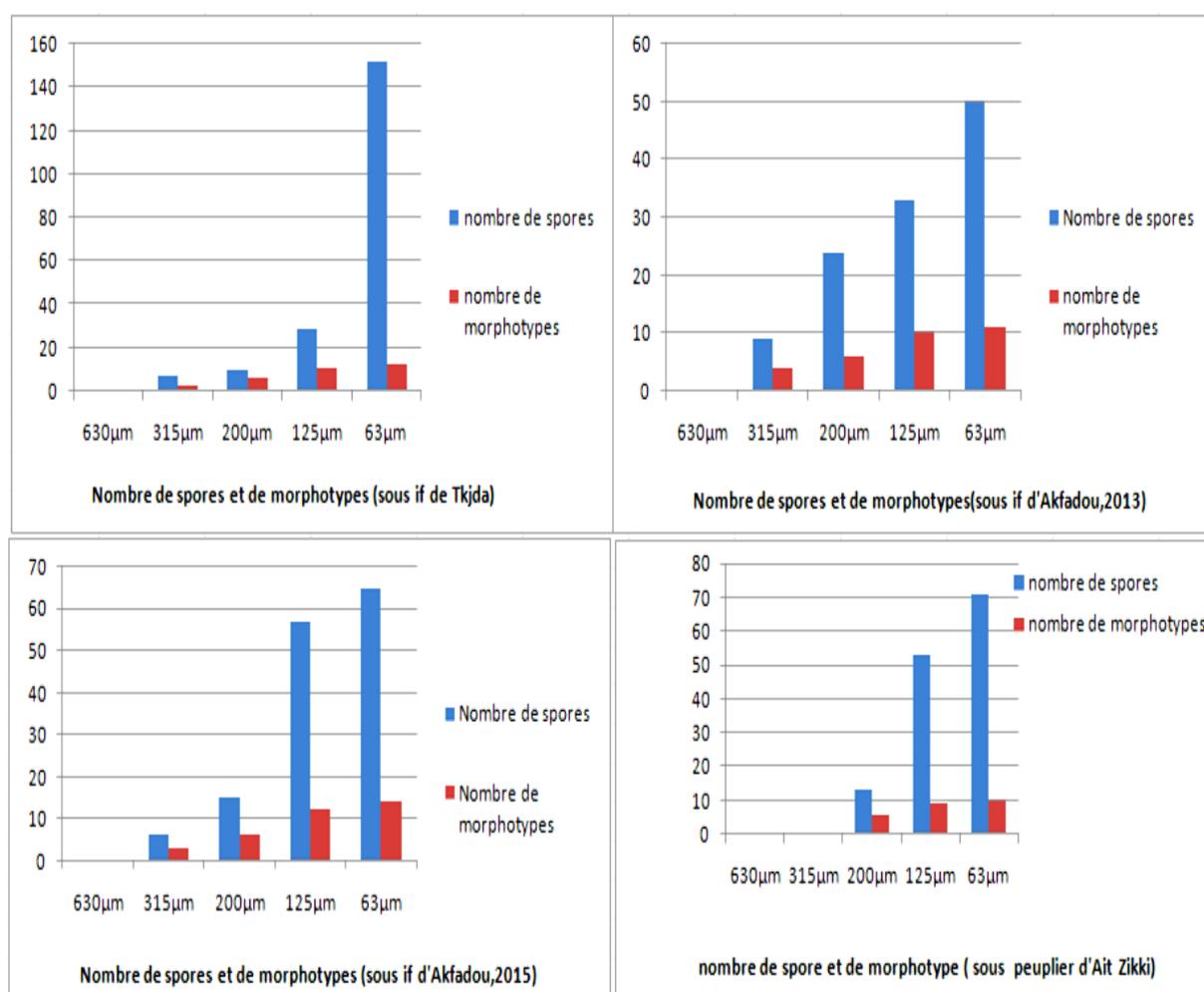


Fig. 198: Nombre de spores et nombre de morphotypes dans les différentes fractions.

Sept genres sont représentés dans les différents sols étudiés : *Glomus*, *Gigaspora*, *Scutellospora*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Paraglomus*, *Claroideoglomus*.

Le genre *Glomus* est le plus abondant. En effet il est présent au niveau de tous les sols étudiés avec un pourcentage qui varie entre 43.59% pour le sol prélevé sous if d'Akfadou (2015) et 66.67% pour le sol prélevé sous peuplier d'Ait Zikki (Fig. 199).

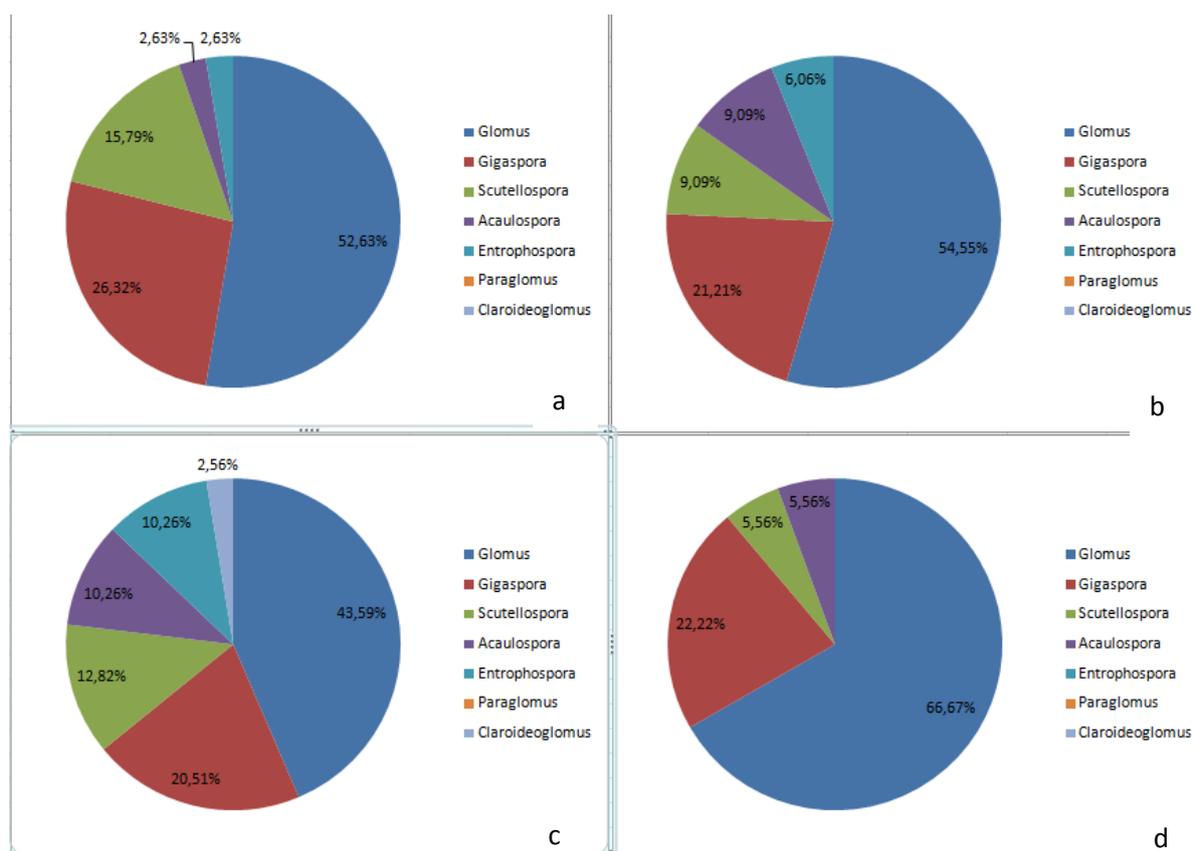
Le genre *Gigaspora* est présent dans tous les sols avec un pourcentage qui varie entre 20.51% pour le sol prélevé sous if d'Akfadou en 2015 et 26.32% pour le sol prélevé sous if de Tikjda. (Fig. 199)

Le genre *Acaulospora* est présent dans tous les sols avec un pourcentage qui varie entre 2.63% pour le sol prélevé sous if de Tikjda et 10.26% pour le sol prélevé sous if d'Akfadou en 2015. (Fig. 199)

Le genre *Scutellospora* est présent dans tous les sols avec des pourcentages qui varient entre 5.54% pour le sol prélevé sous peuplier d'Ait Zikki et 15.97% pour le sol prélevé sous if de Tikjda (Fig. 199).

Le genre *Entrophospora* est présent qu'au niveau du sol prélevé sous if avec un pourcentage de 2.63% (Tikjda), avec un pourcentage de 6.06% (Akfadou en 2013) et avec un pourcentage de 10.26% (Akfadou en 2015). Ce genre est absent sous peuplier noir d'Ait Zekki (Fig. 199).

Le genre *Claroideoglomus* se trouve uniquement dans le sol prélevé sous if de l'Akfadou en 2015 avec un pourcentage de 2.56% (Fig. 199).



a : Pourcentage des différents genres déterminés dans le sol sous if à Tikjda. b : Pourcentage des différents genres déterminés dans le sol sous if à Akfadou(2013). c :Pourcentage des différents genres déterminés dans le sol sol sous if à Akfadou(2015). d :Pourcentage des différents genres déterminés dans le sol sous peuplier à Ait zikki.

Fig.199 : Fréquence relative des différents types de spores.

3- Discussion

Nos résultats montrent que les spores des *Gloméromycètes* extraites dans les différents sols étudiés sont majoritairement de petite taille (comprise entre 125 et 63µm).En effet, C'est le genre *Glomus*, spores à faible diamètre, qui s'est montré le plus abondant au niveau de tous les sols que nous avons étudié. Le genre *Glomus* est le plus abondant et le plus diversifié et qui présente une large répartition dans la nature (Schenk et Pérez, 1987). Les autres genres rencontrés dans notre étude, sont à spores beaucoup plus grandes.

Les différents genres d'AM observés sont présents avec des pourcentages différents. Ces derniers ont varié d'une station à une autre et selon l'hôte considéré. Cette différence d'abondance relative des différents types de spores est rapportée par Brundrett (1991) qui suppose que les changements dans la composition des hôtes peuvent influencer la composition des champignons associés. De même, Jeffries et Barea (2001) ont relié la nature des communautés d'AM au type de peuplement végétal et à l'existence d'écotypes.

Les facteurs édaphiques influencent la diversité sporale des AM. En effet, Klironomos *et al.* (1993) suggèrent que le pH et la matière organique pourraient être des régulateurs de la sporulation des champignons mycorhiziens arbusculaires. Mosse (1973) précise par son étude que le genre *Glomus* apparaissait généralement dans les sols à pH neutre ou alcalin, alors que *Gigaspora* et *Acaulospora* sont tolérants à l'acidité. Ces résultats expliquent les pourcentages élevés en spores du genre *Glomus* observés dans tous les sols qui sont à pH neutre. Plusieurs auteurs (Hayman et Stovold, 1979, Jensen et Jacobsen 1980, Puess et Gianinazzi-Pearson, 1984 ; Young *et al.*, 1985, Jeffries *et al.*, 1988) rapportent également que les spores de certains *Glomus* semblent être bien adaptés à des sols fertiles à forte teneur en éléments nutritifs. Ceci est en accord avec le résultat obtenu pour le sol d'Ait zikki à forte teneur en phosphore où nous avons noté le pourcentage le plus élevé en spore du genre *Glomus*.

Les spores du genre *Gigaspora* sont parmi les genres les plus fréquents dans tous les sols. Les taux de matière organique des sols seraient à l'origine de ce résultat (Tikjda M.O=3.20%, Akfadou M.O= 4.24, Ait zikki, M.O=2.79%). En effet, L et Schönbeck (1991), rapportent la prédominance du genre *Gigaspora* dans les sols à teneur en matière organique de l'ordre de 3,5%. L'abondance des spores du genre *Gigaspora* est rapportée même dans des sols à taux de matière organique très élevés de l'ordre de 8.7% (Gaur *et al.*, 1998).

Une différence quantitative et qualitative de la richesse sporale sous if de l'Akfadou entre l'année 2013 et 2015 est notée. Ceci rejoint les travaux de Brundrett *et al.* (1994) qui rapportent que la production de spore AM peut changer d'une année à une autre. De même plusieurs auteurs (Van der Heijden et Vosatka, 1999 ; Kennedy *et al.*, 2002 ; Bohrer *et al.*, 2004) ont montré que la composition de la communauté AM du sol varie dans le temps et dans l'espace.

4-Conclusion

L'étude de la richesse morphotypique et de l'abondance relative en spores des champignons endomycorhiziens des sols prélevés sous *Taxus baccata* dans les deux stations (Akfadou et Tikjda) et sous *Populus nigra* dans la station d'Ait Zikki (Bouzeguène) a montré :

-une diversité des genres : *Glomus*, *Gigaspora*, *Acaulospora*, *Scutellospora*, *Entrophospora*, *Paraglomus* et *Claroideoglomus*.

- un pourcentage important de spores de petits diamètres ;

-l'abondance du genre *Glomus* puis *Gigaspora*.

Discussion générale

L'étude des associations mycorhiziennes chez *Taxus baccata* et *Populus nigra* a révélé la coexistence des deux types de mycorhizes : les ectomycorhizes et les endomycorhizes.

L'étude du statut mycorhizien de *Taxus baccata*, nous a permis d'observer pour la première fois la présence des ectomycorhizes. En effet, les Taxacées sont considérées comme étant des espèces à symbiotes endomycorhiziens de type arbusculaire (Prat, 1926 ; Boullard, 1968 ; Hariey, 1969 ; Strullu, 1978 ; Wubet, 2003 ; Garbaye, 2013).

L'étude morpho-anatomique nous a permis de déterminer divers morphotypes ectomycorhiziens chez *T.baccata* dans les deux stations : station de Tikjda et de la station de la fontaine des ifs dans la forêt de l'Akfadou.

Au niveau de la station de Tikjda, nous avons noté la dominance des morphotypes de type moyenne et longue distance pour les deux saisons hiver et printemps. La richesse morphotypique est plus importante en hiver. En effet, neuf morphotypes ont été décrits pour la saison d'hiver et six pour la saison printanière. Ce résultat a été rapporté chez d'autres espèces à ectomycorhizes comme l'*Eucalyptus* (Adjoud, 2004) et le chêne liège (Kadi-Bennane, 2016) où la richesse ectomycorhizienne était plus importante pendant la période humide et pluvieuse. La richesse morphotypique est plus importante chez *T.baccata* à la fontaine des ifs (Akfadou). En effet, vingt six morphotypes ont été décrits avec dominance des mycorhizes de type moyenne et longue distance.

La colonisation endomycorhizienne observées chez *T.baccata* est caractérisée par des mycorhizes arbusculaires de type *Paris* et de type *Arum*. Les mycorhizes arbusculaires de type *Paris* ont été déjà rapportés par Wubet (2002) chez *Taxus baccata*.

L'observation des racines de *Populus nigra* a révélé la présence des deux formes de mycorhizes sur le même système racinaire. Cependant, la colonisation par les champignons AM prédomine. Ceci a d'ailleurs été observé lors d'un précédent travail chez *Populus nigra* et *Populus alba* (Bournine-Harchaoui, 2003). Gonçalves (1994) dans son étude a dénombré cinq morphotypes chez *Populus nigra*. Or, notre étude a permis de mettre en évidence une importante richesse ectomycorhizienne à savoir neuf morphotypes décrits pour l'année 2012 et vingt morphotypes pour l'année 2015. Une variation de la richesse morphotypique d'une année à une autre a déjà été signalée par Gardes (2003) chez la même espèce. Les ectomycorhizes de type moyenne et longue distance sont les plus abondantes.

La colonisation endomycorhizienne observée dans les racines de *P.nigra* est également de type arbusculaire. Des mycorhizes arbusculaires de type *Arum* et de type *Paris* ont été observées.

L'importance des ectomycorhizes du type moyenne et longue distance aussi bien chez *T.baccata* que chez *P.nigra* serait induite par les faibles concentrations d'azote et du phosphore dans le sol des stations d'étude. En effet, plusieurs auteurs rapportent que les champignons qui forment un abondant réseau d'hyphes extramatricielles sont plus efficaces dans l'absorption des éléments nutritifs (Coalpert *et al.*, 1999; Van Tichelen et Colpaert, 2000).

Nous avons observé également des champignons bruns à hyphes cloisonnés (dark septate) aussi bien dans les racines de *Taxus baccata* que dans les racines de *Populus nigra*. Le rôle que jouent les pseudomycorhizes ou endophytes est peu connu contrairement au rôle bien déterminé des champignons AM et des ECM. Cependant, il a été suggéré qu'ils soient considérés comme «mycorhiziens» (Jumpponen 2001). En effet, selon Mullen *et al.* (1998), les endophytes auraient un rôle actif dans l'acquisition de l'azote et du phosphore chez *Ranunculus adoneus*. Ils signalent aussi le développement associé des endophytes et des arbuscules chez la même espèce.

L'étude quantitative de la mycorhization chez *T. baccata* et *P. nigra* a révélée une colonisation endomycorhizienne plus importante que la colonisation ectomycorhizienne. Les caractéristiques physico-chimiques du sol ont probablement influencé les taux relatifs de colonisation, comme signalé par plusieurs auteurs (Truszkowska, 1953 ; Lodge, 1989 ; Baum et Makeschin, 2000 ; Conn et Dighton, 2000 ; Neville *et al.*, 2002 ; Gehring *et al.*, 2006) . Chez *T.baccata*, la présence simultanée des ectomycorhizes et des endomycorhizes permettraient une complémentarité fonctionnelle dans les conditions des stations d'étude; les ectomycorhizes favorisent la solubilisation de la matière organique et la mobilisation des éléments nutritifs. Les endomycorhizes favorisent l'assimilation des différents minéraux essentiels à la plante comme l'azote et le phosphore. Cette double symbiose procure à cette espèce un avantage adaptatif à la diminution de la disponibilité de P et de N du sol, induite par le pH neutre. Selon Epstein et Bloom (2005), la disponibilité de la plupart des nutriments varie en fonction du pH. Elle est optimale dans les sols à pH légèrement acide.

Chez *Populus nigra*, le faible taux d'ectomycorhizes observé serait en rapport avec la richesse du sol en phosphore. Les AM ont justement la possibilité d'absorber efficacement l'azote qui peut être présent dans le sol et le transférer à la plante (Courty *et al.*, 2010; Smith et Smith, 2011). Tisserant *et al.*, 1993 et Boddington et Dodd, (1998) ont rapporté également

l'efficacité des champignons endomycorhiziens par leur activité phosphatase. Le phosphore organique est solubilisé et son assimilation est ainsi augmentée.

Le pH neutre des sols de nos stations d'étude, ne semble pas influencer négativement les champignons endomycorhiziens contrairement aux champignons ectomycorhiziens qui sont d'après Selosse (2008) plus efficaces dans les sols acides. Hayman (1985) a également montré que certaines espèces de champignons endomycorhiziens du genre *Glomus* sont plus performantes dans les sols neutres. En effet, l'analyse de la richesse et de la diversité sporale des sols de Tikjda, de la fontaine des ifs et Ait zikki a montré une diversité des spores endomycorhiziennes. Parmi les huit familles des Glomeromycota, sept ont été représentées dans ces sols (*Glomus*, *Gigaspora*, *Scutellospora*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Paraglomus*, *Claroideoglomus*) avec des pourcentage différents.

Des pourcentages élevés en spores du genre *Glomus* (entre 43.59% et 66.67%) ont été observés dans les sols analysés suivis par le genre *Gigaspora* (entre 20.51% et 26.32%). Mosse (1973) rapporte que les spores du genre *Glomus* apparaissaient généralement dans les sols à pH neutre ou alcalin. Par contre, la richesse des sols des stations d'études en matière organique (Tikjda M.O=3.20% et fontaine des ifs M.O= 4.24%, Ait zikki M.O=2.79%) est probablement en faveur de la fréquence des spores du genre *Gigaspora*. En effet, Land et Schönbeck (1991), rapportent l'abondance du genre *Gigaspora* dans les sols à teneur en matière organique de l'ordre de 3,5%. L'abondance des spores du genre *Gigaspora* est rapportée même dans des sols à taux de matière organique très élevée de l'ordre de 8.7% (Gaur *et al.*, 1998).

Outre l'influence des facteurs chimiques du sol sur les taux de colonisation par les deux types de mycorhizes, le stade phénologique des arbres échantillonnés contribue probablement à la dominance de la colonisation endomycorhizienne chez le peuplier. En effet, les prélèvements de racine ont été réalisés sur des arbres à houppier nu ce qui implique une réduction de la production en photosynthétas. La limitation du carbone dans les plantes hôtes qui présentent à la fois les AM et des ECM conduit à un développement préférentiel des AM. Ces derniers restent fonctionnels dans l'absorption de nutriments avec des exigences en carbone plus faibles que les ECM (Janos, 1983; Connell et Lowman, 1989; Jakobsen *et al.*, 2002). Ceci montre que les ECM et les AM confèrent des bénéfices différents à leurs plantes hôtes (Van der Heijden, 2001, Gehring et Whitham, 2002). Cette équation énergétique expliquerait alors largement la dominance de la colonisation endomycorhizienne chez le peuplier noir.

Conclusion générale

Notre étude a permis de mettre en évidence Chez *Taxus baccata*, pour la première fois la présence d'ectomycorhizes. De surcroit la richesse morphotypique est importante. Cette richesse morphotypique a varié d'une saison à une autre, d'une année à une autre et d'une station à une autre.

Des mycorhizes arbusculaires *Arum* et *Paris* ont été observées. Ceci atteste du statut à double symbiose mycorhizienne de *Taxusbaccata*.

Chez *Populus nigra* des ectomycorhizes et des mycorhizes arbusculaires *Arum* et *Paris* ont été également observées. La richesse morphotypique en ectomycorhizes a varié d'une année à une autre. Cependant la colonisation endomycorhizienne a prédominé.

Des pseudomycorhizes à hyphes bruns septés ont été également observés aussi bien chez *T.baccata* que chez *P.nigra*.

La diversité de la symbiose mycorhizienne observée aussi bien chez *T.baccata* et chez *P.nigra* pourrait être la preuve d'un mécanisme adaptatif des plantes pour les différentes conditions environnementales.

Le statut mycorhizien de *Populus nigra* et de *Taxus baccata* est en faveur de la symbiose endomycorhizienne. Bien que d'autres facteurs aient pu avoir une certaine influence sur les niveaux de colonisation mycorhizienne, chez les deux espèces étudiées, les résultats de notre étude ont montré que les caractéristiques chimiques du sol, seraient un facteur majeur et déterminant des niveaux de colonisation par les ECM et les AM.

Pour bien comprendre la signification des pseudomycorhizes dans le fonctionnement des écosystèmes, nous devons étudier leur abondance relative par rapport à d'autres champignons mycorhiziens. L'étude des interactions fongiques dans le sol et à l'interface racinaire serait nécessaire afin de comprendre les mécanismes de la double symbiose.

Il serait également intéressant d'étudier la colonisation de ces deux espèces en fonction de leurs stades phénologiques. Ce suivi permettrait de déterminer l'évolution des taux de colonisation par les champignons AM et les champignons ECM en fonction des besoins de la plante d'autant plus que les modifications du climat (plus particulièrement le réchauffement) peuvent se répercuter sur le cycle phénologique des essences et modifier la durée de la saison de végétation.

La majorité des études n'ont pas examiné à la fois les effets environnementaux et génétiques sur la colonisation mycorhizienne. Pourtant, les progrès récents en biologie et le développement rapide de techniques biochimiques et moléculaires ont abouti à l'accumulation presque exponentielle des connaissances sur des gènes spécifiques sous/ou surexprimés dans des plantes sous diverses conditions de stress. Il est donc intéressant de déterminer les gènes qui seraient responsables (dans des conditions de stress donné) de l'expression de la double symbiose mycorhizienne chez différentes espèces végétales menacées afin d'essayer de trouver des mesures de sauvegarde.

Références
Bibliographiques

- Aanen, D.K. 1999. Species and speciation in the *Hebeloma crustuliniforme* complex. Ph.D. thesis, Wageningen Agricultural University, The Netherlands
- Adjoud D, Halli R. 2000. Occurrence of arbuscular mycorrhiza on aged *Eucalyptus*. *Mycorrhiza* 9:287-290.
- Adjoud D. 2004. La symbiose mycorrhizienne 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. Etat mycorrhizien 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. (1987–1997). *Colour atlas of ectomycorrhizae*. Schwäbisch Gmünd, Munich: Einhorn-Verlag
- Agerer R. 2001. Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza*. Jun 1;11(2):107-14.
- Agerer R. 2002. Rhizomorph structures confirm the relationship between Lycoperdales and Agaricaceae (Hymenomycetes, Basidiomycota). *Nova Hedwigia*. Nov 1;75(3-4):367-85.
- Agerer R., Rambold G. 2004. DEEMY—an information system for characterization and determination of ectomycorrhizae. München, Germany.
- Agerer R. 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae." *Mycological Progress* 5.2: 67-107.
- Al-Abras, K. 1985. Evolution des types de mycorrhizes de l'épicéa commun en fonction de l'âge. *DEA mem., Université de Nancy I*.
- Ames R.N., Schneider R.W., 1979. Entrophospora, a new genus in the endogonaceae. *Mycotaxon* 8, pp. 347-352.
- Bakashi, B.K., Thapar, H.S. 1960. Mycorrhizae in *Taxus baccata* and *Pinus wallichiana*. *Indian For.* **86**: 16–17 plus plates.
- Baum Ch., Makeschin F. 2000. Effect of nitrogen and phosphorus fertilization on mycorrhizal formation of two poplar clones (*Populus trichocarpa* and *P. tremula* × *tremuloides*). *Plant Nutr Soil Sci* 163:491–497
- Bécard G., *et al.*, 2004. Partner communication in the arbuscular mycorrhizal interaction. *Canadian Journal of Botany*, 82 (8) : 1186-1197.

- Bécard G., Piché Y. 1989. Fungal growth-stimulation by CO₂ and root exudates in vesicular arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Appl. Environ. Microbiol.*, 55 : 2320-2325.
- Beddiar, A.1984.*Les possibilités d'associations symbiotiques de l'aulne glutineux dans divers sols de l'est de la France. DEA, Université Nancy I.*
- Boddington C.L., Dodd J.C. 1998— A comparison of the development and metabolic activity of mycorrhizas formed by arbuscular mycorrhizal fungi from different genera on two tropical forage legumes. — *Mycorrhiza*, vol. 8, pp. 149-157.
- Bohrer K.E., Friese C.F., Amon J.P. 2004. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. *Mycorrhiza* 14: 329-337.
- Bolan N.S.1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants .*plant and soil*, 134: 189-207P.
- Bonfante-Fasolo P., Perotto S. 1995. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. *New Phytologist. Tansley review*, 130 (1): 3-21.
- Boudarga K., Dexheimer J.1988. Étude ultrastructurale des endomycorhizes à vésicules et arbuscules de jeunes plants d'*Eucalyptus camaldulensis* (Dehnhardt) (Myrtacées), *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques*, 135(2) : 111-121
- Boullard B.1968. *Les mycorhizes* .Ed Masson et cie, paris .135p
- Boullard B. 1990. *Guerre et paix dans le règne végétal*. Edition marketing, p. 336
- Bournine-Harchaoui C. 2003. *La mycorhization du peuplier. Influence de l'environnement sur cette mycorhization*. Thèse de magister.Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou. Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques.
- Brundrett M.C., Kendrick B. 1988. The mycorrhizal status, root anatomy and phenology of plants in a sugar maple forest. *Canadian Journal of Botany* 66: 1153-1173.
- Brundrett M.C., Kendrick B. 1990. The roots and mycorrhizas of herbaceous woodland plants. II. Structural aspects of morphology. *New Phytologist* 114: 469-479.
- Brundrett M.C. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden A., Begon M., Fitter A.H. (Eds), *Advances in Ecological Research*, Academic Press Ltd., London, Vol. 21 :171-313.
- Brundett M. C., Melville L ., Peterson R. L. 1994. *Practical methods in mycorrhiza research*. Mycological publication, Waterloo, Canada, 161 p.
- Brundrett M.C., Abbott L.K. 1991. Roots of jarrah forest plants. I. Mycorrhizal associations of shrubs and herbaceous plants. *Australian Journal of Botany*. Oct 1; 39(5):445-57.

- Buée M., Rossignol M., Jauneau A., Ranjeva R., Bécard G. 2000. The pre-symbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates. *Molecular Plant-Microbe Interactions: MPMI* 13: 693-698.
- Calvet G., Villeman P. 1986. interprétation des analyses de terre. Division technique. S.C.P.A. 24p.
- Cavagnaro T.R., Gao L.L., Smith F.A., Smith S.E. 2001a. Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fungal identity. *New Phytologist* 151: 469-475.
- Cázares E., Smith J. E. 1995. Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings grown in Oregon Coast Range soils. *Mycorrhiza*, 6(1), 65-67.
- Chen Y.L., Brundrett M.C., Dell B. 2000. Effects of ectomycorrhizas and vesicular–arbuscular mycorrhizas, alone or in competition, on root colonization and growth of *Eucalyptus globules* and *E. urophylla*. *New Phytol* 146:545–556
- 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.
- 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.
- Colpaert J.V., Van Assche J.A. 1993. The effects of cadmium on ectomycorrhizal *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist*. Feb 1; 123(2):325-33.
- Conn Ch., Dighton J. 2000. Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biol Biochem* 32:489–496
- Connell J.H., Lowman M.D. 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *Am Nat* 134:88–119
- Courty P.E., Buée M., Diedhiou A.G., Frey-Klett P., Le Tacon F., Rineau F., Turpault M.P., Uroz S., Garbaye J. 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry*. May 31; 42(5):679-98.
- Daft M. J., Nicolson T. H. 1966. Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth. *New Phytologist*, 65, 343.
- Davies F.t., Potter J.R., Linderman R.G. 1992. Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P concentration-response in gas exchange and water relations. *Physiologia Plantarum*, 87: 45-53.

- Deacon J.W., Donaldson S.J., Last F.T. 1983. Sequences interactions of mycorrhizal fungi on birch. In *Tree Root Systems and their Mycorrhizas* (pp. 257-262). Springer Netherls.
- Dhillion S.S. 1994. Ectomycorrhizae, Arbuscular mycorrhizae and *Rhizoctonia* sp of Alpine and Boreal salix sp. In *Norway Artic Alp .Res .26.304-307*.
- 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* 1; 7(3):169.
- Dighton J., Mason P. A.1985. Mycorrhizal dynamics during forest tree development. *Developmental biology of higher fungi*, 117-139.
- Dodd J.C., Rosendhal S., Giovannetti M., Broome A., Lanfranco L., Walker C. 1996. Inter- and intraspecific variation within the morphologically similar arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mosseae* and *Glomus coronatum*. *New Phytol.*, 133 : 113-122.
- Dominik T. 1958. Study of mycotrophism of the genus *Populus*. *Pr Inst Bad Leśn* 181:117–172.
- Dominik T. 1969. Key to ectotrophic mycorrhizae. *Folia Forest Pol Ser A Lesnictwo*.
- 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.
- Drenou C., Bonneau M., Charnet F., Cruiziat P., Frochot H., Garbaye J., Girard S., Larrieu L., Levy G., Marcais Moore W., Rossignol J.P. 2006. *Les Racines. Face cachée des arbres*. Institut Pour le développement forestier CNPPF. 335p.
- Duchaufour P. *Précis de pédologie*.1970.
- Durall D. M., Jones M. D., Tinker P. B. 1994. Allocation of ¹⁴C-carbon in ectomycorrhizal willow. *New phytologist*, 128(1), 109-114.
- Entry J.A., Rygiewicz P.T., Watrud L.S., Donnelly P.K. 2002. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. *Adv Environ Res* 7:123–138
- Epstein, E., Bloom A.J. 2005. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 400 pp.
- FAO. 2003. *Le rôle des peupliers et des saules dans le développement rural durable » Leur contribution sociale, écologique et économique*. P02.
- Fester T., Lohse S., Halfmann K., 2007. "Chromoplast" development in arbuscular mycorrhizal roots. *Phytochemistry*, 68 (1) : 92-100.

- Fester T., Strack D., Hause B., 2001. Reorganization of tobacco root plastids during arbuscule development. *Planta*, 213(6): 864-8.
- Fitter A. 1991. Implication for functioning under natural conditions. *Experientia* 47. P.350-355.
- Fortin J.A., Plenchette C., Piche Y. 2008. *Les Mycorhizes : La Nouvelle, Révolution Verte*. Ed. Multimondes. Ed. Quae. 131p.
- Garbaye J. 1991. Biological interactions in the mycorrhizosphere. *Experientia*, 47(4), 370-375.
- Garbaye, J. (2013). *La symbiose mycorhizienne : une association entre les plantes et les champignons*. Editions Quae. 41-6.
- Garde M., Biallet M., Binet E., Brousseau C., Carré F., Charcosset J.Y., Fradet N., Griffith P., Gryta H., Laquerbe M., Martinez C., Millot S. 2003. Les symbiotes mycorhiziens du peuplier noir (*Populus nigra* L.) : la spécificité des assemblages fongiques en milieu riverain. *Les Actes du BRG*, 4 : 453-466.
- Gardner J.H., Malajczuk N. 1988. Recolonization of rehabilitated bauxite mine sites in Western Australia by mycorrhizal fungi. *For Ecol Manage* 24:24–42
- Gaur A., Adholeya A., Mukerji K.G. 1998. A comparison of AM fungi inoculants using *Capsicum* and *Polianthes* in marginal soil amended with organic matter. *Mycorrhiza* 1;7(6):307-12.
- Gehring C.A., Mueller C., Whitham T.G. 2006. Environmental and genetic effects on the formation of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal associations in cottonwoods. *Oecol* 149:158–164
- Gehring C.A., Whitham T.G. 2002. Mycorrhizae-herbivore interactions: population and community consequences. In *Mycorrhizal ecology*: 295-320). Springer Berlin Heidelberg.
- Genre A. P. Bonfante, 1998. Actin versus tubulin configuration in arbuscule-containing cells from mycorrhizal tobacco roots. *New Phytologist*, 140 (4) : 745-752.
- Genre A., Chabaud M., Timmers T., Bonfante P. Barker D.G., 2005. Arbuscular mycorrhizal fungi elicit a novel intracellular apparatus in *Medicago truncatula* root epidermal cells before infection. *The Plant Cell*, 17(12), 3489-3499.
- Gerdeman J.W., Nicolson T.H. 1963. Spore of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 46: 235- 244.
- Gerdemann J.W. 1965. Vesicular-arbuscular mycorrhizae formed on maize and tuliptree by *Endogone fasciculata*. *Mycologia*. 1; 57(4):562-75.,

- Gerdemann J.W., Trappe J.M.1974. The Endogonaceae in the Pacific Northwest. Mycologia memoir n°5, The Mycological Society of America, 76.
- Gianinazzi S., Gianinazzi-Pearson V., Trouvelot A., 1990. Potentialities and procedures for the use of endomycorrhizas with special emphasis on high value crops. In: Biotechnology of Fungi for Improving Plant Growth (JM Whipps, B Lumsden (eds), Cambridge University Press, Cambridge, UK, 41-54
- Giovannetti M., Mosse B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. New phytologist. 1; 84(3):489-500.
- Gonçalves M.T. 1994.Mycotrophic condition of *Populus nigra* and *P.euramericana*. Evaluation of Endo vs Ectomycorrhiza. In:Proceeding of fourth European symposium on Mycorrhiza. Granada.
- Gonçalves M.T., Martins-Loução M.A.1996. Mycotrophic conditions of *Populus nigra* *P.×euramericana*. Evolution of endo vs ectomycorrhiza. Evaluation of endo vs ectomycorrhizal. In: Azcón-Aguilar C, Barea JM (eds) Mycorrhizas in integrated systems from genes to development. Proceedings of the Fourth European Symposium on Mycorrhizas. ECSC-EC-EAEC, Brussels, 118–120
- Guadarrama P., Alvares-Sanchez F.J.1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz Mexico. Mycorrhiza.8 (5): 267-270.
- Hall I.R. 1977. Species and mycorrhizal infections of New Zealand Endogonaceae. Trans Brit Mycol. Res., 341-356.
- Hall I.R. 1984. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi. In: VA Mycorrhiza. Edit. Powell C.L. and Bagyaraj D.J., CRC. Press; Inc. C. Boca Raton, Florida. 57-94
- Hamidouche C., Bouahmed A., Vessella F., Krouchi F., Derridj A. 2014. *Geographic distribution and morphological variation of Taxus baccata in Algeria*. In : Pietzarka U. (ed.), Der Eibenfreunde 20/2014, pp 39-52. ISBN 978-3-86780-397-7.
- Harley J. L. 1969. *The Biology of Mycorrhiza*, 2nd edn. Leonard Hill, London.
- Harley J.L., Smith S.E. 1983. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, Londres, 483.
- Hattmer, 1994. Die Populationsgenetik der Eibe. Der Eibenfreund 2: 26-33.
- Hausse B., Fester T. 2005. Molecular and cell biology of arbuscular, mycorrhizal symbiosis. Planta, 221: 184-196.
- Hayman D. S., Stovold G. E. 1979. Spore population and infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in New South Wales. Australian Journal of Botany., 27 : 227 - 233.

- Hayman D.S., Tavares M. 1985. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New phytologist*. 1; 100(3):367-77.
- Hernández A. B. 2014. *Boletus edulis* and *cistus ladanifer*: characterization of its ectomycorrhizae, in vitro synthesis and realised niche. Doctoral thesis, Murcia University, 161.
- INVAM (<http://invam.caf.wvu.edu/fungi/taxonomy/speciesID.htm>).
- Jakobsen I, Smith SE, Smith FA. 2002. Function diversity of arbuscular mycorrhizas in carbon and mineral nutrition. In: van der Heijden MGA, Sanders IR (eds) *Mycorrhizal ecology*. Springer, Berlin Heidelberg New York, 75–92
- Janos D.P. 1983 Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. In: Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC (eds) *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell, Oxford; 327–345
- Jeffries P., Barea J.M. 2001. Arbuscular Mycorrhiza-a key component of sustainable plant-soil ecosystems. En: Hock (ed) *The Mycota IX. Fungal Associations*. Springer- Verlag, Berlin 95-113.
- Jeffries P., Spyropoulos T., Vardavakis E. 1988. Vesicular-arbuscular mycorrhizal status of various crops in different agricultural soils of northern Greece. *Biology and Fertility of Soils* 5 : 333 - 337.
- Jensen A., Jacobsen A. 1980. The occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhiza in barley and wheat grown in some Danish soils with different fertilizer treatments. *Plant and Soil*, 55 : 403 - 414.
- 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.
- Joyce C. 1993. Taxol: search for a cancer drug. *Bioscience*, 43: 133–136.
- Jumpponen A. 2001. Dark septate endophytes – are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* 11: 207–211.
- Kadi-Bennane S. 2016. Les ectomycorhizes du chêne liège : Effet des facteurs environnementaux. Thèse doctorat. Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou. Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques 92-94.
- Kennedy LJ, Tiller RL, Stutz JC. 2002. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and *Sporobolus wrightii* in riparian habitats in arid south-western North America. *Journal of Arid Environments* 50: 459-475.

- Khan A.G. 1971. Mycorrhizal associations in Gymnosperms of West Pakistan. *Pak. J. Bot.* 2: 9–18.
- Klironomos J.N., Moutoglis P., Kendrick B.W., Widden P. 1993. A comparison of spatial heterogeneity of VAM fungi in two maple-forest soils. *Can J. Bot.*, 71: 1472- 1480.
- Koske R.E., Gemma J.N. 1997. Mycorrhizae and succession in plantings of beachgrass in sand dunes. *American Journal of Botany*, 84 (1): 118-130.
- Labiod M., Haddad A., Bouhraoua R., Anouar K.M., Lambs L. 2007. Devenir du peuplier blanc dans le Nord-Ouest algérien. Diagnostic sanitaire de quelques peuplements sur la région de Tlemcen *parforêt méditerranéenne t. XXVIII, n° 3.*
- Lapeyrie F. F., Chilvers G. A. 1985. An endomycorrhiza ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth by *Eucalyptus dumosa* seedlings planted in a calcareous soil. *New Phytologist*, 100: 93-104.
- Lapeyrie F., Chilvers G. A., Bhem C. A. 1987. Oxalic acid synthesis by the mycorrhizal fungus *Paxillus involutus* (Batsch. ex Fr.) Fr. *New Phytologist*, 106: 139-146.
- Last F. T., Dighton J., Mason P. A. 1987. Successions of sheathing mycorrhizal fungi. *Trends in ecology & evolution*, 2(6), 157-161.
- Last F. T., Mason P. A., Wilson J., Deacon J. W. 1983. Fine roots and sheathing mycorrhizas: their formation, function and dynamics. *Plant and Soil* 71: 9–21.
- Le Tacon F. 1985. INRA Nancy- La Recherche n° 166 mai
- 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.
- 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.
- Lodge D.J. (1989) the influence of soil moisture and flooding on formation of VA-endo-and ectomycorrhizae in *Populus* and *Salix*. *Plant Soil* 117:243–253
- Lodge D.J. 1986. Effects of soil moisture, drainage and microbial interactions on formation of endo-and ectomycorrhizae in eastern cottonwood. *Phytopathology* 76, 1110.

- Lodge D.J., Wentworth Th.R. 1990. Negative associations among VA mycorrhizal fungi and some ectomycorrhizal fungi inhabiting the same root system. *OIKOS*. 57:347-356.
- Logi C., Sbrana C., Giovannetti M. 1998. Cellular events involved in survival of individual arbuscular mycorrhizal symbionts growing in the absence of the host. *Applied Environmental Microbiology*, 64(9): 3473-3479.
- Luppi A. M., Gautero C. 1967. Researches on the mycorrhizae of. *Quercus robur*, *Q. petraea*.
- Maire R., 1952. Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara).
- Maire(1961) Maire, J.C. 1961. Préparation et propriétés des alcoxydes de letain IV. In *Annales De Chimie France*,6, (9-1) : 969.
- Marks (1965) Marks, G.C., Foster, R.C., 1967. Succession of mycorrhizal associations on individual roots of radiata pine. *Australian Forestry*, 31(3), 193-201.
- Marx D.H., 1973. Mycorrhizae and feeder root diseases. In: *Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology* (eds G.C. Marks and T.T. Kozlowski). Academic Press, New York, USA. pp. 351-382.
- Mason, P.A., Wilson, J., Last, F.T., Walker, C. 1983. The concept of succession in relation to the spread of sheathing mycorrhizal fungi on inoculated tree seedlings growing in unsterile soils. In *Tree Root Systems and their Mycorrhizas*. Springer Netherlands. 247-256.
- Mate. 1997. Elaboration d'un bilan et d'une stratégie nationale de l'environnement durable de la diversité biologique.
- Meddour R. 2010. Bioclimatologie, phytogéographie et phytosociologie en Algérie. Exemple des groupements forestiers et preforestier de la Kabylie djurjurenne. Thèse de Doctorat, 94-97.
- Melin E. (1927) Studier over barrtrads platans utveckling i rahimius. II. Mykorrhizans utbildning hos tallplantan i olika rahumus former. *Meddelanden fran Statens Skogsforsknings institut* 23, 433-494.
- Messaoudène M. 1989. Étude dendroécologique et productivité de *Q.canariensis* Willd. et de *Q. afares* Pomel dans les massifs de l'Akfadou et de Beni-Ghobri en Algérie. Thèse de doctorat en sciences, université Aix-Marseille III, 124 p.
- Monclus R., Dreyer E., Villar M., Delmotte M., Delay D., Petit J.M., Barbaroux C., Le Thiec D., Brechet C., Brignolas F. 2006. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* × *Populus nigra*. *New Phytol* 169:765–777.

- Moret J.-L. & Richoz I. 2000. L'if, portrait de botanique. Musée Botanique Cantonal, Lausanne.
- Morton J.B. 1988. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature and identification. *Mycotaxon* 32: 267-324. Moser et Haselwandter.
- Morton J.B., Benny J. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glominae and Gigasporinae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an amediation of Glomaceae. *Mycotaxon*, 37 : 471-491.
- Morton J.B., Bentivenga S.P., Bever J.D. 1995. Discovery, measurement and interpretation of diversity in symbiotic endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes). *Can. J. Botany* 73 : S25-S32
- Morton J.B., Redecker D. 2001. Two new families of Glomales, *Archaeosporaceae* and *Paraglomaceae*, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*, 93: 181-195.
- Mosse B. 1957. Observations on the extra-matrical mycelium of a vesicular-arbuscular endophyte. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 42: 439-448.
- Mosse B. 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist*, 72(1), 127-136.
- Mosse B. 1988. Some studies relating to "independent" growth of vesicular-arbuscular endophytes. *Canadian journal of Botany.*, 66: 2533-2540.
- Mosse B., Stribley D. P., LeTacon F. 1981. Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. In *Advances in microbial ecology* 137-210. Springer US.
- Mullen RB, Schmidt SK, Jaeger CH, 1998. Nitrogen uptake during snow melt by the snow buttercup, *Ranunculus adoneus*. *Arctic and Alpine Research* 30: 121–125
- Nagahashi G., Douds D. 2000. Partial separation of root exudates: components and their effects upon the growth of germinated spores of AM fungi. *Mycological research*, 104: p. 1453-1464.
- Neville J., Tessier J. L., Morrison I., Scarratt J., Canning B., Klironomos J. N. 2002. Soil depth distribution of ecto- and arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Populus tremuloides* within a 3-year-old boreal forest clear-cut. *Applied Soil Ecology*, 19(3), 209-216.
- Newman, E. I., & Reddell, P. (1987). The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. *New Phytologist*, 106(4), 745-751.

- Parniske M., 2000. Intracellular accommodation of microbes by plants: a common developmental program for symbiosis and disease. *Current Opinion in Plant Biology*, 3(4): 320-328.
- Paul E.A., Clark F.E. 1996. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, San Diego
- Peterson R. L., Massicotte H. B., Melville L. H. 2004. *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. CABI publishing. 182 p.
- Peterson R.L, Howarth M.J, Whittier D.P. 1981. Interactions between a fungal Endophyte and gametophyte cells in *Psilotumnudum*. *Canadian Journal of Botany* 59; 711-720.
- Peterson R.L. 2008. Ultrastructural localization of heavy metals in the extrardical mycelium an spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Canadian journal of Microbiology*, 54: 103-110.
- Peterson, R.L. 1992. Adaptations of root structure in relation to biotic and abiotic factors. *Can. J. Bot.* **70**: 661–675.
- Phillips R.N. 2003. Les résineux : connaissance et reconnaissance. Ed lavoisier.paris.T1 : 7.
- Phillips J.M., Hayman D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55(1):158-161.
- Piotrowski J. S., Lekberg Y., Harner M.J., Ramsey P. W., Rillig M. C. 2008. Dynamics of mycorrhizae during development of riparian forests along an unregulated river. *Ecography*, 31: 245-253
- Pocock K., Duckett J.G. 1984. A comparative ultrastructural analysis of the fungal endophytes in *Cryptothallus mirabilis* Hulm. and other British thalloid hepatics. *Journal of Bryology* **13**, 227–233.
- Pocock K., Duckett J.G.1985. On the occurrence of the branched and swollen rhizoids in British hepatics: their relationships with the substratum and association with fungi. *New Phytol.* 99: 281-304.
- Pons F., Gianinazzi-Pearson V. 1984. Influence du phosphore, du potassium, de l'azote et du pH sur le comportement in vitro de champignons endomycorhizogènes à vésicules et arbuscules. *Cryptogamie: mycologie*.
- Prat H. 1926. Etude des mycorrhizes de *Taxus baccata*. *Ann. d. Sci. Nat. Bot.* X, 8: 141-163.

- Raab P., Redecker D. 2006. Phylogeny of the Glomeromycota (arbuscular mycorrhizal fungi): recent developments and new gene markers. *Mycologia*, 98 : 885–895.
- Rameau J. C., Mansion D., Dumé G. 1993. Flore forestière française-guide écologique illustré-tome 2: montagnes Institut pour le Développement Forestier. *Paris, FR* :366.
- Read D. J., Kianmehr H., Malibari, A. 1977. The biology of mycorrhiza in *Helianthemum* Mill. *New Phytologist*, 78(2), 305-312.
- 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.
- Redecker D., Morton J. B., Bruns T. D., 2000. Molecular phylogeny of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus sinuosum* and *Sclerocystis coremioides*. *Mycologia*, 92 : 282-285.
- Rosendahl S., Dodd J.C., Walker C. 1994. Taxonomy and pylogeny of the glomales. In: Impact of arbuscular mycorrhizaq on sustainable agriculture and natural ecosystems. Edited by S. Gianinazzi and Schuepp H.
- 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
- Sanchez-Pérez J.M., Trémolière M. 1997. Variation in nutriment levels of the ground water in the Upper Rhine alluvial forests as consequence of hydrological regime and soil texture, *Global Ecology and Biogeography letters*. 6: 211-217.
- Schenk N.C., Perez Y., 1987. Manual for the identification of VA Mycorrhizal fungi. First Edition INVAM.
- Schtiepp H., Dehn B., Sticher H .1987.Interaktionen zwis-chen VA-Mykorrhiza und Schwermetallbelastungen. *Angew. Bot.* 61- 85-96.
- Schussler A., Schwarzott D., Walker C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol Res*, 105 : 1413-1421.
- Sebastiani L, Scebba F, Tognetti R. 2004. Heavy metal accumulation and growth responses in poplar clones Eridano (*Populus deltoides x maximowiczii*) and I-214 (*P. x euramericana*) exposed to industrial waste. *Environ Exp Bot* 52:79-88
- 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
- Selosse, 2008.Les champignons qui nourrissent les plantes : les associations mycorhiziennes, *in* F. Halle (ed.) *Aux origines des plantes* : 266-281. Fayard, Paris. (C)
- Sieverding E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. *Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ)*. Eschborn, Germany, 371.

- Smith S.E., Read D.J., 1997. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press. San Diego, USA.
- Smith S.E., et Read D.J., 2008. Mycorrhizal symbiosis. 3rd Edition Academic Press. San Diego, USA.
- Smith, S.E., Smith, F.A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 62, 227–250.
- Stenström E., Damm E., Unestam, T., 1997. Le rôle des mycorhizes dans la protection des arbres forestiers contre les agents pathogènes du sol. *Revue forestière française*, 49, 121-128.
- Strullu D. G. 1978. Histologie et cytologie des endomycorhizes. *Physiol. vég.*, 16, 657-69.
- Strullu D.G. 1991. Les relations entre les plantes et les champignons. In : Les endomycorhizes des arbres et plantes cultivées. 3ème édition. Lavoisier.
- Stürmer S. L., Bellei, M. 1994. Composition and seasonal variation of spore populations of arbuscular mycorrhizal fungi in dune soils on the island of Santa Catarina, Brazil. *Canadian Journal of Botany*, 72(3), 359-363.
- Sylvia D.M., Sinclair W.A. 1983b. Phenolic compounds and resistance to fungal pathogens induced in primary roots of Douglas fir by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata*. *Phytopathology* 73, 390–397.
- Thomas P. A., Polwart A. 2003. *Taxus baccata* L. *Journal of Ecology*, 91(3), 489-524.
- Tisserant B., Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S., Gollotte A. 1993. In planta histochemical staining of fungal alkaline phosphatase activity for analysis of efficient arbuscular mycorrhizal infections. — *Mycological Research*, vol. 97: 245-250.
- Trappe J.M. 1967 Pure culture synthesis of Douglas fir mycorrhizae with species of *Hebeloma*, *Suillus*, *Rhizopogon* and *Astraeus*. *Forest Science* 13, 121–130.
- 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.
- Truszkowska W. 1953. Mycotrophy of *Alneta* in the Białowieża National Park and in Domaszyn near Wrocław. *Acta Soc Bot Pol* 22:737–752.
- Van der Heijden E.W., Vosatka M. 1999. A mycorrhizal association of *Salix repens* L. communities in succession of dune ecosystems. II. Mycorrhizal dynamics and interactions of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany* 77 12, 1833–1841.

- Van der Heijden E.W. 2000. Mycorrhizal symbiosis of *Salix repens*: diversity and functional significance. PhD thesis, Wageningen University, The Netherlands.
- Van der Heijden E.W., Kuyper T.W. 2001. Laboratory experiments imply the conditionality of mycorrhizal benefits for *Salix repens*: role of pH and nitrogen to phosphorus ratios. *Plant and Soil* 228, 275–290.
- Van der Heijden M.G.A., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R., 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, 79 : 2082–2091.
- 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.
- Voiry H. 1981. Classification morphologique des ectomycorhizes du chêne et du hêtre dans le Nord-est de la France. Ed. Verlag Paul Parey, Hambourg unal Berlin. 298p.
- Von Tubeuf, C. 1896. Die Haarbildungen der Coniferen. *Forstl. Naturwiss. Z.* **5**: 173–193. in Tesfaye Wubet *et al.*, 2003.
- Walter M., Floss D., Hans J., Fester T., Strack D. 2007. Apocarotenoid biosynthesis in arbuscular mycorrhizal roots: contributions from methylerythritol phosphate pathway isogenes and tools for its manipulation. *Phytochemistry*. 68(1): 130-138.

Webographie :

- Wubet T., Weiß M., Kottke I., Oberwinkler F. 2003. Morphology and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in wild and cultivated yew (*Taxus baccata*). *Can. J. Bot.* 81.
- Yin Ch., Wang X., Duan B., Luo J., Li Ch. 2005. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environ Exp Bot* 53:315–322.
- Young J. L., Davis E. A., Rose S. L. 1985. Endomycorrhizal fungi in breeder wheats and triticale cultivars field-grown on fertile soil. *Agronomy Journal*, 77(2), 219-224.
- Yu T.E., Egger K.N., Peterson R.L. 2001a. Ectendomycorrhizal associations – characteristics and functions. *Mycorrhiza* **11**, 167–177.
- Zak B., 1964. Role of mycorrhizae in root disease. *Annual Review of Phytopathology*, 2(1), 377-392.
- Zak B. 1973. Classification of Ectomycorrhizae. *Ectomycorrhizae: their ecology and physiology*, 43-78.

Webographie

- Anonyme2 (<http://mycorrhizas.info/>).

- Anonyme 3(<http://mycorrhizas.info/>).
- INVAM (<http://invam.caf.wvu.edu/fungi/taxonomy/speciesID.htm>).

Annexes

Annexe 1

Norme pour le calcaire total en %(selon Drouineau) :

5-12,5	Faiblement calcaire
12,5-25	Modérément calcaire
25-37,5	Assez calcaire
37,5-50	Fortement calcaire
>50	Très fortement calcaire

Norme pour l'azote total en %(selon la méthode Kjeldah) :

<0,05	Très faible
0,05-0,09	Faible
0,1-0,15	Moyenne
>0,15	Elevée

Norme pour le pH eau du sol :

<4,5	Extrêmement acide
4,6-5	Très fortement acide
5,1-5,5	Fortement acide
5,6-6,5	Faiblement acide
6,6-7,3	Neutre
7,4-7,8	Légèrement alcalin
7,9-8,4	Moyennement alcalin
8,5-9	Fortement alcalin
>9	Très fortement alcalin

Normes pour phosphore (selon Olsen) :

<5ppm	Très faible
5ppm-10ppm	Faible
10ppm-20ppm	Riche
30ppm	Très riche

Annexe 2

Différentes texture du manteau (www. Deemy de.)



Plectenchymatous, ring-like arrangement of hyphal bundles (type A).

Plectenchymatous, hyphae rather irregularly arranged and no special pattern discernible (type B).

Plectenchymatous, gelatinous matrix between the hyphae (type C).

Plectenchymatous, hyphae arranged net-like, with prominent cystidia (type D).

Plectenchymatous, hyphae arranged net-like, repeatedly and squarrosely branched (type E).

Plectenchymatous, occasional patches of roundish cells on the mantle (type F).

Plectenchymatous, hyphae star-like arranged and tightly glued together (type G).

Plectenchymatous, a net of coarse and irregularly shaped hyphae (type H).



Plectenchymatous, hymeniform, stout and often slightly curved hyphal end-cells, filled with oily droplets which stain in sulpho-vanillin (type I).

Pseudoparenchymatous, angular cells, bearing mounds of roundish cells (type K).

Pseudoparenchymatous, angular cells (type L).

Pseudoparenchymatous, epidermoid cells (type M).

Pseudoparenchymatous, some cells containing droplets, staining in sulpho-vanillin; shape variable (type N).

Pseudoparenchymatous, angular cells and mounds of flattened cells (type O).

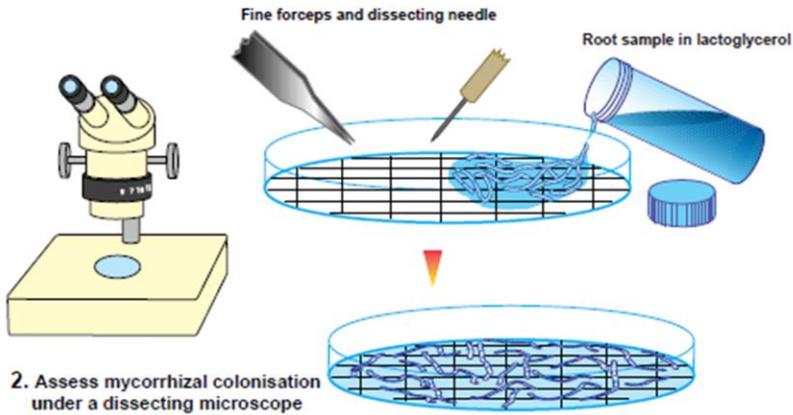
Pseudoparenchymatous, angular cells bearing a hyphal net (type P).

Pseudoparenchymatous, epidermoid cells bearing a hyphal net (type Q).

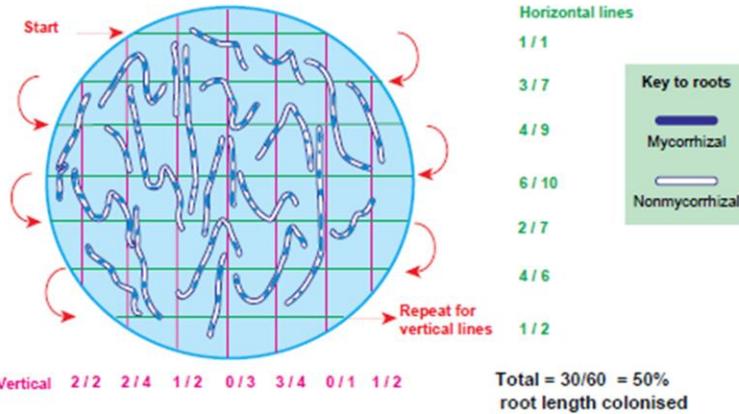
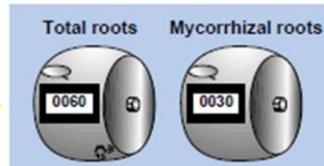
Annexe 3

THE GRIDLINE INTERSECTION METHOD

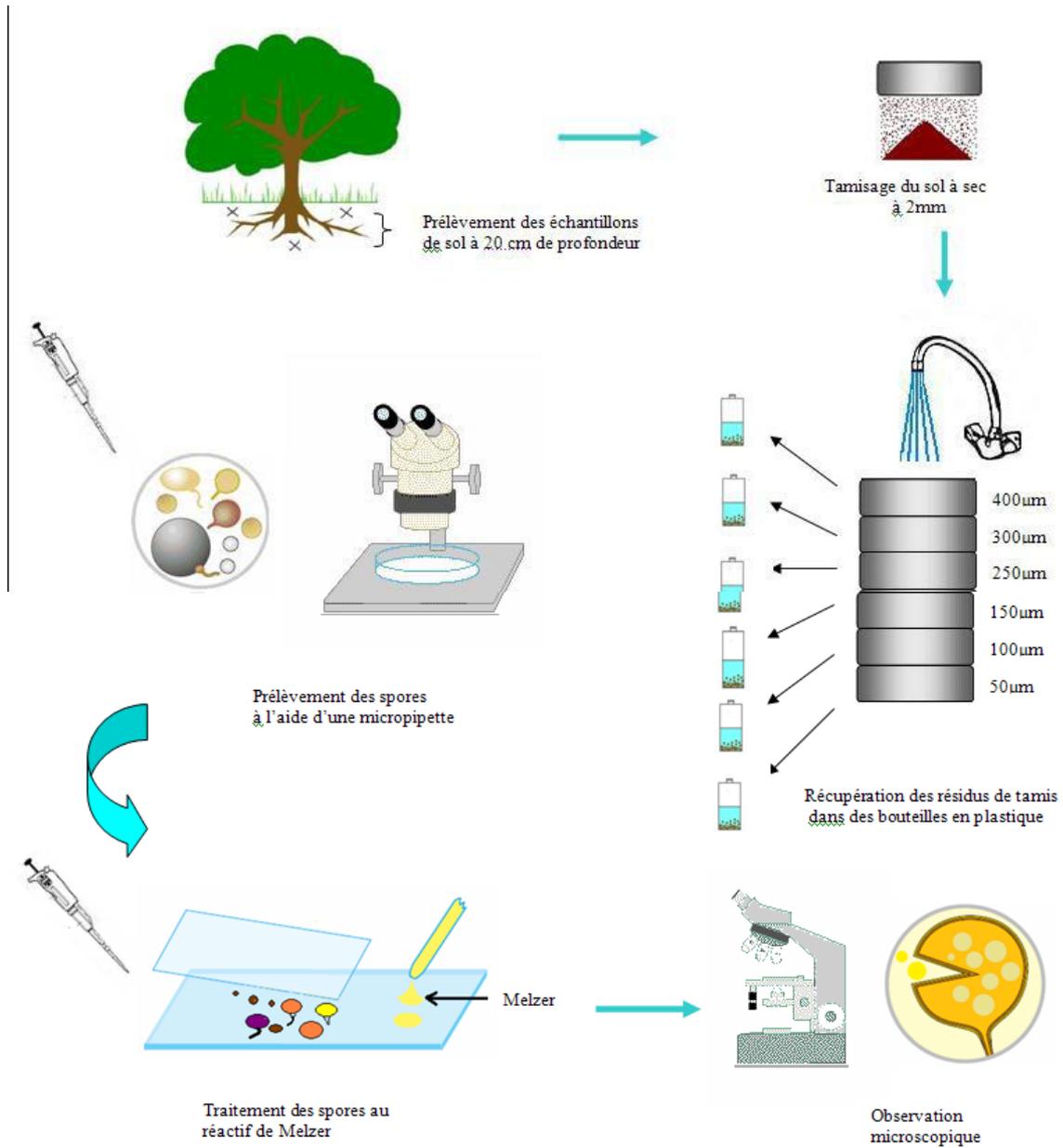
1. Randomly disperse cleared and stained roots in dish with grid lines



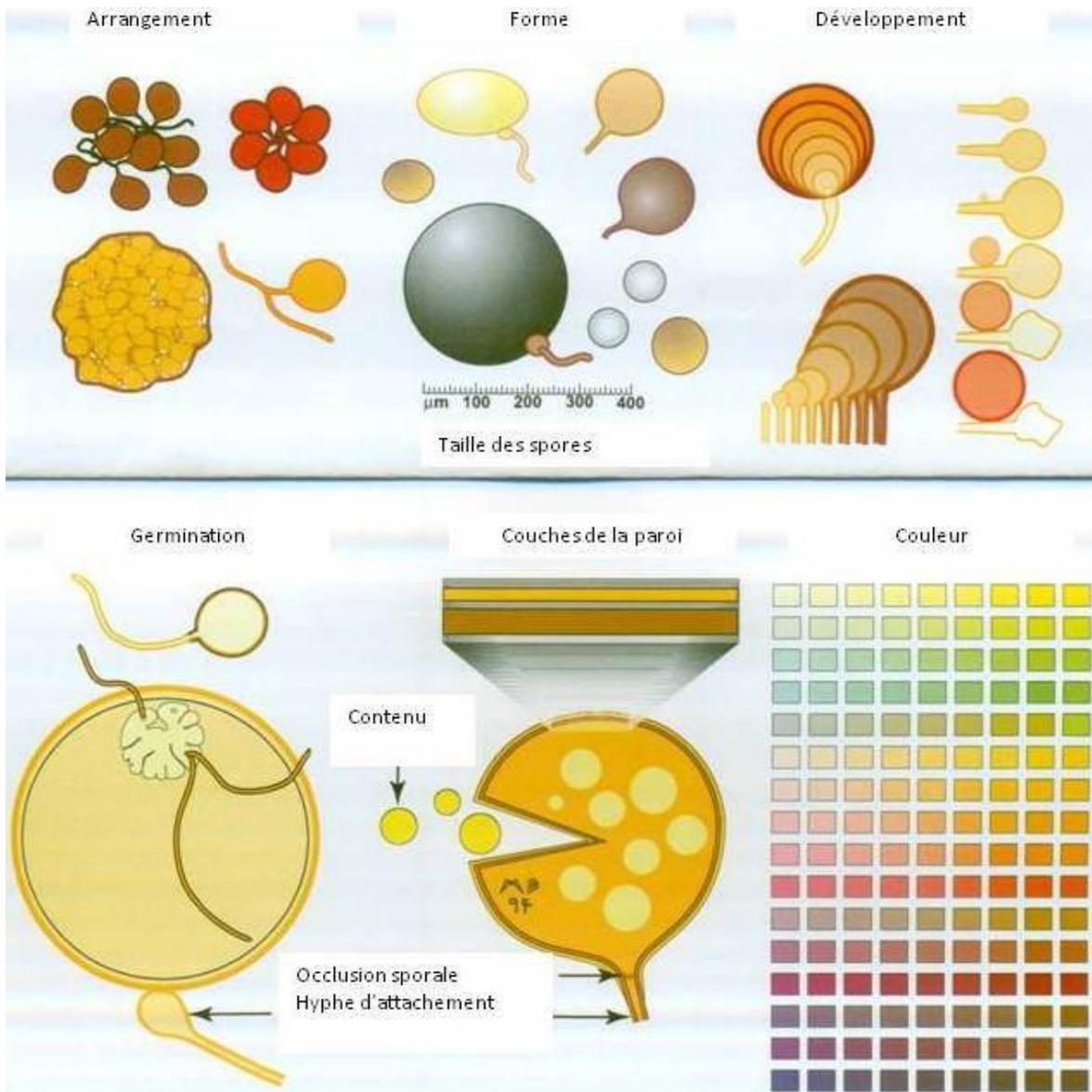
3. Follow all horizontal and vertical lines. Count intersects with roots and mycorrhizas separately



Annexe 4

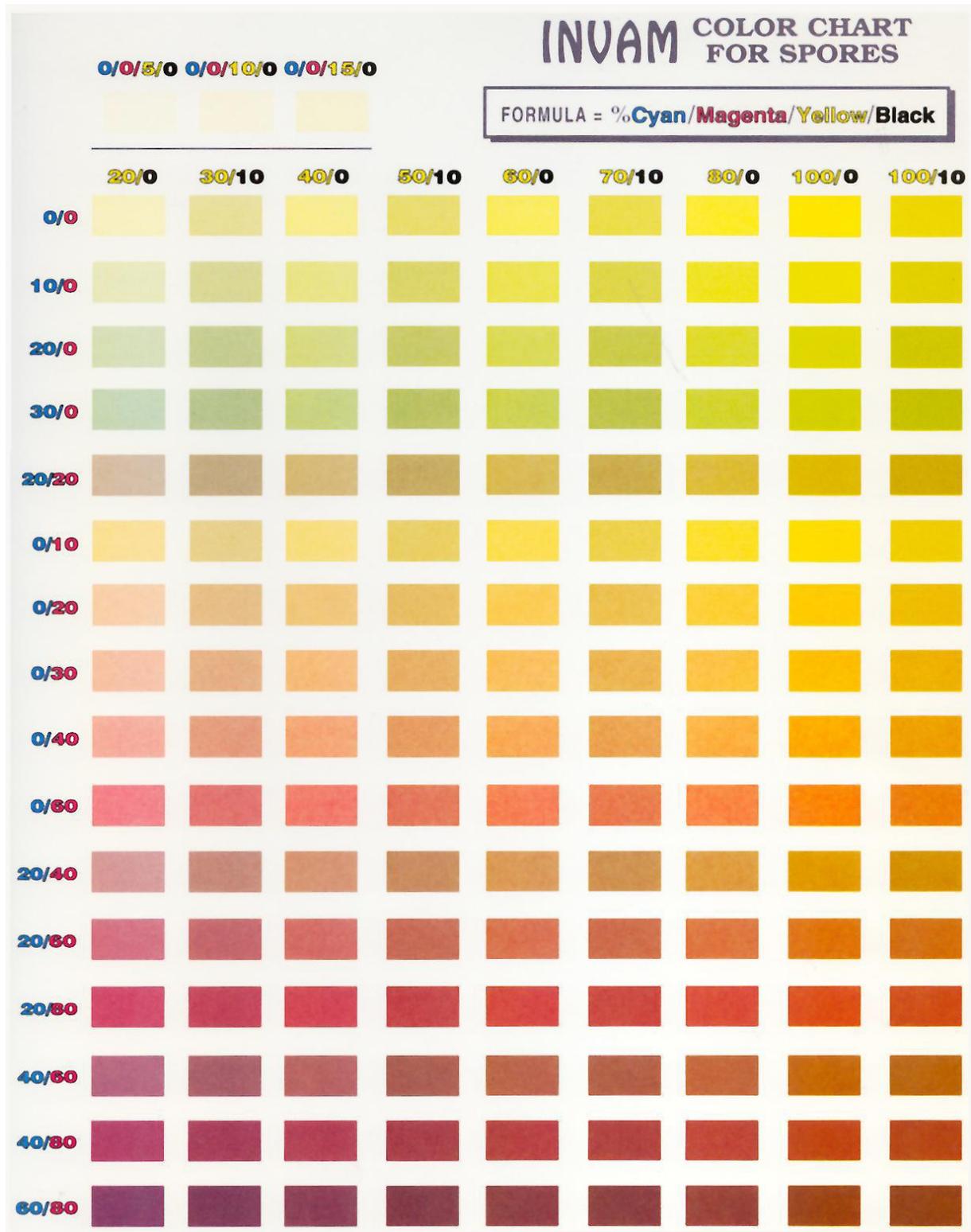


ANNEXE 4 suite



Annexe 5

Carte de couleur de spores des endomycorhizes (Site INVAM)



Annexe 6

Longueur de racines ectomycorhizées et endomycorhizées des de *Taxusbaccata* (station fontaine des ifs, 2015)

Arbres	Ectomycorhizes%	Endomycorhizes%
1	9,8±7,72	51,4±13,06
2	3,4±2,19	30,8±5,63
3	5±3	47,8±5,97
4	10,3±6,3	47,27±27,78

Longueur de racines ectomycirhizées et endomycorhizées de *Populus nigra*(Ait zikki)

	Ectomycorhizes(%)	Endomycorhizes (%)
Arbre 1	17,67±9,93	22,67±11,41
Arbre 2	6,85±4,83	21,57±5,05
Arbre 3	10±4,14	32,83±16,21
Arbre 4	9,2±7,12	38,6±20,15

Résumé

Notre travail a porté sur l'identification des déterminants contrôlant le développement de la double symbiose chez deux espèces d'intérêt écologique et économique indéniable. Les deux espèces en question sont *Populus nigra* et de *Taxus baccata* dans la région de Kabylie sont menacées d'extinction. L'échantillonnage a été réalisé dans la réserve de Tikjda et dans la forêt de l'Akfadou pour *Taxus baccata* et dans la forêt d'Ait zikki pour *Populus nigra*.

Pour se faire un inventaire du cortège mycorhizien de ces des espèces et une quantification de la colonisation mycorhizienne ont été réalisés. La caractérisation des sols des stations d'étude a été également réalisée ainsi qu'une estimation qualitative et quantitative des spores endomycorhiziennes des différents sols.

Les résultats ont montré pour la première fois une grande richesse morphotypique ectomycorhizienne chez *Taxus baccata*. En effet chez cette espèce aucune ectomycorhization n'a été signalée auparavant. Une richesse en morphotypes ectomycorhizienne a été également observée chez *Populus nigra*. Cette richesse a variée d'une station à une autre et d'une année à une autre. La quantification (exprimée en pourcentage de racines mycorhizées) a révélé une colonisation endomycorhizienne plus importante que la colonisation ectomycorhizienne chez les deux espèces étudiées. Les facteurs édaphiques (pH, disponibilité des éléments nutritifs) seraient un facteur majeur et déterminant de la double symbiose et des niveaux de colonisation par les ECM et les AM. Le stade phénologique a eu aussi une certaine influence sur les niveaux de colonisation mycorhizienne chez *Populus nigra*.

Mots clés : Double symbiose, *Taxus baccata*, *Populus nigra*, colonisation mycorhizienne, facteurs édaphiques.

Abstract:

Our work focused on identifying the determinants controlling the development of dual symbiosis of two species that have an undeniable ecological and economic interest. The two species in question are *Populus nigra* and *Taxus baccata* two species in the region of Kabylia, threatened with extinction. Sampling was carried out in the Tikjda Reserve and in the Akfadou Forest for *Taxus baccata* and in the Ait zikki forest for *Populus nigra*.

To make an inventory of the mycorrhizal community of these species and a quantification of this dual colonization were carried out. The characterization of the soils of the study stations was also carried out as well as a qualitative and quantitative estimation of the endomycorrhizal spore of the different soils.

The results showed for the first time a great richness of ectomycorrhiza morphotypes in *Taxus baccata*. Indeed in this species no ectomycorrhization has been reported before. A richness of ectomycorrhiza morphotypes has also been observed in *Populus nigra*. This wealth varied from one station to another and from one year to another.

Quantification (expressed as percentage of mycorrhizal roots) revealed greater endomycorrhizal colonization than ectomycorrhizal colonization in the two species studied. Edaphic factors (pH, nutrient availability) would be a major determinant of dual symbiosis and of colonization levels by ECM and AM. Other factors (phenological stage) also had some influence on the levels of mycorrhizal colonization of *Populus nigra*.

Key words: dual symbiosis, *Taxus baccata*, *Populus nigra*, mycorrhizal colonization, edaphic factors.