

RÉPUBLIQUE ALGÉRIENNE DÉMOCRATIQUE ET POPULAIRE  
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Université Mouloud MAMMARI de Tizi-Ouzou

Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques

Département des Sciences Biologiques



**THESE DE DOCTORAT ès SCIENCES**

**Spécialité : SCIENCES BIOLOGIQUES**

**Option : Ecologie Végétale Appliquée et Gestion de l'Environnement**

Présentée par

**MECHIAH Fahima**

Thème

**Diversité des symbiotes fongiques racinaires  
de *Pistacia atlantica* Desf. dans la région de  
Laghouat.**

Devant le jury :

<b>HOUALI Karim</b> .....	<b>Professeur à l'UMMTO</b>	<b>Président</b>
<b>SAADOUN Noria</b> .....	<b>Professeur à l'UMMTO</b>	<b>Rapporteuse</b>
<b>SAIDI Fairouz</b> .....	<b>Professeur à l'USD-Blida1</b>	<b>Examinatrice</b>
<b>MESSGO-MOUMENE Saïda</b> .....	<b>MCA à l'USD-Blida1</b>	<b>Examinatrice</b>
<b>ALOUACHE Souhila</b> .....	<b>Professeur à ISMAL</b>	<b>Examinatrice</b>
<b>AIT SAID Samir</b> .....	<b>MCA à l'UMMTO</b>	<b>Examineur</b>

**Soutenue publiquement le 03/06/2023**

## *Remerciements*

J'adresse toute ma gratitude à ma directrice de thèse et directrice du laboratoire Ressources Naturelles : Professeure **SAADOUN Noria** pour m'avoir confié ce sujet. Je vous remercie pour l'accueil chaleureux qui m'a été réservé dans votre équipe et pour m'avoir accordé votre confiance pour mener ce travail. Merci pour votre curiosité scientifique insatiable et votre passion scientifique communicative. Enfin, merci pour votre soutien et pour le temps que vous m'avez accordé notamment lors de la phase de rédaction malgré un emploi du temps toujours surchargé, et les opportunités que vous m'avez donné de présenter mon travail dans plusieurs congrès scientifiques. Cette expérience à vos côtés a été plus qu'enrichissante et m'a assurément permis de grandir professionnellement.

Je tiens à remercier professeur **HOUALI K.** à l'UMMTO, qui a accepté de présider le jury, je remercie également les examinateurs : **SAIDI F., MESSGOU-MOUMENE S., ALOUACHE S., AIT SAID S.** pour avoir accepté de prendre le temps de lire cette thèse, merci pour les commentaires et les critiques avisés qui concerneront ce manuscrit. Merci aussi aux membres du jury qui prendront le temps d'écouter ma présentation lors de ma soutenance et pour la discussion qui en découlera.

Merci à tous ceux avec qui j'ai pu travailler, discuter manipuler car je suis persuadée que la science n'avance qu'à condition d'échanges et de partages. Je pense tout d'abord à Mme **GHAZI-YAKER Amel** avec qui j'ai passé une longue période au laboratoire et aux discussions scientifiques, les bons moments partagés ensemble. Merci aussi à Mme **BOURENINE-SOUAF Kahina**, pour la patience et les réponses à mes nombreuses questions de pédologie, j'ai beaucoup appris à tes côtés.

J'exprime ma profonde reconnaissance et gratitude à tout le personnel du laboratoire Ressources Naturelles, le personnel du laboratoire Génie civil et le personnel de la conservation des forêts de la wilaya de Laghouat.

Plus fortement encore je remercie ma famille, vous avez toujours cru en moi et m'avez toujours poussée à faire ce que j'avais envie. Merci de m'avoir écoutée et soutenue. Merci pour votre amour, votre affection et votre soutien moral et financier.

***"Glory be to you, we have no Knowledge except what you have taught us. Verily, it is you, the All Knower, the all-Wise" « Surah Baqarah ((32)) ».***

# Sommaire

<b>Introduction générale.....</b>	<b>1</b>
-----------------------------------	----------

## **Chapitre I. Description de l'espèce étudiée (*Pistacia atlantica* Desf.)**

1. Introduction .....	4
2. Systématique .....	4
3. Caractéristiques botaniques.....	5
3.1. Plante.....	5
3.2. Système racinaire .....	5
3.3. Feuilles .....	7
3.4. Fleurs.....	9
3.5. Fruit.....	9
4. Biogéographie et répartition du pistachier de l'Atlas .....	10
5. Statut écologique et caractéristiques édapho-climatiques.....	11
6. Intérêts .....	13
7. Conclusion.....	14

## **Chapitre II. Zone d'étude**

1. Présentation et caractéristiques de la région d'étude .....	16
2. Situation géographique des sites d'échantillonnage.....	16
2.1. Choix des dayas échantillonnées.....	16
2.2. Positionnement des dayas échantillonnées .....	17
2.2.1. Dayate El Gouffa .....	17
2.2.2. Dayate Sâadi .....	17
3. Caractéristiques bioclimatiques des stations échantillonnées .....	18
3.1. Source des données climatiques.....	18
3.2. Paramètres climatiques .....	19
3.2.1. Pluviométrie et régime saisonnier des stations d'étude.....	19
3.2.1.1. Pluviométrie mensuelle .....	19
3.2.1.2. Pluviométrie annuelle.....	19
3.2.1.3. Régime pluviométrique saisonnier.....	20
3.3. Températures.....	21
3.3.1. Variations des températures moyennes mensuelles.....	21
3.4. Synthèse bioclimatique .....	22
3.4.1. Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gausson (1953).....	22
3.4.2. Zonation éoclimatique de Le Houérou (1995).....	23

4. Caractéristiques dendrométriques et données GPS des arbres échantillonnés.....	25
5. Caractéristiques édaphiques des stations échantillonnées.....	25
6. Conclusion.....	26

### **Chapitre III. Microbiome de la rhizosphère : Glomeromycota des sols rhizosphériques du pistachier de l'Atlas**

1. Introduction.....	27
2. Synthèse bibliographique.....	29
2.1. Introduction.....	29
2.2. Classification taxonomique.....	30
2.3. Biologie et cycle de développement de la symbiose AMF.....	32
2.4. Rôle des champignons endomycorhizogènes AMF.....	34
2.4.1. Agrégation et biostabilité du sol.....	34
2.4.2. Nutrition hydrique et minérale.....	35
2.4.3. Résistance aux stress biotiques.....	37
2.4.3.1. Effet sur les phytopathogènes.....	37
2.4.3.2. Effet sur les insectes herbivores.....	38
2.4.4. Résistance aux stress abiotiques.....	39
2.4.4.1. Tolérance à la sécheresse.....	39
2.4.4.2. Tolérance à la salinité.....	41
2.4.4.3. Stress des métaux lourds.....	42
2.4.5. Mycorhizoremédiation.....	44
3. Matériel et méthodes.....	44
3.1. Echantillonnage sur terrain.....	44
3.2. Caractéristiques physiques et chimiques.....	44
3.3. Extraction des spores par tamisage humide.....	45
3.3.1. Séparation des spores avec une solution de saccharose.....	4
3.3.2. Identification microscopique des spores.....	45
3.3.3. Variables écologiques.....	46
3.3.4. Analyse statistique.....	47
4. Résultats et discussion.....	47
4.1. Caractéristiques édaphiques des sols sous pistachier de l'Atlas.....	47
4.2. Structure générique et distribution spatio-temporelle des Glomeromycota.....	49
4.2.1. Dayate El Gouffa.....	49
4.2.1.1. Abondance.....	49
4.2.1.2. Densité sporale.....	50

4.2.2. Dayate Sâadi .....	50
4.2.2.1. Abondance .....	50
4.2.2.2. Densité sporale .....	51
4.3. Comparaison intra-population et interannuelle .....	55
4.3.1. Dayate El Gouffa .....	55
4.3.2. Dayate Sâadi .....	56
4.4. Comparaison inter-population et interannuelle .....	60
4.5. Distribution verticale des spores de Glomeromycota .....	63
4.5.1. Dayate El Gouffa .....	63
4.5.2. Corrélations entre les variables pédologiques et les niveaux de sols des individus échantillonnés .....	66
4.5.3. Dayate Sâadi .....	69
4.5.4. Corrélations entre les variables pédologiques et les niveaux de sols des individus échantillonnés .....	71
4.6. Richesse générique et diversité en Glomeromycota .....	77

## **Chapitre IV. Microbiome de l'endosphère: mycoendophytes racinaires du pistachier de l'Atlas**

1. Introduction .....	83
2. Synthèse bibliographique .....	84
2.1. Introduction .....	84
2.2. Biodiversité et distribution des mycoendophytes dans la nature .....	85
2.3. Processus d'infection des mycoendophytes .....	85
2.4. Mode de transmission .....	87
2.4.1. Transmission verticale .....	87
2.4.2. Transmission horizontale .....	87
2.5. Classification des mycoendophytes .....	88
2.5.1. Mycoendophytes clavicipités (C-endophytes) .....	88
2.5.2. Mycoendophytes non clavicipités (NC-endophytes) .....	90
2.5.2.1. Mycoendophytes 'Classe 2' .....	90
2.5.2.2. Mycoendophytes 'Classe 3' .....	91
2.5.2.3. Mycoendophytes 'Classe 4' .....	91
2.6. Facteurs hôtes dans la formation de la structure du microbiome végétal .....	92
2.6.1. Espèce végétale .....	92
2.6.2. Géotypes végétaux .....	92
2.6.3. Organe végétal .....	93

2.6.4. Âge et stade de développement de la plante .....	94
2.7. Facteurs microbiens de la structuration du microbiome des plantes.....	94
2.7.1. Manipulation microbienne des hôtes .....	94
2.7.2. Interaction microbe-microbe.....	94
2.8. Facteurs environnementaux en tant que moteurs sélectionnant le microbiome végétal .....	95
2.8.1. Sol .....	95
2.8.2. Variables climatiques.....	96
2.9. Avantages de remise en forme adaptés à l'habitat .....	96
2.10. Rôles des mycoendophytes dans l'écosystème .....	97
2.10.1. Bioressource pour les métabolites secondaires.....	97
2.10.2. Croissance et nutrition .....	99
2.10.3. Production de phytohormones .....	100
2.10.4. Production de pigments .....	101
2.10.5. Production d'enzymes .....	104
2.10.6. Résistance aux stress biotiques .....	106
2.10.6.1. Résistance aux pathogènes .....	106
2.10.6.2. Résistance aux herbivores et les insectes .....	109
2.10.7. Résistance aux stress abiotiques .....	111
2.10.7.1. Tolérance à la sécheresse .....	112
2.10.7.2. Tolérance à la salinité.....	112
2.10.7.3. Tolérance aux températures extrêmes.....	113
2.11. Rôle environnemental et avantages des mycoendophytes .....	114
3. Matériel et méthodes .....	116
3.1. Echantillonnage sur terrain .....	116
3.1.1. Collecte des racines .....	116
3.2. Isolement et mise en culture des racines.....	116
3.2.1. Préparation du milieu PDA.....	116
3.2.2. Stérilisation superficielle et ensemencements des racines.....	117
3.2.3. Isolement et identification macroscopique et microscopiques des souches fongiques.....	117
3.2.3.1. Identification macroscopique .....	117
3.2.3.2. Identification microscopique.....	118
3.3. Traitement statistique des données .....	118
3.3.1. Calcul des Abondances .....	118

3.3.2. Calcul des indices de diversité.....	118
3.4. Analyse statistique .....	119
4. Résultats et discussion .....	119
4.1. Structure générique et distribution spatio-temporelle du rhizobiome fongique .....	119
4.1.1. <i>Absidia</i> .....	121
4.1.2. <i>Acremonium</i> .....	121
4.1.3. <i>Aspergillus</i> .....	122
4.1.4. <i>Bipolaris</i> .....	122
4.1.5. <i>Cephalotrichum</i> .....	123
4.1.6. <i>Cladosporium</i> .....	124
4.1.7. <i>Colletotrichum</i> .....	125
4.1.8. <i>Fusarium</i> .....	125
4.1.9. <i>Macrophomina</i> .....	126
4.1.10. <i>Mucor</i> .....	127
4.1.11. <i>Penicillium</i> .....	127
4.1.12. <i>Rhizoctonia</i> .....	128
4.1.13. <i>Ulocladium</i> .....	129
4.1.14. <i>Verticillium</i> .....	129
4.2. Mycodiversité .....	130
4.2.1. Dayate El Gouffa .....	135
4.2.1.1. Richesse spécifique et abondance relative .....	135
4.2.1.2. Diversité fongique .....	136
4.2.2. Dayate Sâadi .....	137
4.2.2.1. Richesse spécifique et abondance relative .....	137
4.2.2.2. Diversité fongique .....	138
4.2.3. Analyse de variance (ANOVA).....	138
4.2.4. Matrice de corrélation et analyse en composante principale (ACP).....	143
<b>Synthèse et discussion générale</b> .....	149
<b>Conclusion générale et perspectives</b> .....	155
<b>Références bibliographiques</b> .....	157

## Liste des figures

<b>Figure 1.</b> Système racinaire au stade jeune de <i>Pistacia atlantica</i> Desf. (Avril, 2014).....	6
<b>Figure 2.</b> Système racinaire à extension latérale au stade adulte de <i>Pistacia atlantica</i> Desf. (Avril, 2014).....	6
<b>Figure 3.</b> Observation microscopique d'un fragment racinaire endomycorhizé de <i>Pistacia atlantica</i> Desf. (Mechiah, 2015).....	7
<b>Figure 4.</b> Observation microscopique d'une infection mycoendophytique (DSE) d'un fragment racinaire de <i>Pistacia atlantica</i> Desf. (Mechiah, 2015).....	7
<b>Figure 5.</b> Feuilles de <i>Pistacia atlantica</i> Desf. (Avril, 2017) .....	8
<b>Figure 6.</b> Observations microscopiques des différents compartiments de la feuille du pistachier de l'Atlas colonisés par les mycoendophytes (Benfoddil, 2015).....	8
<b>Figure 7.</b> Fruits de <i>Pistacia atlantica</i> Desf. (Avril, 2017).....	9
<b>Figure 8.</b> Aire de distribution de <i>Pistacia atlantica</i> Desf. dans le monde (modifié d'après Alyafi (1979) ; Browicz (1988) et Khaldi (comm.pers. In Zohary (1996) ; Belhadj (2007)).....	10
<b>Figure 9.</b> Aire de répartition du pistachier de l'Atlas en Algérie (Limane, 2018).....	11
<b>Figure 10.</b> Localisation géographique de la wilaya de Laghouat (Source : <a href="http://idata.overblog.com/4/24/40/94/Carte-Algerie.jpg">http://idata.overblog.com/4/24/40/94/Carte-Algerie.jpg</a> ). .....	16
<b>Figure 11.</b> Situation de dayate El Gouffa (Google Earth, 2022) .....	17
<b>Figure 12.</b> Situation de dayate Sâadi (Google Earth, 2022) .....	18
<b>Figure 13.</b> Spectres de répartition saisonnière des précipitations des deux stations échantillonnées (2002 - 2017) (A : Laghouat et B : Hassi R'mel).....	21
<b>Figure 14.</b> Variations des températures moyennes mensuelles de la station de Laghouat (2002 - 2017).....	21
<b>Figure 15.</b> Variations des températures moyennes mensuelles de la station de Hassi R'mel (2002 - 2017). .....	22
<b>Figure 16.</b> Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gausson pour la station de Laghouat (2002 - 2017).....	23
<b>Figure 17.</b> Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gausson pour la station de Hassi R'mel (2002 - 2017).....	23
<b>Figure 18.</b> Aire de projection des deux stations d'étude (Laghouat et Hassi R'mel) dans le climagramme de le Houérou (1995).....	24
<b>Figure 19.</b> Schéma des différentes étapes de colonisation des champignons AMF (Bonfante et Genre 2010).....	34
<b>Figure 20.</b> Diagramme schématique des mécanismes de contrôle biologique dans la symbiose des champignons AMF avec les plantes (Weng et al., 2022) .....	38
<b>Figure 21.</b> Abondances des genres Glomeromycota des sols sous <i>Pistacia atlantica</i> Desf. de dayate El Gouffa (2016) .....	49

<b>Figure 22.</b> Abondances des genres Glomeromycota des sols sous <i>Pistacia atlantica</i> Desf. de dayate El Gouffa (2017) .....	49
<b>Figure 23.</b> Densité moyenne des spores de Glomeromycota recensés sous <i>Pistacia atlantica</i> de dayate El Gouffa (2016 - 2017) .....	50
<b>Figure 24.</b> Abondances des genres Glomeromycota des sols sous <i>Pistacia atlantica</i> Desf. de dayate Sâadi (2016) .....	51
<b>Figure 25.</b> Abondances des genres Glomeromycota des sols sous <i>Pistacia atlantica</i> Desf. de dayate Sâadi (2017) .....	51
<b>Figure 26.</b> Densité moyenne des spores des genres Glomeromycota recensés sous <i>Pistacia atlantica</i> de dayate Sâadi (2016 - 2017).....	52
<b>Figure 27.</b> Comparaison intra-individus et interannuelle de la densité moyenne des spores des sols sous pistachier de dayate El Gouffa (2016 - 2017) .....	55
<b>Figure 28.</b> ACP de la répartition des genres de Glomeromycota isolés des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate El Gouffa en fonction des sujets échantillonnés (2016 - 2017).....	57
<b>Figure 29.</b> Comparaison intra-individus et interannuelle de la densité moyenne des spores des sols sous pistachier de dayate Sâadi (2016 - 2017).....	58
<b>Figure 30.</b> ACP de la répartition des genres de Glomeromycota isolés des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi en fonction des sujets échantillonnés (2016 - 2017).....	59
<b>Figure 31.</b> Comparaison de la densité sporale entre les deux populations échantillonnées durant les années 2016 et 2017 .....	60
<b>Figure 32.</b> ACP de la répartition des genres de Glomeromycota isolées des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi et dayate El Gouffa en fonction des sujets échantillonnés (2016 - 2017).....	62
<b>Figure 33.</b> Distribution spatio-temporelle des spores de Glomeromycota selon le gradient de profondeur dans les sols sous pistachier de l'Atlas de dayate El Gouffa (2016 - 2017).....	64
<b>Figure 34.</b> Distribution spatio-temporelle des spores de Glomeromycota selon le gradient de profondeur dans les sols sous pistachier de l'Atlas de dayate El Gouffa (2016 - 2017).....	65
<b>Figure 35.</b> ACP de la répartition des familles de Glomeromycota isolées des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate El Gouffa en fonction des paramètres édaphiques et des niveaux d'échantillonnage (2016 - 2017).....	68
<b>Figure 36.</b> Distribution spatio-temporelle des spores de Glomeromycota selon le gradient de profondeur dans les sols sous pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi (2016 - 2017).....	69
<b>Figure 37.</b> Distribution spatio-temporelle des spores de Glomeromycota selon le gradient de profondeur dans les sols sous pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi (2016 - 2017).....	70
<b>Figure 38.</b> ACP de la répartition des familles de Glomeromycota isolées des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi en fonction des paramètres édaphiques et des niveaux d'échantillonnage (2016 - 2017) .....	73
<b>Figure 39.</b> Quelques morphotypes de la famille des Acaulosporaceae (A-F) isolés à partir des sols sous pistachier de l'Atlas observés sous microscope optique .....	78
<b>Figure 40.</b> Quelques morphotypes de la famille des Gigasporaceae (G-J) isolés à partir des sols sous pistachier de l'Atlas observés sous microscope optique .....	78

<b>Figure 41.</b> Quelques morphotypes des Glomeraceae (K-S) isolés à partir des sols sous pistachier de l'Atlas observés sous microscope optique.....	79
<b>Figure 42.</b> Quelques morphotypes Indéterminés (T-W) isolés à partir des sols sous pistachier de l'Atlas observés sous microscope optique.....	79
<b>Figure 43.</b> Exemple de diagramme de transmission transgénérationnelle (verticale et horizontale) des mycoendophytes associés aux semences de <i>Triticum</i> (Vujanovic et al., 2019) .....	88
<b>Figure 44.</b> Différentes nuances de couleurs produites par différentes classes de pigments (Kalra et al., 2020).....	103
<b>Figure 45.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Absidia</i> .....	121
<b>Figure 46.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Acremonium</i> ..	122
<b>Figure 47.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Aspergillus</i> ....	122
<b>Figure 48.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Bipolaris</i> .....	123
<b>Figure 49.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Cephalotrichum</i> .....	124
<b>Figure 50.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Cladosporium</i> ...124	
<b>Figure 51.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Colletotricum</i> ...125	
<b>Figure 52.</b> Aspect microscopique de différentes structures fongique du genre <i>Fusarium</i> .....	126
<b>Figure 53.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Macrophomina</i> .....	127
<b>Figure 54.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Mucor</i> .....	127
<b>Figure 55.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Penicillium</i> ....	128
<b>Figure 56.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Rhizoctonia</i> ..	129
<b>Figure 57.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Ulocladium</i> ....	129
<b>Figure 58.</b> Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre <i>Verticillium</i> ...	130
<b>Figure 59.</b> Abondances des phyla fongiques des racines échantillonnées des deux populations de <i>Pistacia atlantica</i> de dayate El Gouffa (A) et dayate Sâadi (B).....	131
<b>Figure 60.</b> Souches en communs entre les deux compartiments : feuilles (A) et racines (B) de <i>Pistacia atlantica</i> isolés en saison printanière.....	132
<b>Figure 61.</b> Souches en communs entre les deux compartiments : feuilles (A) et racines (B) de <i>Pistacia atlantica</i> isolés en saison printanière.....	132
<b>Figure 62.</b> ACP de la répartition des communautés mycoendophytes racinaires des deux populations du pistachier de l'Atlas (HD : Hassi Delâa et EG : El Gouffa) en fonction des sujets échantillonnés.....	145

## Liste des tableaux

<b>Tableau 1.</b> Coordonnées géographiques et altitudes des deux stations d'études .....	18
<b>Tableau 2.</b> Précipitations moyennes mensuelles (2002-2017) (ONM, Alger) .....	19
<b>Tableau 3.</b> Cumuls annuels des précipitations P (mm) et coefficients pluviométriques des deux stations d'échantillonnages (2002-2017) (ONM, Algérie).....	20
<b>Tableau 4.</b> Paramètres et données utilisés dans la classification écoclimatique de la station de Laghouat et la station de Hassi R'mel (2002-2017) selon la méthode de Le Houérou (1995) ....	24
<b>Tableau 5.</b> Âges, circonférences du tronc, hauteurs, altitudes, latitudes, longitudes des arbres échantillonnés (EG : El Gouffa, HD : Hassi Delâa).....	25
<b>Tableau 6.</b> Nouvelle classification des Glomeromycota mise à jour en 2019.....	31
<b>Tableau 7.</b> Quelques cas d'association plante-AMF conduisant à l'atténuation de la toxicité des métaux lourds .....	43
<b>Tableau 8.</b> Propriétés physiques et chimiques des sols sous pistachier de l'Atlas échantillonnés de deux dayas de Laghouat (2016 - 2017) (Boutelba, en cours).....	48
<b>Tableau 9.</b> Matrice de corrélation entre les différents genres de Glomeromycota recensés à dayate El Gouffa.....	56
<b>Tableau 10.</b> Matrice de corrélation entre les genres Glomeromycota recensés dayate Sâadi (Hassi Delâa) .....	58
<b>Tableau 11.</b> Matrice de corrélation entre les genres Glomeromycota recensés des deux dayas des deux années d'échantillonnage (2016 - 2017) .....	60
<b>Tableau 12.</b> Matrice de corrélation entre les différentes variables (AMF et paramètres édaphiques) de dayate El Gouffa.....	67
<b>Tableau 13.</b> Matrice de corrélation entre les différentes variables (AMF et paramètres édaphiques) de dayate Sâadi (Hassi Delâa).....	72
<b>Tableau 14.</b> Richesse spécifique et indice de diversité des spores de Glomeromycota des sols de dayate El Gouffa et dayate Sâadi durant des deux années d'échantillonnage (2016 et 2017). 80	
<b>Tableau 15.</b> Molécules bioactives produites par les mycoendophytes .....	98
<b>Tableau 16.</b> Phytohormones les plus importantes produites par les microorganismes (Meena et Siddhardha, 2019).....	100
<b>Tableau 17.</b> Exemples de pigments sélectionnés produits par différentes espèces fongiques... 102	
<b>Tableau 18.</b> Enzymes produites par les différents mycoendophytes.....	105
<b>Tableau 19.</b> Activité antifongique de quelques chitinases fongiques rapportées.....	108
<b>Tableau 20.</b> Abondances des mycoendophytes racinaires de <i>Pistacia atlantica</i> Desf. dans les deux dayas prospectées de la wilaya de Laghouat (dayate El Gouffa et dayate Sâadi).....	120
<b>Tableau 21.</b> Abondances relatives (%) des mycoendophytes racinaires des sujets échantillonnés de <i>Pistacia atlantica</i> à dayate El Gouffa.....	136

**Tableau 22.** Distribution des mycoendophytes racinaires dans les sujets de *Pistacia atlantica* de dayate El Gouffa.....136

**Tableau 23.** Indices écologiques de la mycodiversité des sujets de dayate El Gouffa.....137

**Tableau 24.** Abondances relatives (%) des mycoendophytes racinaires des sujets échantillonnés de *Pistacia atlantica* de dayate Sâadi..... 137

**Tableau 25.** Distribution des mycoendophytes racinaires dans les sujets de *Pistacia atlantica* de dayate Sâadi.....138

**Tableau 26.** Indices écologiques de la diversité mycoendophytique de dayate Sâadi (H' : indice de diversité de Shannon, D : indice de Simpson) ..... 138

**Tableau 27.** Résultats de l'ANOVA des abondances en mycoendophytes des sujets des deux dayas échantillonnées ..... 139

**Tableau 28.** Matrice de corrélation de Pearson appliqué aux variables et individus des deux dayas prospectées ..... 144



# **Introduction générale**

Les plantes ont récemment été reconnues comme des métaorganismes, qui possèdent un microbiome distinct et des relations symbiotiques étroites avec des microorganismes associés (Mendes *et al.*, 2013 ; Hacquard *et al.*, 2022). Ces plantes étant immobiles, elles ont co-évolué avec ces microorganismes depuis plus de 450 millions d'années (Abdelfattah *et al.*, 2022) et ont acquis un certain nombre de mécanismes, qui modulent le résultat de leurs interactions (Oldroyd, 2013). Ces plantes hôtes et leurs microbiotes forment une seule entité appelée ‘‘ holobionte ‘‘ (du grec holos, « tout », et bios, « vie ») (Selosse, 2016).

Les changements globaux, allant des changements climatiques mondiaux aux activités anthropiques, peuvent intensifier les stress abiotiques et biotiques pour les plantes et leurs microbiomes associés. Le microbiome racinaire adopte des stratégies de survie complexes pour augmenter de manière significative à la fois la tolérance au stress et le potentiel adaptatif de leurs hôtes et réduisent les effets du changement global (Franklin *et al.*, 2016 ; Hawkes *et al.*, 2020 ; Trivedi *et al.*, 2020 ; Petipas *et al.*, 2021). Une meilleure compréhension de la relation plante-microbiome représente une solution attractive pour la préservation de la biodiversité dans le contexte du changement climatique.

Les racines des plantes et la rhizosphère végétale représentent des niches de survie appropriées pour une myriade de microorganismes, où les nutriments sont plus disponibles (Zakaria et Harn Ning, 2013). Parmi ces communautés, les champignons exercent des effets bénéfiques sur leur hôte, via des mécanismes directs et indirects. Ils favorisent directement la croissance des plantes, en augmentant la disponibilité des nutriments (Querejeta *et al.*, 2007). Ils contribuent à la modulation de l'équilibre hormonal des plantes, grâce à la synthèse des phytohormones. Ces molécules provoquent des changements physiologiques chez leurs hôtes et stimulent leur croissance dans diverses conditions de stress (Friesen *et al.*, 2011). Les mécanismes indirects incluent la prévention des attaques de phytopathogènes, par la synthèse d'antibiotiques ou de composés antifongiques et par la compétition pour les nutriments (Jain et Pundir, 2017). De leur côté, les plantes contribuent notablement à la sélection des champignons, en libérant des exsudats racinaires (Jones et Dangl, 2006 ; Hu *et al.*, 2018 ; Huang *et al.*, 2019), qui génèrent une pression de sélection positive et augmentent la compétitivité des mycosymbiotes dans la colonisation racinaire (Haichar *et al.*, 2008 ; Ciccazzo *et al.*, 2014 ; Lareen *et al.*, 2016). Une fraction de champignons pénètre dans les tissus racinaires intérieurs, établissant des communautés de populations endophytes (mycoendophytes et endomycorhizogènes) (Petrini, 1986 ; Mandyam et Jumpponen, 2005).

Ces mycosymbiotes peuvent avoir des effets profonds sur l'écologie, l'évolution des plantes et la durabilité des écosystèmes (Brundrett, 2006 ; Hacquard *et al.*, 2022). Ils peuvent

façonner les communautés végétales et manifester de forts effets sur leur structure et diversité (Clay et Holah, 1999 ; Omacini et *al.*, 2001). Les archives fossiles indiquent que les plantes ont été associées à des mycoendophytes (Krings et *al.*, 2007) et des champignons mycorhizogènes (Redecker et *al.*, 2000), lorsqu'elles ont colonisé le milieu terrestre. Autrefois, dans les racines des plantes, seules les symbioses mycorhiziennes étaient considérées comme mutualistes. Récemment, il a été reconnu que de nombreux autres champignons et en particulier les mycoendophytes, peuvent participer à des symbioses racinaires mutualistes (Schulz et Boyle, 2005). Ces associations symbiotiques peuvent être établies sans nuire à la plante. Elles ont une grande importance étant donné les effets bénéfiques qu'elles offrent à leurs plantes hôtes.

En milieux arides, les plantes qui survivent peuvent héberger des communautés fongiques associées à leurs racines qui sont sélectionnées par les facteurs environnementaux propres aux différents habitats. Le type de végétation, ainsi que la richesse en nutriments du sol sont aussi des facteurs pivots pour le recrutement des communautés fongiques. Cette sélection donne naissance à diverses communautés fongiques possédant des mécanismes d'adaptation spéciaux, en partie liés à leur capacité à exprimer et à réguler les gènes nécessaires à leur survie et à répondre de manière appropriée à la composition physique et chimique de ces habitats particuliers et pour améliorer les fonctionnalités des plantes dans les conditions difficiles des écosystèmes arides.

Parmi ces plantes figure le pistachier de l'Atlas (*Pistacia atlantica* Desf.). Endémique de l'Afrique du Nord et présent à l'état spontané en Algérie, le pistachier de l'Atlas représente par excellence l'essence noble des dayas algériennes (Monjauze, 1980 ; Ozenda, 1983). En Algérie, les recherches sur le pistachier de l'Atlas ont été largement développées. Les premiers travaux sur cette essence remontent au siècle dernier (Quézel et Santa, 1963 ; Monjauze, 1967 ; Monjauze, 1980), mais ils étaient descriptifs, basés essentiellement sur des aspects physiologiques. Des études phytoécologiques, ethnobotaniques, dynamiques et phytosociologiques plus récentes ont été réalisées, mais la répartition discontinue des aires de distribution de cette essence a contraint de nombreux auteurs à ne travailler que dans certains secteurs phytogéographiques du pays (Belhadj, 2002 ; Quézel et Médail, 2003 ; Benhassaini et Belkhodja, 2004 ; Kadi-Bennane et *al.*, 2005 ; Benhassaini et *al.*, 2007a ; Belhadj et *al.*, 2008 ; Ait Saïd et *al.*, 2011 ; Limane et *al.*, 2014 ; Boubrima, 2014 ; Benaradj et *al.*, 2015 ; Boudouaya et *al.*, 2015 ; Hamitouche, 2016 ; Ifticène-Habani et Messaoudène, 2016 ; Limane, 2018). La caractérisation de cette essence reste de ce fait parcellaire. Très peu d'études mycologiques ont été réalisées (Zareb, 2014 ; Benfoddil, 2015 ; Mechiah, 2015 ; Zareb et Smail-Saadoun, 2020, 2021, Limane et Saadoun, 2022). Ces travaux lèvent le voile sur les communautés fongiques associées aux parties phyllosphériques et rhizosphériques de cet arbre. Cependant, ces études restent insuffisantes pour une caractérisation globale du microbiome fongique des populations à *Pistacia atlantica*.

Nous avons donc consacré cette thèse, à une tentative de contribution à une meilleure connaissance de cette espèce comme ‘‘Holobionte’’, en mettant la lumière sur le microbiome de sa face cachée (racines et rhizosphère). Ce travail rentre dans le cadre du projet de recherche sur *Pistacia atlantica* Desf. du Laboratoire Ressources Naturelles, de l’Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou. Nous avons choisi deux populations géographiquement proches l’une de l’autre. Il s’agit des populations d’El Gouffa et de Sâadi, situées dans la wilaya de Laghouat, à climat aride. A ce propos, les objectifs poursuivis dans ce travail reposent principalement sur l’isolement et l’identification des Glomeromycota des sols rhizosphériques de *Pistacia atlantica* et les mycoendophytes racinaires associés à cet arbre. Cette thèse est articulée autour de quatre chapitres :

- Le chapitre 1 consiste en la présentation d’une synthèse bibliographique sur la plante étudiée, avec ses exigences climatiques et édaphiques, ainsi que son aire de répartition à l’échelle méditerranéenne et en Algérie ;
- Le chapitre 2 consiste en une description de la zone d’étude choisie pour l’échantillonnage de notre matériel de travail ;
- Le chapitre 3 concerne les résultats obtenus de la diversité et la répartition spatio-temporelles des Glomeromycota au niveau des sols de deux pistacheraies de Laghouat ;
- Le chapitre 4 concerne les résultats de la mycodiversité racinaires recensés chez *Pistacia atlantica* et sa variabilité inter-populations.

Ces chapitres sont suivis par une synthèse et discussion générale. Cette thèse se termine par des conclusions et des perspectives futures pour ce travail.

**Chapitre I. Description de l'espèce  
étudiée (*Pistacia atlantica* Desf.)**

## 1. Introduction

Le pistachier de l'Atlas (*Pistacia atlantica* Desf.) est l'une des espèces arborées, peuplant les contrées arides et semi-arides de l'Afrique du Nord (Quézel et Santa, 1963). Cette espèce fait partie des ressources méconnues dans le monde et ce n'est que récemment que les services environnementaux et autres ont commencé à y accorder d'avantage de plus en plus d'attention (Bellefontaine et *al.*, 2001, 2005 ; Benhassaini et *al.*, 2007a). En Algérie, l'espèce est dévalorisée et délaissée et rares sont les études consacrées à ce taxon et ce n'est qu'en 1993, qu'il figurait dans la liste des espèces non cultivées protégées.

Cet arbre xérophile a été décrit pour la première fois dans la littérature scientifique par le botaniste français René Louiche Desfontaines en 1798. Le pistachier de l'Atlas est d'une grande longévité ; certains spécimens sont plus que tricentenaires. Son existence dans certains endroits, sous forme de reliques isolés ou groupés, reflète sa position d'arbre de climax naturel et non pas de para-climax monospécifique (Monjauze, 1980). D'après la terminologie de Gillet (2000), cet écodème nous informe sur la préexistence d'anciennes forêts claires ou de steppes arborées (Quézel et *al.*, 1999 ; Quézel, 2000).

## 2. Systématique

L'appellation du pistachier de l'Atlas diffère d'une région à une autre. Cet arbre s'appelle « tisemlal », « Iggh » ou « Iguer » en berbère et aussi « bétoum » qui est un substantif arabe collectif, dont le singulier est « El Botma » ou encore « El Boutmaia » en Afrique du Nord et « Boutmela » au Proche Orient (Monjauze, 1980). Cette espèce est connue aussi par les nomades sous d'autres noms de Btom ou Dejig (Sitouh, 1988). Selon l'APG II (2003), l'une des plus récentes classifications phylogéniques, *Pistacia atlantica* Desf. appartient à l'ordre des Sapindales et la famille des Anacardiaceae (Thorne et Reveal, 2007).

De nombreux taxonomistes ont considéré le pistachier de l'Atlas comme seul représentant de la section *Butmela* (Zohary, 1952 ; Rechinger, 1969). Dans cette section, les taxons sont difficilement différenciés par les caractères morphologiques foliaires uniquement. Plusieurs spécimens du même taxon peuvent présenter des caractères intermédiaires et ils ne sont différenciés que par le nombre de folioles et leur dimension (Alyafi, 1978). Cependant, Zohary (1952) a utilisé la morphologie de la feuille, spécialement la forme, ainsi que le nombre, la taille et l'orientation des folioles, comme premier caractère morphologique dans la classification des espèces de *Pistacia* ; il a également utilisé les caractéristiques du fruit et de la graine, ainsi que la forme des pétioles.

### 3. Caractéristiques botaniques

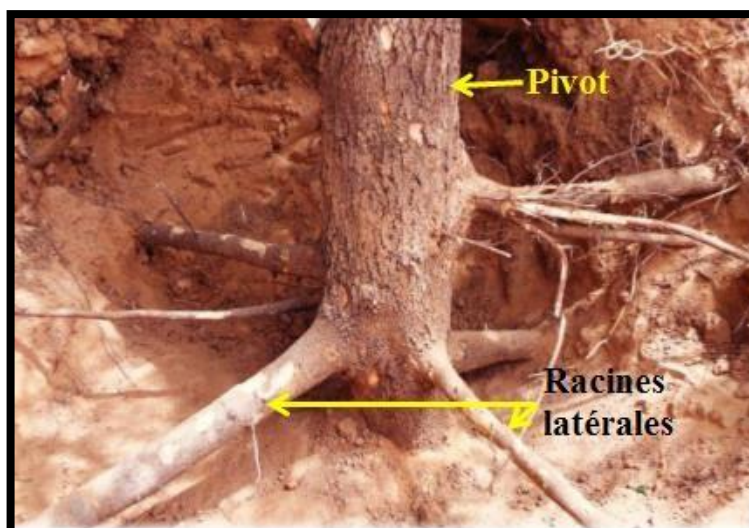
#### 3.1. Plante

Le pistachier de l'Atlas est un grand arbre pouvant atteindre des proportions imposantes et des âges très avancés, à houppier atteignant 25 m de diamètre (Monjauze, 1980) et une superficie des couronnes d'environ 150 m<sup>2</sup> (Benhassaini et *al.*, 2007a). Selon Nègre (1962), cette essence ligneuse peut atteindre 25 m de hauteur. Son tronc est bien individualisé (Benhassaini et *al.*, 2007a) et court, à bois dur (Ozenda, 2004), pouvant atteindre 4,5 à 5 m de circonférence (Belhadj, 2001).

Le port de cette espèce est généralement à cime hémisphérique, surbaissé pour les vieux sujets et arrondi à ramification étalée pour les jeunes pistachiers. L'écorce est lisse à l'âge jeune et elle devient squameuse à un âge très avancé. Elle est d'abord rouge, puis grisâtre assez claire, avant de devenir dure, crevassée et noirâtre (Monjauze, 1980).

#### 3.2. Système racinaire

Le pistachier de l'Atlas a réussi à végéter dans des zones à tranches pluviométriques très faibles et résiste ainsi aux fortes contraintes climatiques. Cela peut être attribué à la vigueur et l'hypertrophie de son système racinaire. L'architecture de ce dernier est bien hiérarchisée, comportant un pivot orthogéotrope, à croissance rapide et indéfinie et de fines racines latérales obliques plagiotropes, à croissance faible (Figure 1) (Zohary, 1952 ; Belhadj, 1999 ; Limane, 2009 ; Limane et *al.*, 2014 ; Limane, 2018 ; Hamitouche, 2016). En effet, selon Chaba et *al.* (1991), ce pivot permet une fixation au sol et une alimentation de la plante. Mais au stade adulte, le pivot peut se développer et se lignifier, comme il peut disparaître et laisser place aux racines secondaires pour se développer et donner par la suite, un système racinaire à extension latérale ou superficielle (Figure 2). Selon Ozenda (1977), les racines du pistachier de l'Atlas présentent un allongement de 1,5 m en une seule saison. Cependant, la profondeur peut atteindre 5 à 6 m (Germana, 1997).

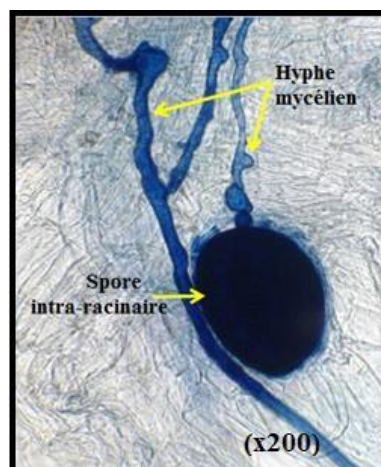


**Figure 1.** Système racinaire au stade jeune de *Pistacia atlantica* Desf. (Avril, 2014).

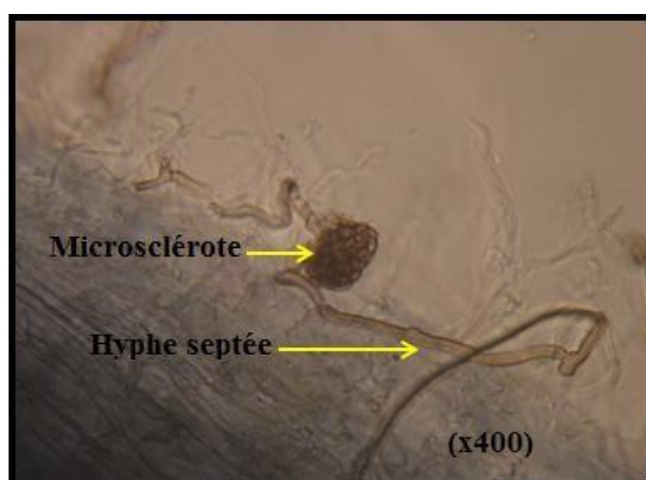


**Figure 2.** Système racinaire à extension latérale au stade adulte de *Pistacia atlantica* Desf. (Avril, 2014).

Des travaux de mise en évidence des champignons symbiotiques racinaires (Mechiah, 2015 ; Limane, 2018) ont montré des infections élevées en endomycorhizes (Figure 3) et en mycoendophytes (DSE) (Figure 4), ce qui fait de cette partie souterraine, une niche écologique par excellence des interactions avec les microorganismes du sol. Ces résultats font apparaitre que le pistachier de l'Atlas fait appel à des symbiotes fongiques, suivant les conditions édaphiques et climatiques de son habitat.



**Figure 3.** Observation microscopique d'un fragment racinaire endomycorhizé de *Pistacia atlantica* Desf. (Mechiah, 2015).



**Figure 4.** Observation microscopique d'une infection mycoendophytique (DSE) d'un fragment racinaire de *Pistacia atlantica* Desf. (Mechiah, 2015).

### 3.3. Feuilles

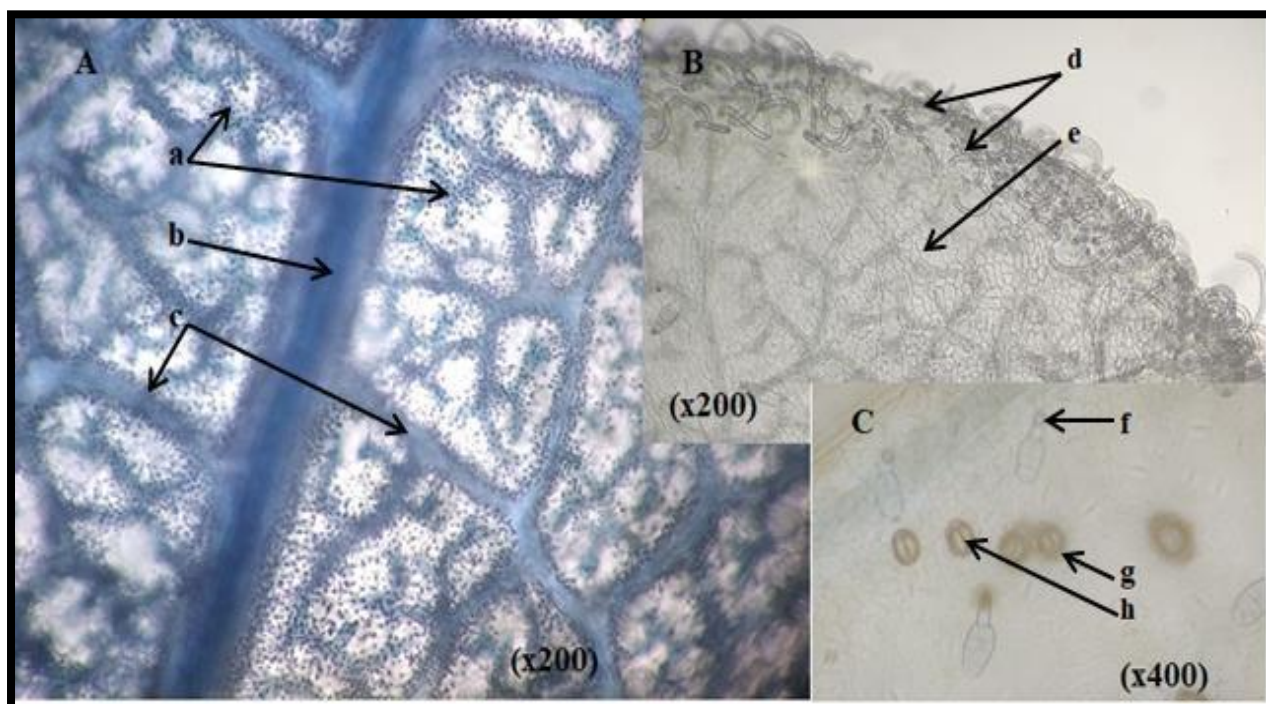
Les feuilles du pistachier de l'Atlas sont composées et astipulées (Figure 5) (Quézel et Santa, 1963), à rachis finement ailé. Elles sont pétiolées, alternes, imparipennées de 7 à 9 folioles ovales-acuminées, tomenteuses (Alyafi, 1979 ; Belhadj, 2007 ; Ait Saïd, 2011), puis coriaces à l'âge adulte (Monjauze, 1980), entières et oblongues lancéolées (Zohary, 1952). Les feuilles de cet arbre sont caduques et chutent en automne. Cette chute permet la formation d'une litière qui constitue une source potentielle de matière organique (Limane, 2018).

Il apparaît que le pistachier de l'Atlas est bien adapté au manque d'eau dans les milieux arides. En effet, Smail-Saadoun (2005) a montré l'absence totale de stomates sur la face adaxiale des feuilles et leur présence sur la face abaxiale. Par ailleurs, Ait Saïd et *al.* (2011) concluaient que son accommodation à l'aridité s'expliquerait par une augmentation des teneurs en terpènes, qui seraient probablement en relation avec l'accroissement des épaisseurs du parenchyme palissadique et la forte densité de poils glanduleux.



**Figure 5.** Feuilles de *Pistacia atlantica* Desf. (Avril, 2017).

Les travaux de Zareb (2014), Zareb et *al.*, Zareb et Smail-Saadoun (2018 ; 2020 ; 2021) sur les populations de Timzerth et Sâadi et Benfoddil (2015) sur la population d'El Gouffa ont montré la présence des mycoendophytes au niveau de tous les compartiments de la feuille du pistachier de l'Atlas (Figure 6), à savoir les cellules épidermiques, les stomates, les trichomes tecteurs et glandulaires, le parenchyme et les tissus conducteurs avec un fort taux de colonisation et une diversité remarquable. Ceci fait de cette partie de la plante un hotspot de biodiversité en mycoendophytes.



**Figure 6.** Observations microscopiques des différents compartiments de la feuille du pistachier de l'Atlas colonisés par les mycoendophytes (a : parenchyme ; b : nervure primaire ; c : nervures secondaires ; d : trichomes tecteurs, e : espace intercellulaire, f : trichome glandulaire, g : stomate ; h : ostiole) (Benfoddil, 2015).

### 3.4. Fleurs

*Pistacia atlantica* est un arbre dioïque. L'inflorescence est une grappe composée, à fleurs unisexuées purpurines (Crete, 1965), à 1 à 5 sépales réunis en grappes lâches, apétales (Ozenda, 2004), organisées en panicule pyramidale (Paudolosi et Hadj Hassan, 1998). La floraison a lieu généralement de mars à avril. Les mâles ont tendance à fleurir avant les femelles (protandrie). La floraison est précoce ; elle se fait avant la production de feuilles (Rezaeyan et *al.*, 2009). La pollinisation est anémophile (Alyafi, 1979).

### 3.5. Fruit

Le nom vernaculaire du fruit est « El Khodiri », appellation due à la prédominance de la couleur vert foncé à maturité (Belhadj, 1999), ou « Tikouaouèche » par la population du Maroc ; il est aussi appelé « Godhime » par la population locale de la région de Béchar (Benaradj et *al.*, 2012). Les fruits sont des drupes monospermes ovoïdes sèches (Figure 7), un peu charnues, petites et rougeâtres, à mésocarpe résineux, de 6 à 8 mm de long, d'abord jaunes, puis bleu foncé à maturité, avec un seul noyau osseux ne contenant qu'une graine (Monjauze, 1968 ; Somon, 1987). La fructification débute vers la fin du mois de mars (Yaaqobi et *al.*, 2009) et s'achève en septembre-octobre. Ces drupes sont comestibles, elles sont très appréciées par les populations locales pour leur goût proche de celui du beurre. Elles sont très énergétiques, riches en protéines et en acides gras (Bhar et Balouk, 2011).

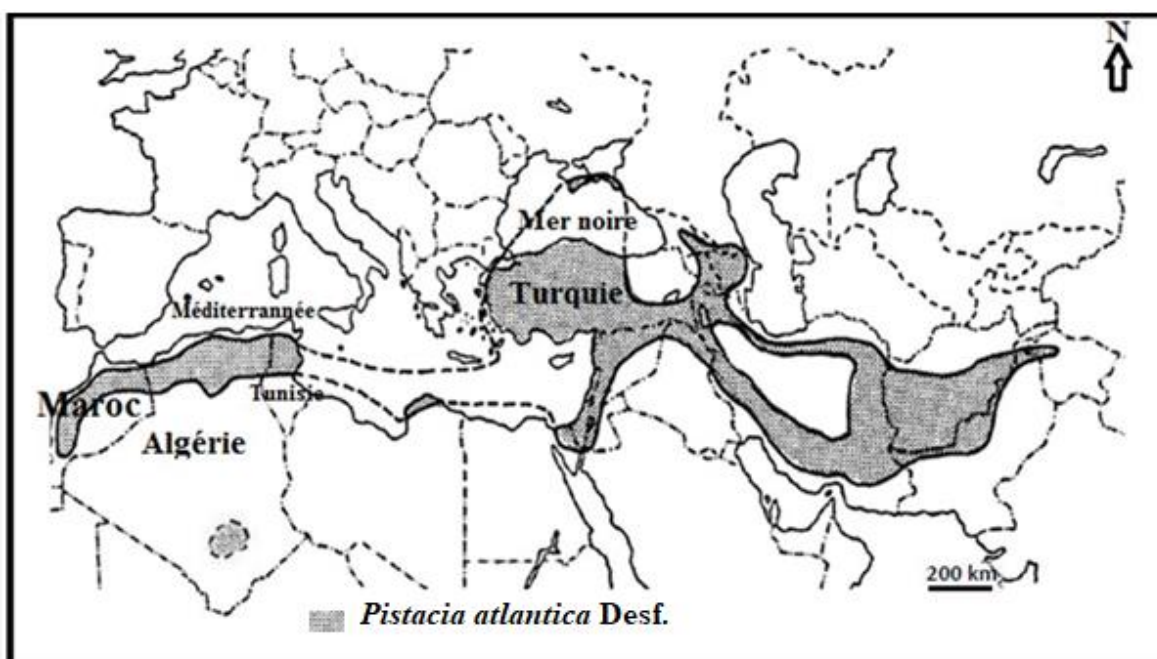


**Figure 7.** Fruits de *Pistacia atlantica* Desf. (Avril, 2017).

#### 4. Biogéographie et répartition du pistachier de l'Atlas

*Pistacia atlantica* est largement distribué au sud de la Méditerranée et dans le Moyen-Orient (Figure 8), il est répandu depuis les Canaries jusqu'au Pamir, en passant par :

- l'Afrique du Nord, le Sahara septentrional et tripolitaine, avec relique au Hoggar ;
- Chypre, Chio, Rhodès, la Grèce, la Turquie, la Bulgarie, la Crimée, le Caucase, la Transcaucasie et l'Arménie ;
- la Palestine, la Syrie, la Transjordanie, l'Iraq et l'Iran ;
- l'Arabie, le Baloutchistan et l'Afghanistan.



**Figure 8.** Aire de distribution de *Pistacia atlantica* Desf. dans le monde (modifié d'après Alyafi (1979) ; Browicz (1988) et Khaldi (comm.pers. In Zohary (1996) ; Belhadj (2007)).

D'après Zohary (1952, 1987) et Quézel et Médail (2003), cette espèce est commune aux deux régions méditerranéenne et irano-touranienne. Cependant, Monjauze (1980) et Ozenda (1982) la qualifient d'endémique de l'Afrique du Nord.

Selon Monjauze (1980), le bétoum colonise de façon diffuse un territoire considérable centré sur les pays méditerranéens à saison sèche et chaude bien marquée. Quézel et Santa (1963) précisent qu'en Algérie il est assez commun, sauf dans les zones très arrosées. Monjauze (1968) localise *Pistacia atlantica* dans le secteur de l'Oranais, de l'Algérois, des Hauts Plateaux et des Hautes Plaines de l'Atlas Saharien.

Le bétoum est un arbre par excellence des dayas du piedmont méridional de l'Atlas Saharien. Sa limite extrême se trouve en plein cœur du Hoggar, où il existe à l'état de relique (Monjauze, 1980). Il se rencontre sous forme de petits bouquets ou de pieds isolés (Quézel, 1965) (Figure 9).

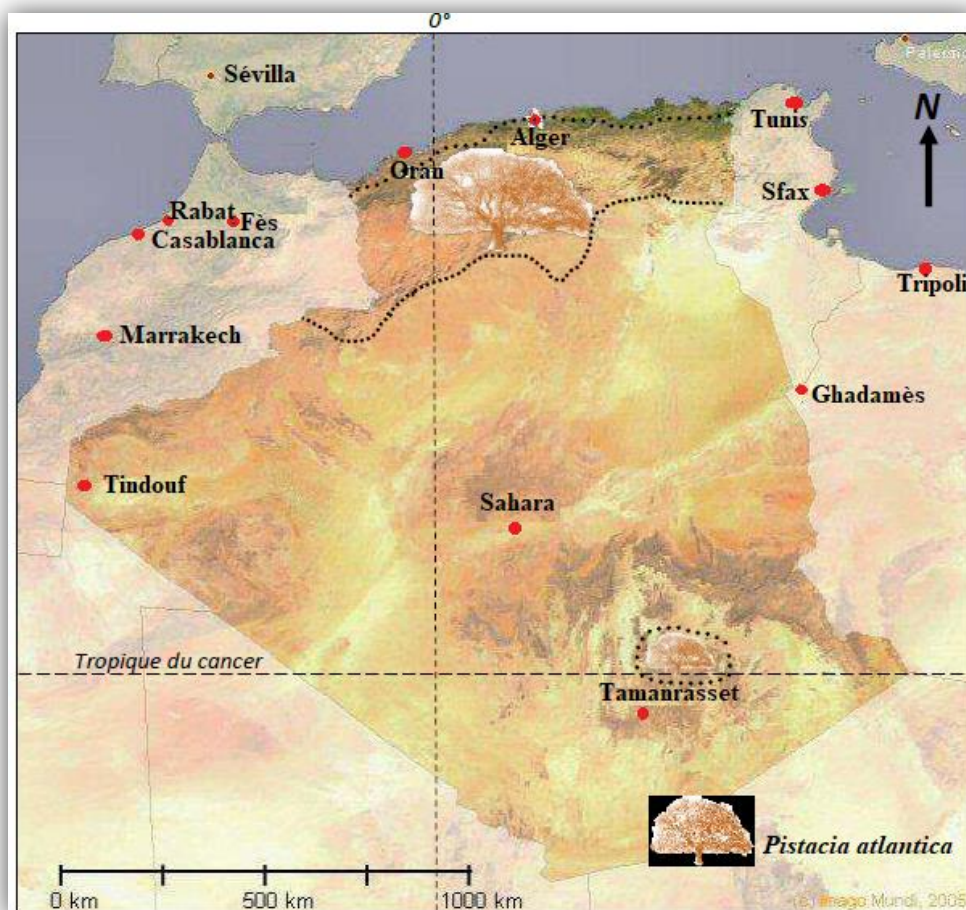


Figure 9. Aire de répartition du pistachier de l'Atlas en Algérie (Limane, 2018).

## 5. Statut écologique et caractéristiques édapho-climatiques

*Pistacia atlantica* est un arbre héliophile (Zohary, 1996), caractéristique des régions arides et semi-arides. Il possède une amplitude écologique et une plasticité remarquables, puisqu'il se rencontre depuis le cœur du Sahara jusqu'aux marges du bioclimat humide, sur la chaîne du Rif (Quézel et Médail, 2003). Selon Zohary (1952), *Pistacia atlantica* est une essence forestière qui remonte dans les forêts de chênes xérophiles jusqu'à 2000 m, à l'ouest et jusqu'à 3000 m à l'est de son aire. Quézel et *al.* (1980) signalent que dans la Méditerranée orientale, les peuplements à *Pistacia atlantica* ne s'élèvent guère au-dessus de 300 m et occupent les stations les plus chaudes et les plus sèches, où ils déterminent un type de végétation d'allure nettement steppique. Il existe aussi en petits peuplements dans les Hauts Plateaux, au niveau des dayas et dans les parties les mieux arrosées de l'Atlas Saharien, où il peut atteindre 2000 m d'altitude (Quézel, 1965). Il semble d'après plusieurs auteurs (Khelil et *al.*, 1980 ; Abousalim et Khalli, 1992), que le meilleur développement de cet arbre est atteint aux altitudes comprises entre 600 et 1200 m.

Du point de vue climatique, le pistachier de l'Atlas est très rustique, à grande amplitude bioclimatique et nullement affecté par les longues périodes de sécheresse. Il se rencontre depuis les marges du bioclimat humide jusqu'à celles du saharien, dans les variantes chaudes et tempérées, voire fraîches (Belhadj et *al.*, 2008). Selon Boudy (1952), c'est l'isohyète 200 à 250 mm qui lui convient le mieux. Le pistachier résiste aussi bien aux températures basses qu'élevées. Il peut supporter jusqu'à -12°C dans la région de Djelfa et de 49°C à Ghardaia (Monjauze, 1968). Le Houérou (1995) signale que dans les steppes d'Afrique du Nord, le pistachier de l'Atlas se trouve en peuplement dans les zones écoclimatiques arides et semi-arides. Les limites de l'aire de sa répartition se rencontrent dans les étages bioclimatiques suivants : saharien à hiver frais et tempéré, aride à hiver frais et tempéré, semi-aride avec les variantes froide, fraîche et tempérée, sub-humide frais et tempéré et humide tempéré (Monjauze, 1968).

Du point de vue édaphique, le pistachier de l'Atlas est indifférent aux types de sol (Nègre, 1962). Il s'accommode à une large gamme de sol, sauf les sables (Benhassaini et *al.*, 2007a). Il préfère les terrains argileux et argilo-limoneux (dayas à *Zizyphus lotus*) (Khalifé, 1959), mais aussi les alluvions de plaines (Seigue, 1985). Selon Quézel et Médail (2003), il se trouve prostré et plaqué aux fentes des rochers calcaires et les falaises, où les racines pénètrent et se développent dans les fissures, les terrains plats sur sols profonds ou très rocailleux et les lits d'oueds ou les grandes dépressions temporairement humides. Selon Boudy (1955), il se cantonne dans les dépressions des vallées et sur des substrats de type gypso-calcaire.

Des résultats sont obtenus dans plusieurs travaux effectués sur différentes populations à *Pistacia atlantica* de l'Algérie. Ils ont montré que cette espèce se retrouve sur des sols à textures variables, mais à dominance limoneuse (Limane, 2009 ; Boubrima, 2014 ; Hamitouche, 2016 ; Limane, 2018 ; Boutelba, en cours). Brown et *al.* (1994) soulignent sa présence sur une variété de sols pauvres en matière organique et un pH alcalin. En effet, le développement du pistachier de l'Atlas n'est pas affecté par le calcaire (Ait Radi, 1979 ; Abdelkrim, 1986 et 1992). Ces résultats corroborent ceux obtenus dans les travaux menés par Limane (2009, 2018), Boubrima (2014) et Hamitouche (2016).

Sur le plan phytosociologique, le cortège floristique du pistachier de l'Atlas est très rudimentaire. Des études au Maroc oriental et en Algérie (Tlemcen) font ressortir un groupement de taxons thermophiles méditerranéens associé au pistachier de l'Atlas, en l'occurrence : les Fabacées (*Anagyris foetida*, *Calycotome spinosa*, *Ceratonia siliqua*) ; les Rhamnacees (*Rhamnus alaternus*, *Zizyphus lotus*) ; les Oléacées (*Olea europea*, *Fraxinus excelsior*) ; les Poacées (*Stipa tenacissima* et *Ampelodesma mauritanicum*) ; les composées (*Anthemis arvensis*, *Galactites tomentosa*) et à un degré moindre, des Arecacées et des Liliacées représentées par *Chamaerops*

*humilis* et *Asparagus acutifolius*. Cependant, dans le sud algérien et particulièrement sur l'Atlas Saharien, le pistachier de l'Atlas s'associe avec le genévrier de Phénicie, le chêne vert et l'olivier (Bouzenoune, 1984 in Benhassaini et al., 2007a).

En bioclimat aride, comme dans notre cas, Quézel et Médail (2003) signalent que les peuplements de bétoum se répartissent le plus souvent selon un mode contracté en bordure des lits d'oueds ou dans des dépressions (dayas). Ces mêmes auteurs notent que dans ces dayas, le cortège floristique des pérennes est assez pauvre, mais *Zizyphus lotus* est toutefois souvent bien développé en sous strate, avec parfois *Artemisia herba-alba* ; par contre, un riche cortège d'annuelles, en général méso-hygrophiles, se développe en période humide.

Monjauze (1968) précise que la régénération du bétoum ne se manifeste le plus souvent que sous abri broussailleux. Dans les étages aride et saharien, il se trouve le plus souvent accompagné des touffes du jujubier (*Zizyphus lotus*). Cet arbrisseau épineux facilite l'installation et la régénération du bétoum et permet une bonne protection aux jeunes pousses contre les vents et les herbivores, ainsi que la germination des graines. Il peut également assurer un rôle d'abri, puisque qu'il confère au sol une humidité, une richesse en litière et en humus, ainsi que la présence d'un couvert végétal (Belhadj, 2001).

## 6. Intérêts

Plusieurs auteurs qualifient le pistachier de l'Atlas comme espèce précieuse, en raison de ces divers intérêts. Monjauze (1967) le qualifie d'arbre à la fois protecteur et productif.

Cette espèce est connue et utilisée pour ses propriétés thérapeutiques depuis l'antiquité et elle a joué un rôle important dans la médecine traditionnelle. Les résultats de l'étude ethnobotanique réalisée par Benaradj et al. (2015) ont montré que les différents organes de cette plante possèdent des vertus thérapeutiques.

La présence et la pérennité de cet arbre jouent un rôle vital pour les autres espèces vivantes dans son habitat. En plus du fait qu'il est un producteur primaire de matière organique par sa cime volumineuse, il offre beaucoup d'ombre et constitue un bon refuge contre la chaleur et l'irradiation solaire. Il est aussi un pourvoyeur en abris, perchoir et reposoir pour les différents oiseaux et insectes ; à sa base, des mammifères et reptiles établissent des terriers (Limane, 2018). En effet, d'après Ghanem et Benhassaini (2008), certains bétoums centenaires créent un microclimat favorable à l'installation d'un cortège floristique grâce à leurs canopées étendues.

Les fruits du pistachier sont riches en huile et sont utilisés par les habitants locaux à bien des égards thérapeutiques et nutritionnelles (Yousfi et al., 2005 ; Ghanem et Benhassaini, 2008). Grâce à leurs composés actifs, les fruits du pistachier de l'Atlas ont des capacités antioxydantes,

contre le vieillissement des cellules (Bhar et Balouk, 2011). Ils sont préparés par infusion et décoction à usage interne par voie orale et préconisés pour traiter les maux d'estomac, les problèmes cardio-vasculaires et les maladies de reins (Benaradj et *al.*, 2015).

Les graines de *Pistacia atlantica* peuvent être utilisées pour la production de plants et l'extraction de l'huile (Rezaeyan et *al.*, 2009). L'huile extraite est nutritive et d'excellente consistance et d'agréable odeur (Benhassaini et *al.*, 2007b). Elle est utilisée pour la saponification et pour préparer des cosmétiques adoucissants (Chief, 1982). Du point de vue médical, les huiles essentielles de l'oléorésine sont utiles dans les maladies abdominales, comme antiseptique et hypoglycémiant (Gourinea et *al.*, 2011). Ils sont aussi utilisés pour le soin des dents et l'Helminthiases et par usage externe, appliquer sur thorax contre la toux et bronchite, pour la cicatrisation des blessures de la peau et les soins des cheveux (Benaradj et *al.*, 2015).

Les feuilles sont largement utilisées en médecine traditionnelle vue leurs teneur élevée en chlorophylle. Elles sont prises soit comme tisane, décoction, mastication, infusion et en poudre pure ou mélangée. Elles sont généralement utilisé pour traiter des infections bactériennes, des douleurs dentaires, gingivite, ulcère buccal, conjonctivite (par collyre), pour calmer les céphalées (Benaradj et *al.*, 2015) et comme stomachique (Tohidi, 2011). En inhalation, les feuilles sont utilisées comme fébrifuge (Lahsissene et *al.*, 2009).

Le pistachier de l'Atlas constitue une excellente espèce fourragère, son feuillage étant très apprécié par les chèvres, les moutons et les bovins pendant la période estivale et automnale. Les jeunes plantes et les graines sont les parties les plus recherchés par les animaux (Belhadj et *al.*, 2011).

La plasticité du pistachier de l'Atlas vis-à-vis de la sècheresse atmosphérique est bien connue. Sa rusticité ainsi que la possibilité de sa croissance sur des sols pauvres sont des caractéristiques qui le rendent particulièrement intéressant, quant à son utilisation dans les programmes de reforestation et de sylviculture dans les zones semi-arides et arides. Il est notamment utilisée pour la fixation des dunes, ainsi qu'à la prévention des sols contre l'érosion ; grâce à la vigueur et à la croissance rapide de son système racinaire, assurant la stabilité du sol et notamment au niveau du barrage vert et en tant qu'excellent porte-greffe pour *Pistacia vera* (Belhadj, 2007). Cet arbre avec ses exigences écologiques répond aux objectifs de développement des zones arides et semi-arides et de lutte contre la désertification.

## 7. Conclusion

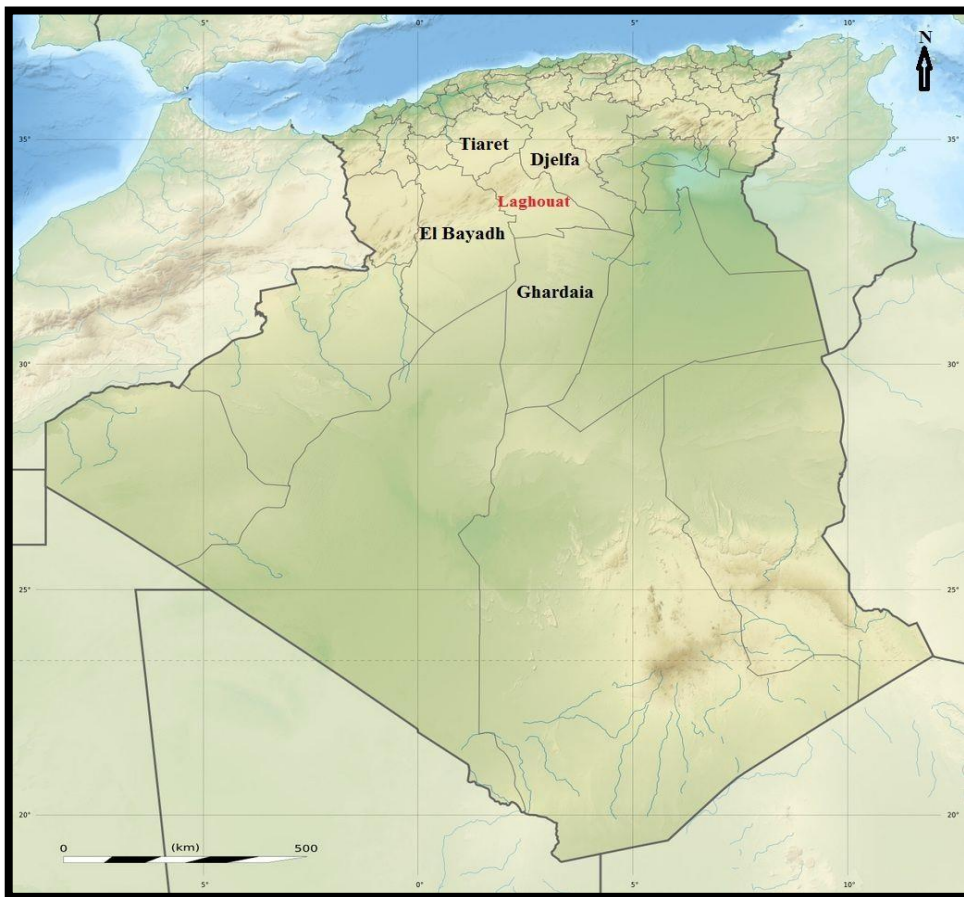
Le pistachier de l'Atlas a constitué l'une des rares sources de graisse végétale et d'ombre contre les fortes chaleurs de l'été des contrées arides et semi-arides du Nord de l'Afrique. Il a

constitué, en outre, l'une des premières composantes de la paléo-pharmacie, d'où l'homme a trouvé remèdes pour ses douleurs. Ses coproduits sont nombreux; graines énergétiquement oléagineuses, feuilles et résines aux vertus médicinales; écorce et bois à usage domestique et artisanal. Ces coproduits et avantages générés sont destinés aux populations rurales et à leur cheptel et même parfois aux populations citadines. Le bétoum constitue une ressource naturelle d'importance dans la restauration des paysages steppiques et la lutte contre la désertification. Cependant, en raison de certaines pratiques imprudentes, un grand nombre de surface à *Pistacia atlantica* Desf. a été réduit, bien que beaucoup d'études se soient portés sur le comportement écologique, les paramètres dendrométriques, les propriétés édaphologiques de son habitat naturel, les usages et intérêts dans la vie quotidienne de l'être humain. Très peu d'études ont exploré son écologie microbienne, spécifiquement ses interactions avec la microflore fongique rhizosphérique. La présente contribution est la première du genre à aborder cet aspect (Chapitres 3 et 4).

## **Chapitre II. Zone d'étude**

## 1. Présentation et caractéristiques de la région d'étude

La région de Laghouat est située à la limite septentrionale du Sahara, à 400 Km de la capitale Alger, sur la latitude Nord de 33° 48' et la longitude Est de 02° 52'. Elle est localisée à 750 m d'altitude et elle s'étale sur une superficie totale de 25052 Km<sup>2</sup> (Anonyme 1, 1998). Elle est limitée géographiquement par la wilaya de Djelfa au nord et nord-est, les wilayas de Tiaret et El Bayadh au nord-ouest et à l'ouest et par la wilaya de Ghardaïa au sud (Figure 10). Topographiquement, la wilaya de Laghouat est constituée de trois zones naturellement bien distinctes, à savoir une zone nord constituée par les Hautes Plaines steppiques à caractère agro-pastoral-alfatier, une zone centrale de piémonts et montagnes à caractère agro-sylvo-pastorale, ainsi qu'une zone du Plateau Saharien au sud de la wilaya (Boubrima, 2014).



**Figure 10.** Localisation géographique de la wilaya de Laghouat (Source : <http://idata.over-blog.com/4/24/40/94/Carte-Algerie.jpg>).

## 2. Situation géographique des sites d'échantillonnage

### 2.1. Choix des dayas échantillonnées

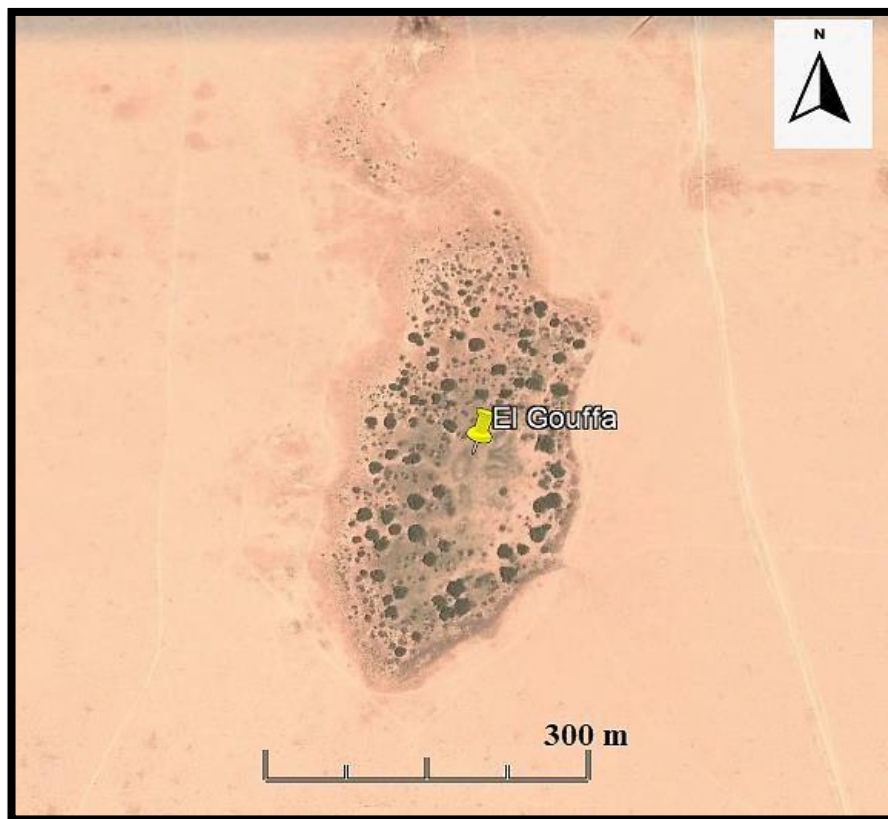
Le choix s'est porté sur deux stations, il s'agit de deux dayas d'aspect jeune : dayate El Gouffa et dayate Sâadi. Le choix des deux dayas comme sites d'échantillonnage est fondé sur

plusieurs critères. Dayate El Gouffa est caractérisée par son éloignement des zones urbaines et de la route nationale et sa nature environnementale n'a pas subi beaucoup d'interventions anthropiques. A dayate Sâadi, le milieu est beaucoup plus exposé aux activités humaines, telles : le labour, les cultures céréalières épisodiques, la coupe du bois et le surpâturage.

## 2.2. Positionnement des dayas échantillonnées

### 2.2.1. Dayate El Gouffa

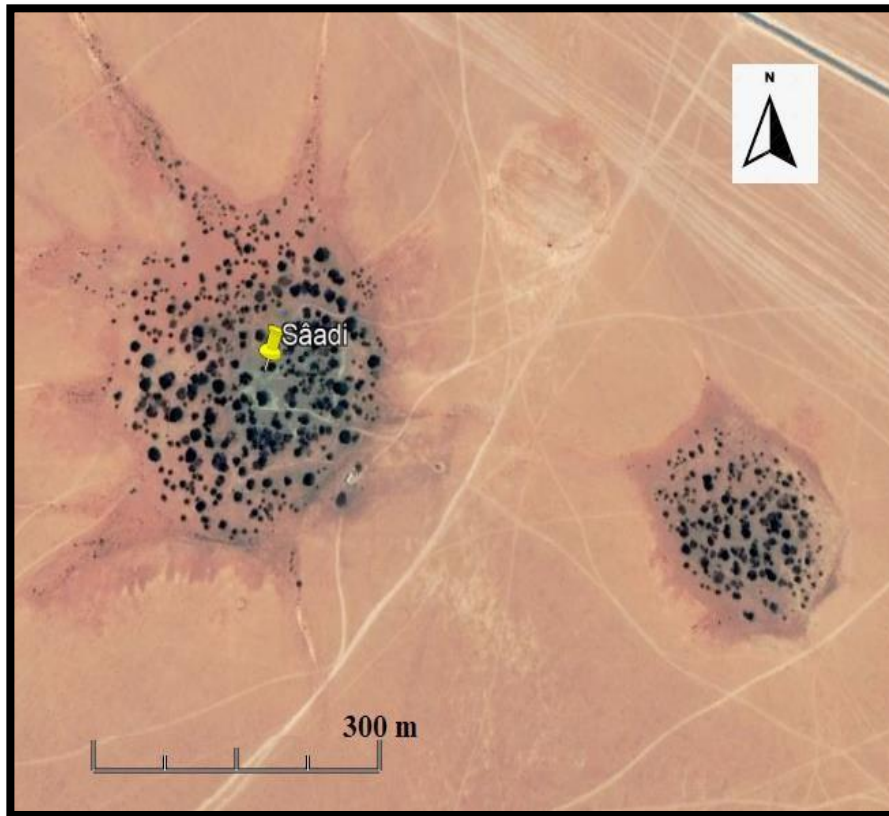
Dayate El Gouffa est située dans la région de la commune d'Ain Madhi (à 80 km du chef-lieu de la wilaya de Laghouat) (Figure 11). Elle est à 982 m d'altitude sur la latitude Nord et longitude Est, respectivement de 33°29'N et 2°13'E.



**Figure 11.** Situation de dayate El Gouffa (Google Earth, 2022).

### 2.2.2. Dayate Sâadi

Dayate Sâadi est située dans la commune de Hassi Delâa (à 70 km du chef-lieu de la wilaya de Laghouat) (Figure 12). Elle est à 818 m d'altitude, sur la latitude Nord et longitude Est, respectivement de 33°29'N et 3°28'E.



**Figure 12.** Situation de dayate Sâadi (Google Earth, 2022).

### 3. Caractéristiques bioclimatiques des stations échantillonnées

#### 3.1. Source des données climatiques

Pour la caractérisation bioclimatique, nous avons utilisé les données climatiques fournies par l'Office National de Météorologie d'Alger (ONM), pour une durée de 15 ans (2002-2017). Vu l'absence de stations météorologiques dans nos sites d'échantillonnage, nous avons illustré les principales caractéristiques climatiques à partir de deux stations météorologiques de référence les plus proches, comme indiqué au niveau du tableau 1 (Laghouat et Hassi R'mel). Nous avons pris les données climatiques de la station de Laghouat pour dayate El Gouffa (Ain Madhi) et la station de Hassi R'mel pour dayate Sâadi (Hassi Delâa).

**Tableau 1.** Coordonnées géographiques et altitudes des deux stations d'étude.

Stations de référence	Sites d'échantillonnage	Latitude	Longitude	Altitude (m)
Hassi R'mel	Dayate Sâadi	32° 56' N	03° 18' E	765
Laghouat	Dayate El Gouffa	33° 48' N	02° 51' E	770

### 3.2. Paramètres climatiques

#### 3.2.1. Pluviométrie et régime saisonnier des stations d'étude

##### 3.2.1.1. Pluviométrie mensuelle

Les deux stations sont caractérisées par une pluviosité maximale pendant les mois de septembre et octobre. Les valeurs des précipitations moyennes mensuelles enregistrées durant la période (2002-2017) sont présentées dans le tableau 2 ci-dessous.

**Tableau 2.** Précipitations moyennes mensuelles : P (mm) (2002-2017) (ONM, Alger).

Mois Stations	Jan.	Fév.	Mar	Avr.	Mai	Juin	Jlt	Aôu.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
<b>Laghouat</b>	6,7	6,8	8	3,6	10	5,8	4,1	10,1	31,4	25,4	10,3	13,3
<b>Hassi R'mel</b>	7,2	11,7	7,8	7	6,3	7	3,3	6,2	16,6	9,1	7,5	12

##### 3.2.1.2. Pluviométrie annuelle

Les cumuls annuels des deux sites d'échantillonnage sont relativement faibles. L'année 2017 est la moins arrosée, avec des précipitations minimales de 74 mm à Laghouat et 25 mm à Hassi R'mel. L'année 2011 est la plus pluvieuse avec des précipitations maximales de 287 mm à Laghouat et les années 2008 et 2009 à Hassi R'mel, avec 190 mm.

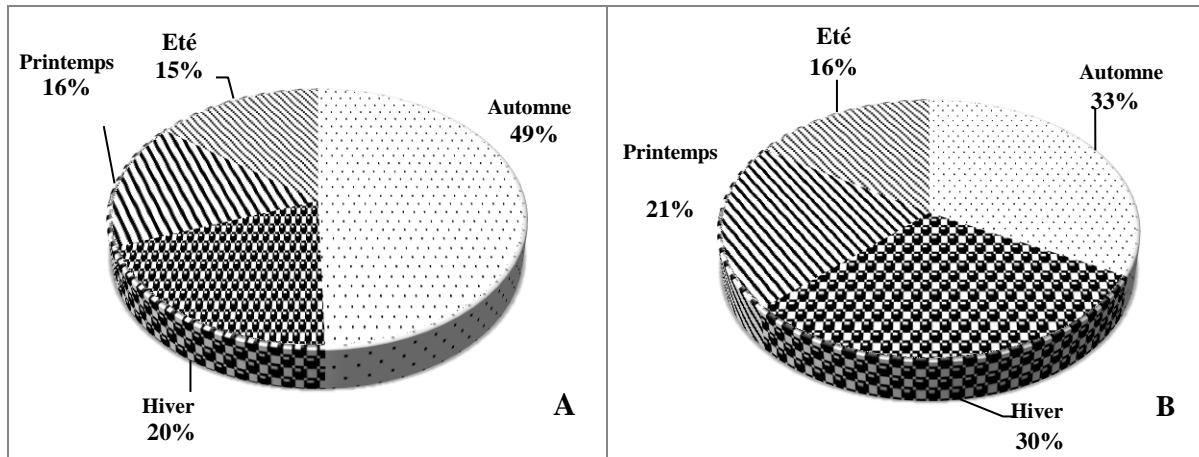
La variation temporelle des précipitations annuelles montre que le régime annuel est très irrégulier d'une année à l'autre. Ces valeurs sont enregistrées dans le tableau 3. Les coefficients pluviométriques (PH) sont calculés par la formule suivante :  $H=P/P_i$  (P : pluviométrie d'une année donnée ;  $P_i$  : pluviométrie moyenne pour une période de N années). Ce coefficient permet de distinguer les années déficitaires des années excédentaires ( $H > 1$  : année excédentaire ;  $H < 1$  : année déficitaire). Les résultats obtenus montrent huit épisodes déficitaires pour la station de Laghouat et neuf épisodes déficitaires pour la station de Hassi R'mel, à savoir : 2002, 2005, 2007, 2010, 2012-2014 et 2016-2017 pour la première station et 2002, 2004, 2012-2017 pour la deuxième station. Cependant sept épisodes excédentaires ont été notés à Laghouat : 2003, 2004, 2006, 2008-2009, 2011 et 2015 et cinq ont été enregistrés à Hassi R'mel : 2003 et 2008-2011 (Tableau 3).

**Tableau 3.** Cumuls annuels des précipitations P (mm) et coefficients pluviométriques PH des deux stations d'échantillonnages (2002-2017) (ONM, Algérie).

Années	Laghouat		Hassi R'mel	
	P (mm)	P H	P (mm)	P H
2002	103	0,81	43	0,52
2003	161,5	1	133	1,6
2004	240	1,5	27	0,32
2005	122	0,76	/	/
2006	251	1,57	/	/
2007	144	0,9	19	0,23
2008	168	1,23	<b>190</b>	<b>2,3</b>
2009	173	1,08	<b>190</b>	<b>2,3</b>
2010	138	0,86	96	1,16
2011	<b>287</b>	<b>1,8</b>	131	1,58
2012	135	0,85	46	0,55
2013	153	0,95	81	0,98
2014	104	0,65	72	0,87
2015	189	1,18	50	0,6
2016	120	0,75	56	0,67
2017	74	0,46	25	0,3
<b>Cumul annuel</b>	<b>160,15</b>		<b>82,78</b>	

### 3.2.1.3. Régime pluviométrique saisonnier

La distribution saisonnière des précipitations montre que l'été correspond à la saison la plus sèche. L'automne et l'hiver sont les saisons humides. Cependant, les quantités de pluies sont moyennes au printemps (Figure 13 ; A et B). Le régime pluviométrique des deux stations prospectées est de type AHPE (Automne, Hiver, Printemps et Eté), où le mois le plus arrosé est le mois de septembre, avec plus de précipitations à Laghouat qu'à Hassi R'mel.

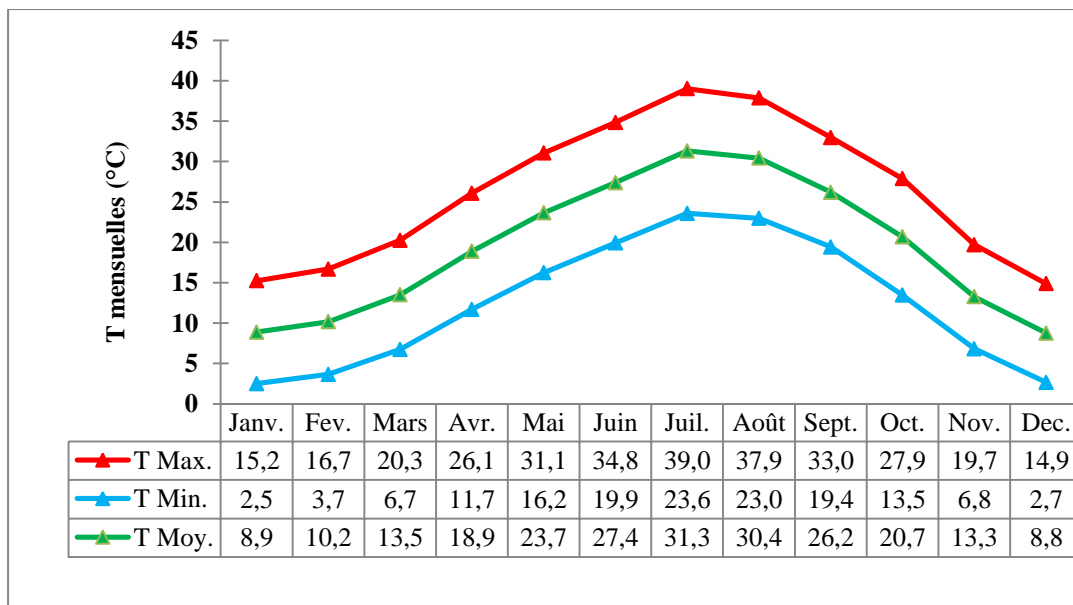


**Figure 13.** Spectres de répartition saisonnière des précipitations des deux stations échantillonnées (2002-2017) (A : Laghouat et B : Hassi R'mel).

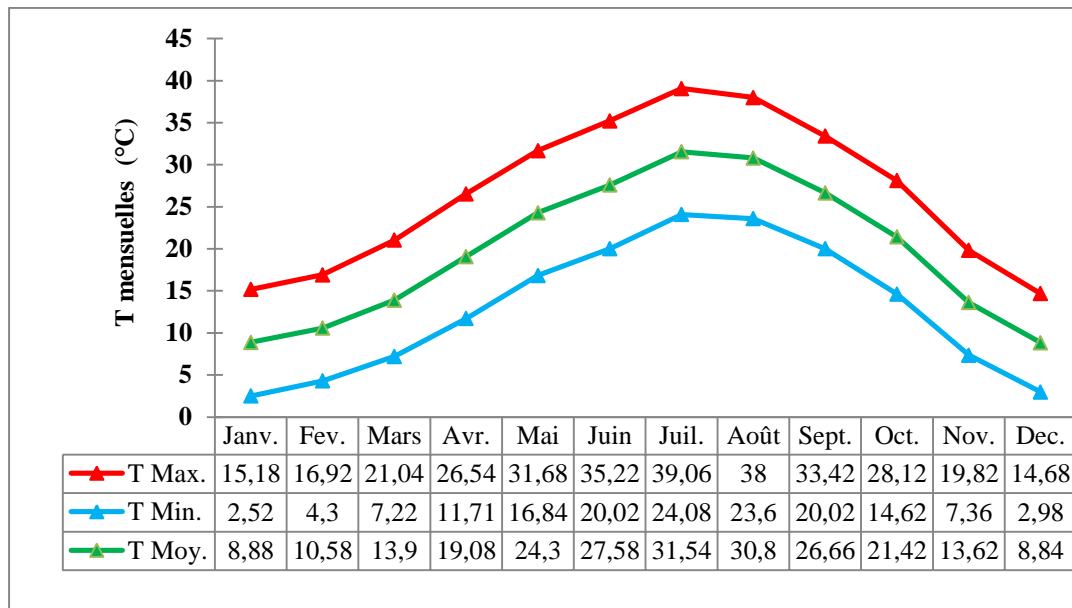
### 3.3. Températures

#### 3.3.1. Variations des températures moyennes mensuelles

La variation des températures minimales, moyennes et maximales des stations considérées durant la période (2002 et 2017) sont représentés sur les figures 14 et 15. Pour les deux stations, le mois de janvier est le plus froid, avec une valeur de la moyenne des températures minimales de 2,5°C pour les deux stations. Cependant, le mois de juillet est le mois le plus chaud pour les deux stations, avec une valeur moyenne des températures maximales de 39°C.



**Figure 14.** Variations des températures moyennes mensuelles de la station de Laghouat (2002 - 2017).



**Figure 15.** Variations des températures moyennes mensuelles de la station de Hassi R'mel (2002 - 2017).

### 3.4. Synthèse bioclimatique

Pour donner une expression synthétique du climat d'une région, plusieurs indices climatiques ont été formulés. Nous avons retenu dans cette étude : le diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen (1953), qui exprime la durée de la période sèche de l'année et le climagramme de le Houérou (1995), qui demeure le plus efficace pour la description des étages bioclimatiques méditerranéens.

#### 3.4.1. Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen (1953)

Afin de déterminer les saisons sèches et humides, deux diagrammes ombrothermiques de Bagnouls et Gaussen ont été tracés sur une période de quinze ans (2002-2017) (Figure 16 et 17). Les deux auteurs utilisent les cumuls mensuels de précipitations et les températures moyennes mensuelles sur une échelle double. Ils considèrent qu'un mois est sec, quand le total des précipitations mensuelles exprimées en (mm) est inférieur ou égal au double de la température moyenne mensuelle exprimée en (°C) ( $P \leq 2T$ ). Les diagrammes tracés des deux stations d'étude montrent une longue période sèche étalée sur toute l'année.

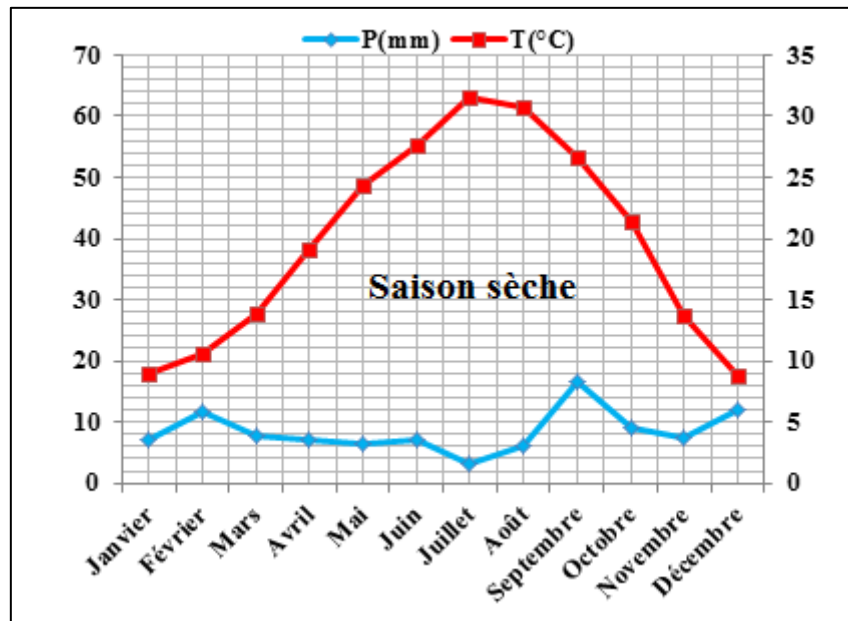


Figure 16. Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gausson pour la station de Laghouat (2002 - 2017).

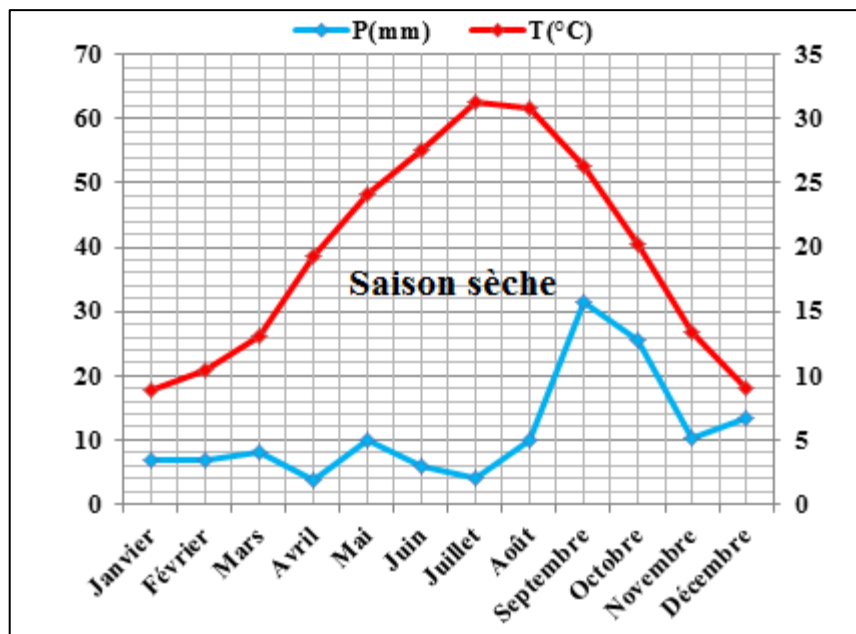


Figure 17. Diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gausson pour la station de Hassi R'mel (2002 - 2017).

### 3.4.2. Zonation écoclimatique de Le Houérou (1995)

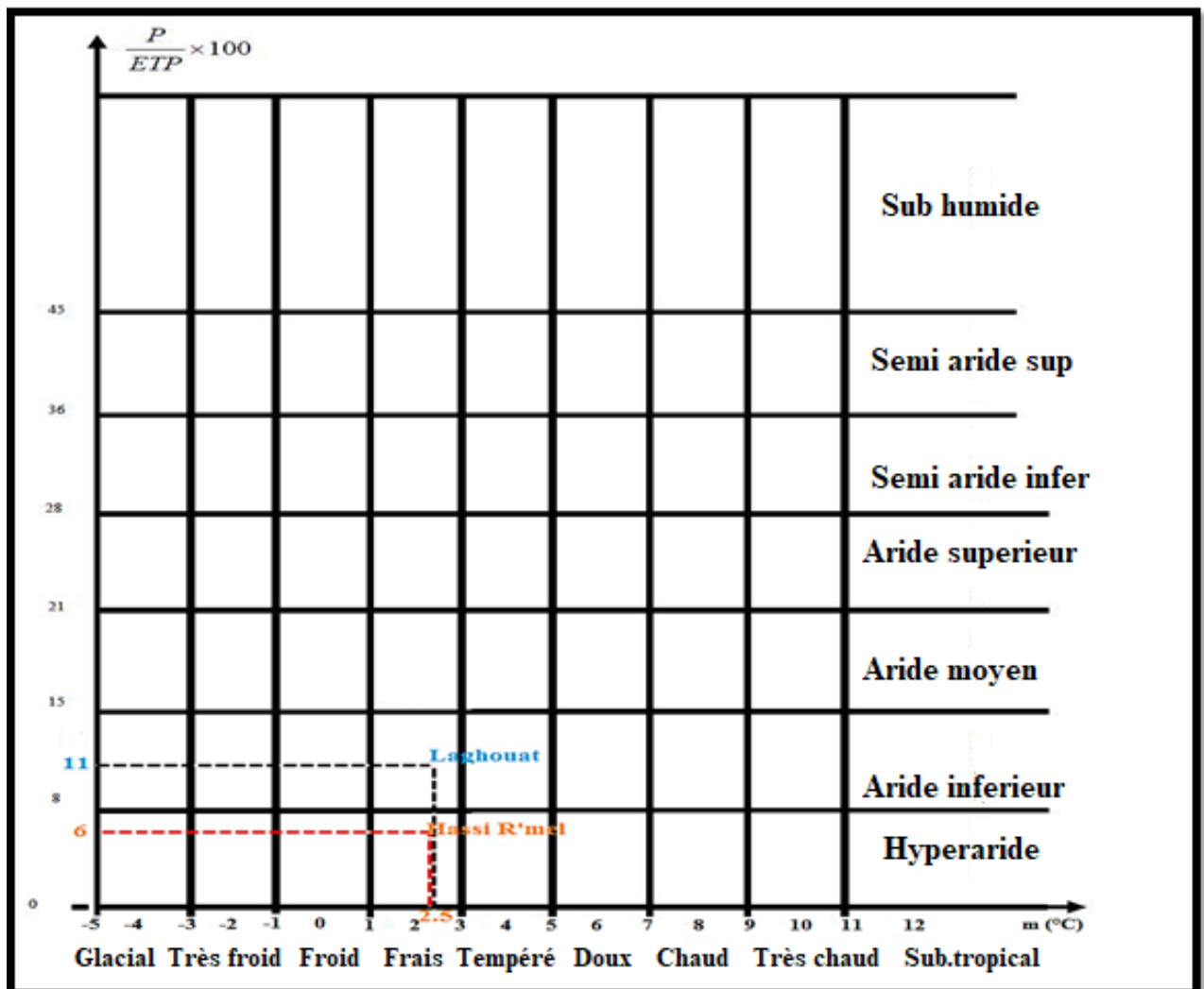
Afin de déterminer l'étage bioclimatique des deux stations d'études, nous avons opté pour la méthode de zonation écoclimatique de Le Houérou (1995), qui concerne spécialement les régions de l'Afrique du Nord. Elle consiste à tracer un diagramme qui porte sur les coordonnées le quotient pluvio-évapotranspiratoire ( $P/ET_{pp}$ ) et sur les abscisses les moyennes des températures minimales du mois le plus froid. Le croisement de ces deux variables donne l'étagement bioclimatique des deux stations étudiées (Tableau 4).

**Tableau 4.** Paramètres et données utilisés dans la classification écoclimatique de la station de Laghouat et la station de Hassi R'mel (2002-2017) selon la méthode de Le Houérou (1995).

Stations	P (mm)	M (°C)	m (°C)	M+m/2	ETPp	P/ETPp	P/ETPp ×100	Zonation Écoclimatique
Laghouat	160,15	39	2,5	20,75	1424,28	0,11	11	Aride Inferieur
Hassi R'mel	82,78	39,06	2,52	20,79	1427,02	0,06	6	Hyperaride

**P** : moyennes annuelles des précipitations en mm ; **M** : moyennes des températures maximales du mois le plus chaud; **m** : moyennes des températures minimales du mois le plus froid; **M+m/2** : température moyenne ; **ETPp** : évapotranspiration potentielle annuelle moyenne en mm; ETPp correspond à l'évapotranspiration calculée à partir de la formule de Penman :  $ETP = [(M+m)/2] \times 68,64$ .

Au terme de ces informations climatiques, le croisement de deux variables (P/ETPp) et les moyennes des températures minimales (m) nous a permis de classer la station de Laghouat dans l'étage bioclimatique aride inférieur à hiver frais et la station de Hassi R'mel dans l'étage hyperaride à hiver frais dans le climagramme de Le Houérou (1995) (Figure 18).



**Figure 18.** Aire de projection des deux stations d'étude (Laghouat et Hassi R'mel) dans le climagramme de Le Houérou (1995).

#### 4. Caractéristiques dendrométriques et données GPS des arbres échantillonnés

Les racines et les sols rhizosphériques ont été échantillonnés sous douze arbres sains de classes d'âges différentes, choisis aléatoirement dans chacune des deux dayas. L'échantillonnage a eu lieu au mois d'avril des deux années 2016 et 2017 (stade floraison des arbres). Pour chaque sujet, des données dendrométriques, des données GPS et des valeurs d'altitude ont été rapportées (Tableau 5).

**Tableau 5.** Âge, circonférence du tronc, hauteur, altitudes, latitudes, longitudes des arbres échantillonnés (EG : El Gouffa, HD : Hassi Delâa).

Sujets	Classe d'âge	Circonférence du tronc (m)	Hauteur (m)	Altitude (m)	Latitude	Longitude
EG1	Agé ♂	3,14	H > 7	968,95	33° 29' 534" N	2° 13' 344" E
EG2	Agé ♀	3,08	H > 7	966,52	33° 29' 606" N	2° 13' 358" E
EG3	Immature	0,17	H > 1,5	965,30	33° 29' 702" N	2° 13' 405" E
EG4	Immature	0,13	H > 1,5	959,51	33° 29' 709" N	2° 13' 362" E
EG5	Moyen ♂	0,49	H > 3	957,37	33° 29' 694" N	2° 13' 354" E
EG6	Moyen ♀	0,44	H > 3	965,91	33° 29' 529" N	2° 13' 308" E
Sujets	Âge	Circonférence du tronc (m)	Hauteur (m)	Altitude (m)	Latitude	Longitude
HD1	Immature	0,16	H > 1,5	809,55	33° 29' 669" N	3° 28' 109" E
HD2	Moyen ♀	0,45	H > 3	832,71	33° 29' 709" N	3° 28' 950" E
HD3	Moyen ♂	0,34	H > 3	813,82	33° 29' 724" N	3° 28' 148" E
HD4	Immature	0,11	H > 1,5	812,60	33° 29' 641" N	3° 28' 147" E
HD5	Agé ♂	4,20	H > 7	812,29	33° 29' 666" N	3° 28' 176" E
HD6	Agé ♀	2,79	H > 7	805,28	33° 29' 715" N	3° 28' 174" E


#### 5. Caractéristiques édaphiques des stations échantillonnées

Les travaux de Boubrima (2014), Hamitouche (2016), Sahed (2018) et Boutelba (en cours) sur les populations de pistachier de l'Atlas de dayate d'El Gouffa et dayate Sâadi ont mis en évidence une caractérisation des propriétés physique et chimiques des sols sous-jacents et leur influence sur l'architecture racinaire du pistachier de l'Atlas, afin de comprendre l'adaptation de cette espèce à son milieu naturel. En effet, les résultats ont montré que les sols des pistachiers de dayate El Gouffa montrent des pH basiques à très basiques. Ils sont peu à modérément calcaires.

Les taux de matière organique sont extrêmement faibles à très faibles. Sur le plan physique, les textures sont limoneuses fines à limoneuses fines argileuses (Hamitouche, 2016). Les travaux de Boutelba (en cours) ont abouti à des résultats similaires, mais avec une dominance de la fraction sableuse grossière et limoneuse grossière. A dayate Sâadi, les sols sont légèrement alcalins, très fortement calcaires et contiennent des teneurs moyennes en matière organique, avec une prédominance des fractions argileuse et limoneuse fine (Boubrima, 2014 ; Sahed, 2016).

## 6. Conclusion

Sur le plan météorologique, notre région d'étude constitue une zone de transition entre plusieurs phénomènes climatiques, notamment, le passage du régime climatique méditerranéen au climat saharien caractérisé par des influences dessicatives qui règnent, pendant une partie de l'année. Le climat varie d'aride à hyperaride, prédominé par des influences sahariennes. Il est contrasté par une saison estivale de 6 mois environ, sèche et chaude, alternant avec un semestre hivernal, pluvieux et froid. Les deux stations de référence sont caractérisées par des précipitations faibles et une variabilité inter-mensuelle et interannuelle. La pluviométrie mensuelle maximale absolue observée durant la période (2002-2017) est enregistrée pendant le mois de septembre, ceci démontre le caractère orageux des précipitations durant ce mois. Cependant, les totaux pluviométriques annuels enregistrés durant les années d'échantillonnage (2016-2017) sont respectivement de 120 mm et 75 mm à Laghouat et 56 mm et 25 mm à Hassi R'mel. Le mois le plus sec est représenté par le mois de juillet, par contre le mois le plus pluvieux, est le mois de septembre. Il est à signaler que la saison automnale est relativement la plus pluvieuse, avec 49% du cumul annuel pour la station de Laghouat et 33% pour la station de Hassi R'mel. Les températures sont élevées, surtout pendant la période estivale avec un maximum au mois de juillet. La sécheresse s'étale sur toute l'année et elle s'accroît entre la fin du mois d'avril et la mi-septembre, avec une humidité relative faible à moyenne durant toute l'année. Les risques de gelées se posent surtout en période hivernale de novembre à mars. La région est relativement sujette au risque de tempêtes de sable, particulièrement, durant le mois d'avril. Enfin, l'évapotranspiration potentielle est très élevée pratiquement sur toute l'année. La diminution et l'irrégularité accrue de la pluviosité, l'augmentation des températures et la longueur de la période de sécheresse rendent encore plus difficile les conditions de vie et la survie des plantes, avec un bilan hydrique devenant de plus en plus déficitaire dans cette région.



**Chapitre III. Microbiome de la  
rhizosphère : Glomeromycota des  
sols rhizosphériques du pistachier  
de l'Atlas**

## 1. Introduction

Le microbiome de la rhizosphère est un terme relativement nouveau, qui fait référence à la communauté diversifiée et dynamique de microorganismes associés aux racines des plantes. Les études du microbiome de la rhizosphère présentent une vision holistique de la diversité et de l'interaction à travers l'habitat. Conformément à la terminologie utilisée pour les microorganismes colonisant le corps humain, les communautés collectives de microorganismes associés aux plantes sont appelées le microbiome végétal ou l'autre génome des plantes (Qin et *al.*, 2010). Dans ce contexte, les plantes sont considérées comme des « super-organismes » qui dépendent en partie de leur microbiome pour des fonctions et des traits spécifiques. Cela comprend tous les habitats microbiens associés aux plantes tels que la rhizosphère, la spermosphère, la phyllosphère et le microbiome de la tige.

Les applications récentes de la métagénomique microbienne, de la métatranscriptomique et de la métabolomique aux plantes et à leur environnement ont confirmé le rôle clé des champignons mycorhizogènes, des bactéries et champignons rhizosphériques dans la détermination de la composition de la communauté microbienne de la rhizosphère et ont suggéré un monde d'interactions jusqu'à maintenant non découvertes dans la rhizosphère. Cette connaissance conduit à un changement de paradigme, selon lequel les plantes doivent être considérées comme un méta-organisme ou des holobiontes, plutôt que comme des individus isolés (Dickie et *al.*, 2015).

Les analyses métagénomiques ont fourni une lentille puissante pour une vision holistique du monde microbien dans la rhizosphère et ont amélioré la compréhension du fonctionnement de l'ensemble de la rhizosphère et des interactions de la communauté microbienne. Il a été suggéré que ces microbiomes ne sont pas des acteurs passifs, mais plutôt des microorganismes qui peuvent altérer le développement, la physiologie et les défenses systémiques de l'hôte, permettre la production de toxines et la résistance aux maladies (Weller et *al.*, 2012), augmenter la tolérance de l'hôte au stress et à la sécheresse, moduler la niche ampleur et modifier les résultats de la condition physique dans les interactions de l'hôte avec les concurrents, les prédateurs et les agents pathogènes (Berg et *al.*, 2014). En retour, les plantes déposent leur carbone fixé par photosynthèse dans leur environnement direct, alimentant ainsi la communauté microbienne et influençant leur composition et activités (Raaijmakers et *al.*, 2009).

Le terme ‘‘mycorhizosphère’’ est dérivé de « mycorhize » et « rhizosphère ». Étant donné que les racines des plantes sont généralement mycorhizées, le concept de rhizosphère a été élargi pour y inclure la composante fongique de la symbiose (Linderman, 2008). Ainsi, la mycorhizosphère est la zone influencée à la fois par la racine et le champignon mycorhizogène et comprend le terme plus spécifique ‘‘hyphosphère’’, qui se réfère uniquement à la zone entourant les hyphes fongiques (Johansson *et al.*, 2004). Les habitats microbiens de la mycorhizosphère sont ensuite divisés en rhizosphère (interface sol-racine), rhizoplan (surface de la racine) et endosphère de la racine (à l’intérieur de la racine). Les trois sous-habitats abritent généralement des microorganismes différents. Le microbiote qui se développe sur le rhizoplan et dans les racines est sélectionné par une différenciation dépendante du génotype de l’hôte, qui à son tour, influence la résistance des plantes aux ravageurs, soutient les symbioses bénéfiques, modifie les propriétés chimiques et physiques du sol et inhibe la croissance des espèces végétales concurrentes (Bertin *et al.*, 2003).

La mycorhizosphère est caractérisée par une activité microbienne accrue stimulée par la fuite et l’exsudation de substances organiques de la racine, appelées exsudats racinaires (Edwards *et al.*, 2015). Les plantes libèrent 10 à 20% de leurs photosynthèses sous forme d’exsudats, qui altèrent les propriétés physiques et chimiques du sol qui, à leur tour, fournissent des niches propices à la prolifération microbienne (Yuan *et al.*, 2016). Ces exsudats comprennent un large éventail de composés, comme les glucides, les acides aminés, les acides organiques, les acides gras, les nucléotides, les vitamines et les enzymes et des régulateurs de croissance des plantes, dont certains sont utilisés pour communiquer avec leur environnement (Bansal et Mukerji, 1996, Bais *et al.*, 2006). De plus, la libération d’exsudats racinaires avec du matériel végétal en décomposition fournit des sources de carbone pour le biote hétérotrophe du sol. D’autre part, l’activité microbienne dans la rhizosphère affecte les schémas d’enracinement et l’apport de nutriments disponibles aux plantes, modifiant ainsi la quantité et la qualité des exsudats racinaires (Barea *et al.*, 2005). Ces métabolites comprennent des composés d’origines biosynthétiques différents, qui ont une importance écologique car ils agissent comme des signaux dans de multiples interactions pathogènes et mutualistes plantes-microorganismes, y compris la symbiose mycorhizienne arbusculaire (Bais *et al.*, 2006).

## 2. Synthèse bibliographique

### 2.1. Introduction

La symbiose mycorhizienne arbusculaire (AMF) est l'une des associations bénéfiques plantes-microorganismes la plus connue qui a lieu dans la rhizosphère et la plus répandue dans les écosystèmes terrestres (Bonfante et Genre, 2010). Les AMF sont considérés comme cosmopolites, avec des occurrences enregistrées dans tous les domaines et biomes biogéographiques (Stürmer et *al.*, 2018). Cette symbiose est basée sur l'association mutualiste entre certains champignons du sol du phylum monophylétique des Glomeromycota et les racines de 80 à 90% des espèces végétales terrestres et peuvent constituer jusqu'à 50% de la biomasse microbienne totale du sol (Prasad et *al.*, 2017 ; Averill et *al.*, 2019). Cette association remonte à plus de 450 millions d'années et a été postulée comme une étape clé dans l'évolution de plantes terrestres (Smith et Read, 2008). La distribution des AMF mise en évidence à partir de données moléculaires et morphologiques des spores révèle de faibles niveaux d'endémisme pour les espèces de Glomeromycota (Davison et *al.*, 2015 ; Stürmer et *al.*, 2018).

Les champignons AMF sont des biotrophes obligatoires, qui dépendent entièrement de la plante. Ils colonisent le cortex racinaire et forment des structures subcellulaires spécialisées en forme d'arbres appelées 'arbuscules', qui sont impliquées dans l'échange de nutriments entre les deux partenaires symbiotiques. Cette symbiose donne lieu à la formation de vastes réseaux d'hyphes dans le sol, qui facilitent l'acquisition de nutriments au-delà de la zone d'épuisement des nutriments, aidant ainsi la plante à acquérir des éléments minéraux (principalement le phosphore) et de l'eau, en contrepartie des glucides et des lipides (Rich et *al.*, 2017 ; Luginbuehl et *al.*, 2017). Ces champignons jouent un rôle clé dans la nature, car ils ont la capacité d'induire des réponses multiples dans le développement des espèces végétales, affectant la diversité et la productivité de multiples écosystèmes terrestres (van der Heidjen et *al.*, 2008). En tant que composants importants du microbiote édaphique, les AMF offrent un certain nombre d'avantages biologiques et écologiques aux communautés végétales (Chen et *al.*, 2021), notamment l'augmentation de la croissance des plantes (Gianinazzi et *al.*, 2010), la tolérance aux maladies (Jacott et *al.*, 2017), la tolérance à la sécheresse (Frosi et *al.*, 2016), la tolérance à la salinité (Porcel et *al.*, 2012), la capacité d'absorption de l'eau (Lazcano et *al.*, 2014), la réduction des pertes de nutriments du sol (Cavagnaro et *al.*, 2015) et la protection contre les organismes potentiellement nuisibles aux racines (Jung et *al.*, 2012 ; Allsup et *al.*, 2021). De plus, ils peuvent maintenir la structure du sol et stabiliser les agrégats grâce à la production de glomaline et en prévenant l'érosion (Leifheit et *al.*, 2014). Dans l'ensemble, ces avantages mettent en évidence le caractère « véritable assistant » de cette symbiose et envisagent l'utilisation potentielle des AMF comme biofertilisants et agents de

bioprotection pour la gestion durable des écosystèmes (Gianinazzi et *al.*, 2010).

## 2.2. Classification taxonomique

La liste a été mise à jour en 2019, basée sur un projet visant à résumer les genres actuels dans le phylum des Glomeromycota et sur les nouveaux genres publiés par la suite, pour inclure d'autres taxons et espèces valablement décrits. Les AMF restent dans le statut des Glomeromycota avec trois classes (Tedersoo et *al.*, 2018). Parallèlement à cette avancée, de nouvelles familles et de nouveaux genres ont été décrits (Blaszkowski et *al.*, 2018 ; Symanczik et *al.*, 2018 ; Jobim et *al.*, 2019 ; Corazon-Guivin et *al.*, 2019). Avec cela, nous avons actuellement 3 classes, 4 ordres, 13 familles, 44 genres et 343 espèces officiellement décrites (Tableau 6).

Dans cette classification, plusieurs genres ont été proposés à différents niveaux. Blaszkowski et *al.* (2018a, 2018b ; 2021a ; 2021b) ; Corazon-Guivin et *al.* (2019a, b, c) et Jobim et *al.* (2019) ont décrit neuf nouveaux genres chez les Glomeraceae : *Microdominikia*, *Oehlia*, *Halonatospora*, *Funneliglomus*, *Nanoglomus*, *Microkamienskia*, *Orientoglomus*, *Sclerocarpum* et *Epigeocarpum* et un genre chez les Polonasperaceae. Principalement, un nombre important d'espèces du genre *Glomus* ont été transférées à d'autres genres tels : *Funneliformis* et *Rhizophagus* (Redecker et *al.*, 2013 ). Cependant, Symanczik et *al.* (2018) et Blaszkowski et *al.* (2019) ont décrit deux genres : *Desertispora* et *Sieverdingia* chez les Diversisporaceae. De plus, Blaszkowski et *al.* (2017) ont proposé un nouveau genre *Innospora* chez les Paraglomeraceae et une nouvelle famille Pervetustaceae représentée par un seul genre : *Pervetustus*. Plusieurs espèces ont été aussi citées dans ces deux dernières années comme nouveaux taxons telles : *Acaulospora koreana* (Lee et *al.*, 2018), *Halonatospora pansihalos* et *Glomus bareae* (Blaszkowski et *al.*, 2018b), *Diversispora valentina*, *Glomus ibericum* et *Septoglomus mediterraneum* (Guillén et *al.*, 2020 a, b) et *Paraglomus occidentale* (Corazon-Guivin et *al.*, 2020).

Tableau 6. Nouvelle classification des Glomeromycota mise à jour en 2023.

Classes (3)	Ordres (4)	Familles (13)	Genres (44)	Espèces (343)
Archaeosporomycètes	Archaeosporales	Ambisporaceae	<i>Ambispora</i>	10
		Archaeosporaceae	<i>Archaeospora</i>	7
		Geosiphonaceae	<i>Geosiphon</i>	1
		Polonasporaceae	<i>Polonospora</i>	1
Glomeromycètes	Glomerales	Claroideoglomeraceae	<i>Claroideoglomus</i>	8
		Glomeraceae	<i>Dominikia</i>	14
			<i>Epigeocarpum</i>	1
			<i>Funneliformis</i>	14
			<i>Funneliglomus</i>	1
			<i>Glomus</i>	53
			<i>Halonatospora</i>	1
			<i>Kamienskia</i>	1
			<i>Microdominikia</i>	1
			<i>Microkamienskia</i>	3
			<i>Nanoglomus</i>	1
			<i>Oehlia</i>	1
			<i>Orientoglomus</i>	1
			<i>Rhizophagus</i>	24
	<i>Sclerocarpum</i>	1		
	<i>Sclerocystis</i>	10		
	<i>Septoglomus</i>	15		
	<i>Silvaspora</i>	1		
	Diversisporales	Acaulosporaceae	<i>Acaulospora</i>	58
		Diversisporaceae	<i>Corymbiglomus</i>	3
			<i>Diversispora</i>	21
			<i>Desertispora</i>	1
			<i>Otospora</i>	1
			<i>Redeckera</i>	6
			<i>Sieverdingia</i>	1
			<i>Tricispora</i>	1
		Gigasporaceae	<i>Bulbospora</i>	1
<i>Cetraspora</i>			7	
<i>Dentiscutata</i>			9	
<i>Intraornatospora</i>			1	
<i>Gigaspora</i>			9	
<i>Paradentiscutata</i>	2			
<i>Racocetra</i>	13			
<i>Scutellospora</i>	18			
Pacisporaceae	<i>Pacispora</i>	6		
Sacculosporaceae	<i>Sacculospora</i>	2		
Paraglomeromycètes	Paraglomerales	Paraglomeraceae	<i>Innospora</i>	1
			<i>Paraglomus</i>	9
		Pervetustaceae	<i>Pervetustus</i>	1
		Affiliation inconnue	<i>Entrophospora</i>	2

(Source : [http://www.amf-phylogeny.com/amphylo\\_taxonomy.html](http://www.amf-phylogeny.com/amphylo_taxonomy.html)).

L'estimation de la diversité des Glomeromycota reste un problème majeur en mycorrhizologie, car il y a actuellement beaucoup de désaccord entre les chercheurs sur la façon dont ces champignons se reproduisent, qui jusqu'à la dernière décennie étaient reconnus comme exclusivement asexués (Morton, 1990). Cependant, de nouvelles preuves génétiques montrent que ces champignons ont une machinerie méiotique préservée dans leur génome, montrant des preuves accablantes de la phase sexuée (Tisserant et *al.*, 2013). Cela change radicalement le paradigme initial selon lequel les Glomeromycota seraient un groupe moins diversifié de champignons, car ils seraient des organismes asexués. Les considérer comme sexués et ancêtres sont des facteurs importants pour croire qu'ils forment un groupe mégadivers, puisqu'ils auraient eu une longue histoire évolutive pour d'innombrables processus de spéciation.

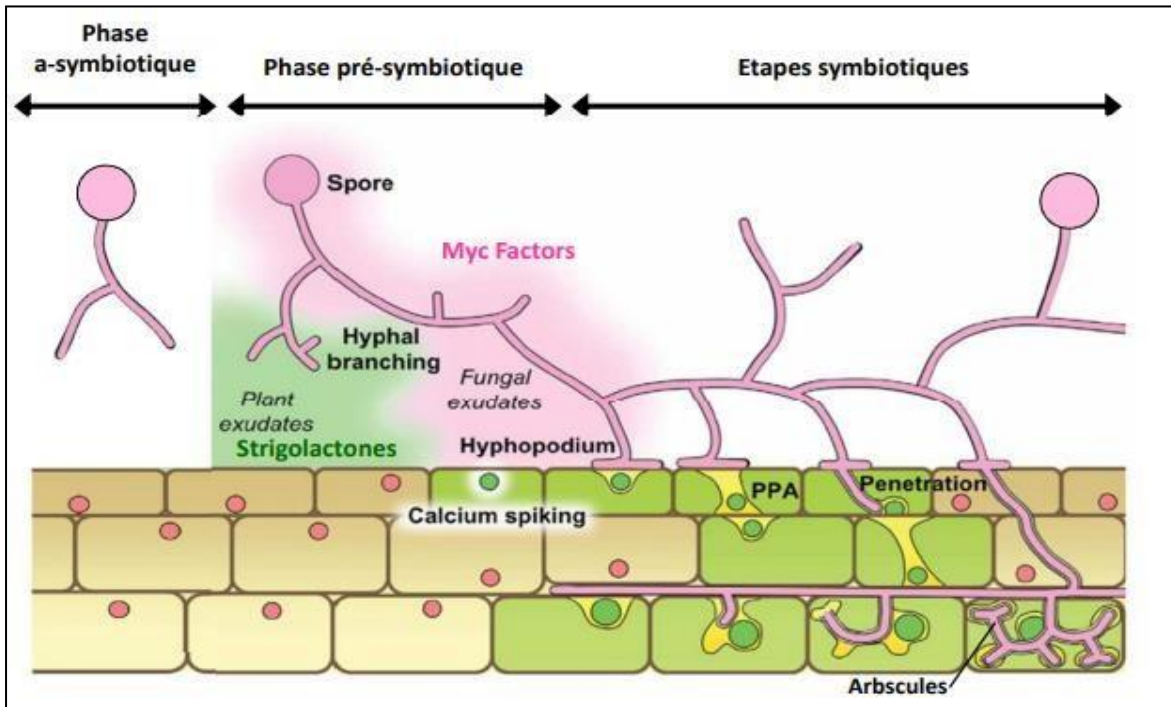
Selon de Souza (2007), la faible richesse apparente des espèces connues dans le phylum des Glomeromycota est paradoxale, principalement en raison de l'origine ancestrale de ces champignons, de la grande diversité des plantes auxquelles ils sont associés, sur la longue période de co-évolution de la symbiose mycorrhizienne et la distribution des Glomeromycota dans les écosystèmes terrestres. Tous ces arguments indiquent une diversification bien supérieure à celle connue pour ce phylum. de Souza et *al.* (2008) ont estimé la diversité des Glomeromycota entre 37 000 et 78 000 espèces. Actuellement, seuls 0,05% des espèces de ce phylum sont connus. La difficulté d'estimer la diversité des Glomeromycota est liée à l'accès difficile aux champignons, qui est essentiellement dû au mycotrophisme obligatoire et à la nature hypogée, en plus du manque de connaissances approfondies sur l'écologie et la biologie de ces champignons (Bever et *al.*, 2001; de Souza et *al.*, 2008). De plus, les descriptions des espèces sont basées sur des preuves morphologiques de spores isolées du sol, mais certaines espèces ne sporulent pas (Clapp et *al.*, 2002). Tous ces problèmes liés à la diversification de ce groupe engendrent également de sérieuses difficultés conceptuelles.

### **2.3. Biologie et cycle de développement des champignons AMF**

Les champignons AMF peuvent coloniser les racines des plantes à partir de trois principaux types de propagules du sol : les spores, les fragments de racines mycorrhizées et les hyphes extra-radicaux, tous produisant un réseau mycélien plus ou moins bien développé en expansion dans le sol. Lorsqu'un hyphe d'un mycélium AMF asymbiotique du sol s'approche d'une racine hôte, un échange de molécules de signalisation entre les deux symbiotes a lieu, qui leur permettent d'être informés de leur présence respective (Gianinazzi-Pearson et *al.*, 2009 ; Bonfante et Genre, 2010). Ce dialogue moléculaire active des voies de signalisation spécifiques affectant le développement fongique et l'expression des gènes végétaux (*Branching factors-Myc factors*) (Besserer et *al.*, 2006 ; Cheng et *al.*, 2012 ; Hassan et Mathesius, 2012 ; Bonfante et

Requena, 2011). Plusieurs gènes régulateurs des plantes sont impliqués dans les processus de reprogrammation, allant d'un contact direct de cellule à cellule sur la surface de la racine, à l'hébergement intracellulaire du symbiote fongique. Lorsque finalement un hyphes entre en contact avec la racine de la plante, il adhère aux cellules épidermiques formant une structure fongique caractéristique appelée "appressorium" (ou hyphopodium). Cet événement marque le début de la phase symbiotique, qui se termine par la production de structures caractéristiques, appelées "arbuscules", que le champignon développe dans les cellules corticales de la racine (Genre et *al.*, 2008). Ces structures sont entourées d'une membrane plasmique péri-arbusculaire, séparant le champignon du cytoplasme végétal et assurant les échanges entre le champignon et la plante grâce à des transporteurs spécifiques (Paszkowski, 2006 ; Bonfante et Genre, 2010).

Un grand nombre d'espèces AMF produisent également des vésicules, qui sont des structures de réserves lipidiques localisées à l'intérieur des cellules racinaires ou au niveau de l'apoplasme (Smith et Read, 2008). Suite à la colonisation des racines, les champignons AMF forment de vastes réseaux mycéliens à l'extérieur de la racine "le mycélium extra-radical" où les spores se développent en complétant leur cycle de vie (Miller et *al.*, 1995). Ce mycélium se traduit par une structure tridimensionnelle spécialisée dans l'acquisition des nutriments minéraux du sol, en particulier ceux dont les formes ioniques ont une faible mobilité ou sont présentes en faible concentration dans la solution du sol, comme c'est le cas du phosphate et de l'ammoniac (Lanfranco et *al.*, 2018). Le principal flux est le transfert de carbone de la plante au champignon et le mouvement réciproque de phosphate et d'ammonium du champignon à la plante (Luginbuehl et Oldroyd, 2017) (Figure 19). Le développement de cette interaction est généralement régi par l'état nutritionnel de la plante hôte. Un apport faible de phosphore à la plante peut favoriser une colonisation fongique des racines, intensifier le développement du mycélium extra-matriciel et favoriser la sporulation (Sawers et *al.*, 2017). Au cours de cette symbiose, la production de spores est régulée par l'apport de carbone provenant de son hôte (Roth et Paszkowski, 2017). Cependant, la stratégie de colonisation par différentes espèces AMF est variable (Varela-Cervero et *al.*, 2016).



**Figure 19.** Schéma des différentes étapes de colonisation des champignons AMF (Bonfante et Genre, 2010).

**La phase a-symbiotique :** le champignon germe en réponse à des facteurs physiques (tels que l'humidité, la température et le pH), produisant quelques ramifications sans l'aide ou la présence du partenaire végétal.

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

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

## 2.4. Rôles des champignons endomycorhizogènes AMF

### 2.4.1. Agrégation et biostabilité du sol

Les champignons endomycorhizogènes sont des microorganismes clés du système végétal, fondamentaux pour la fertilité du sol et la nutrition des plantes. Leurs hyphes possèdent la propriété d'agir sur la macroagrégation des particules du sol, ce qui augmente la capacité de rétention de l'eau et les nutriments dans le sol et donc sur sa stabilité (Tisdall, 1991 ; Sharma et al., 2017). En effet, les hyphes extra-radicaux commencent par se ramifier autour des racines des plantes, exerçant une force de pénétration physique qui comprime le sol et entraîne la ramification dans les pores des macroagrégats (Six et al., 2002).

Un autre facteur contribuant à la cohésion et à la résistance du sol est lié à l'effet positif que l'association mycorhizienne exerce sur l'état hydrique des plantes, en particulier dans des conditions de sécheresse (Six et *al.*, 2004). Enfin, la glomaline, une glycoprotéine produite par les hyphes AMF, grâce à sa capacité à enrober les hyphes AMF, a un rôle clé pour rendre la paroi fongique hydrophile capable d'adhérer aux surfaces hydrophobes situées sur les particules de sol et la matière organique (Cardoso et Kuyper, 2006). De plus, sa production augmente le stockage et la disponibilité du C, affectant respectivement la stabilité des agrégats et donc la structure du sol (Miransari, 2010) et la population microbienne (Tisdall, 1994 ; Wright et Upadhyaya, 1998 ; Bai et *al.*, 2009). Cette stabilité permet de lutter contre l'érosion, la perte de nutriments et de la matière organique par lixiviation et érosion éolienne, entraînant ainsi une augmentation de la pénétration de l'air et de l'eau dans le sol (Gutjahr et Paszkowski, 2013). Ces avantages sont plus prononcés pour les régions arides où la faible fertilité des sols et les sols érodés sont des contraintes majeures aux plantes (Cavagnaro et *al.*, 2015). Le lessivage des éléments nutritifs n'est pas souhaitable, car il pollue à la fois les eaux de surface et les eaux souterraines et abaisse l'état de fertilité des sols (Cameron et *al.*, 2013).

#### **2.4.2. Nutrition hydrique et minérale**

Le rôle majeur des AMF est l'amélioration de la nutrition hydrique et minérale de la plante grâce à des transferts de l'eau et des éléments minéraux vers la plante hôte (Azcon-Aguilar et Barea, 2015). Il en résulte une amélioration de la croissance des plantes hôtes (Lehmann et Rillig, 2015). En effet, l'élongation des hyphes extra-radicaux augmente la surface de contact entre les minéraux du sol et la racine. De plus, ils peuvent explorer des zones non accessibles pour les plantes non mycorhizées pour y prélever l'eau et les nutriments et les transférer aux plantes hôtes (Khalvati et *al.*, 2008).

La plupart des sols contiennent de grandes quantités de phosphore organique ou inorganique (Harrison, 1987), dont la majeure partie est le plus souvent sous forme d'orthophosphate inorganique adsorbé aux autres constituants cationiques du sol pour former des complexes tels le calcium, le fer ou l'aluminium, ainsi que sous forme de molécules organiques comme la lecithine (Javot et *al.*, 2007a ; Smith et Smith, 2012). De plus, contrairement à de nombreux autres nutriments minéraux, le phosphore est très peu mobile dans les sols (Javot et *al.*, 2007b). Sous l'action du prélèvement racinaire, il se crée rapidement des zones d'appauvrissement autour des racines. Une faible proportion est immédiatement disponible pour les plantes, qui ont des difficultés à acquérir cet élément lorsque leurs besoins sont grands (Smith et *al.*, 2011). En effet, il est un élément indispensable à la vie de la plante, il entre dans la synthèse de nombreuses molécules telles que l'ATP, les nucléotides monophosphate, les

phospholipides, certaines enzymes et co-enzymes (Maathuis, 2009). Pour accéder aux pools de phosphore du sol inaccessibles aux plantes, les AMF seraient capables d'hydrolyser le phosphore organique en phosphore inorganique, pour le rendre disponible dans le sol à la plante ou encore le transférer directement à la plante hôte (Feng et *al.*, 2002 ; Al-Hmoud et Al-Momany, 2017), en échange des glucides et des lipides provenant de la plante et transférés vers les AMF à travers l'interface mycorhizienne (Bucking et Shachar-Hill, 2005 ; Pamiške, 2008 ; Jiang et *al.*, 2017 ; Luginbuehl et *al.*, 2017).

Comme le phosphore, l'azote est un composant vital pour les AMF et la plante (Courty et *al.*, 2015 ; Koegel et *al.*, 2017). Il entre dans la formation des phospholipides, des coenzymes et des acides aminés. L'azote est présent sous deux formes dans le sol : organique et minérale (Leigh et *al.*, 2009). Le mycélium des AMF est capable de le prélever sous forme d'ions ammonium, de nitrates (Bago et *al.*, 1996) et d'acides aminés (Hawkins et *al.*, 2000), avec une nette préférence pour les ions (Lopez-Pedrosa et *al.*, 2006). Il peut également accélérer la dégradation de la matière organique, afin d'en augmenter la biodisponibilité pour les plantes. L'acquisition de cet élément nécessite l'activité de transporteurs localisés au niveau de l'interface sol/hyphes extra-racinaires des AMF.

Il est également connu que les AMF permettent une meilleure absorption d'oligo-éléments peu mobiles dans les sols, tels que le cuivre, le zinc, le fer, le manganèse et le cobalt. Ces oligo-éléments jouent des rôles dans des activités enzymatiques impliquées dans la photosynthèse, la respiration oxydative, la protection contre les radicaux libres ou encore la biosynthèse des lipides (Fraustro et *al.*, 1991). Cependant, lorsque certains de ces éléments sont présents en fortes quantités et possèdent de ce fait un caractère toxique, la mycorhization peut jouer un rôle de protection de la plante, par une forte rétention de ces éléments (Liu et *al.*, 2000).

Des données récentes suggèrent que la mycorhization a non seulement un effet positif sur les différents paramètres de croissance et les rendements des plantes, mais peut aussi affecter la qualité de leurs productions. Il a été noté que l'inoculation mycorhizienne par différents AMF, augmente la concentration des huiles essentielles chez différentes plantes aromatiques telles que l'origan, le basilic, la menthe et la coriandre. Chez d'autres plantes comme la luzerne, le trèfle et le soja, des augmentations des niveaux de flavonoïdes ont été observées après mycorhization (Castellanos-Morales et *al.*, 2010). De plus, il a été rapporté que les AMF pourraient augmenter la diversité des plantes (van der Heijden et *al.*, 1998), en favorisant l'établissement des jeunes plantules et en améliorant la capacité compétitive de certaines espèces par rapport aux espèces dominantes (van der Heijden, 2006).

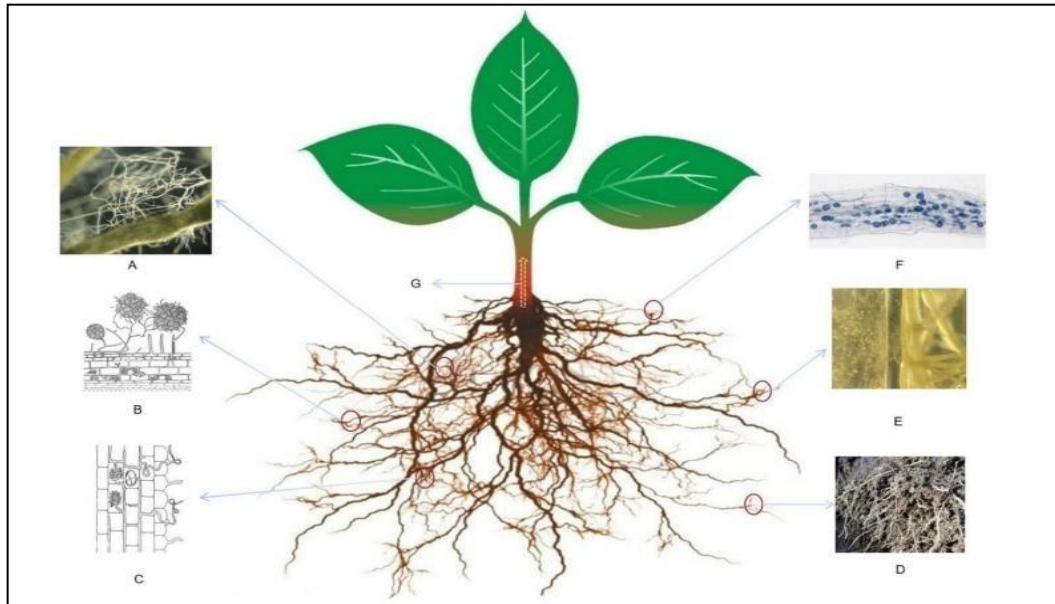
### 2.4.3. Résistance aux stress biotiques

#### 2.4.3.1. Effet sur les phytopathogènes

Étant donné que les AMF vivent dans le sol et infectent les racines des plantes, ils ont l'effet le plus significatif sur les maladies transmises par le sol (Cruz et Ishii, 2012 ; Li et al., 2021). Ces champignons ont été largement utilisés comme méthode de lutte biologique contre divers champignons phytopathogènes (Lin et al., 2021). Cette lutte est l'une des stratégies préventives qui consiste à stimuler les défenses naturelles des plantes par mycorhization. Les AMF semblent réduire l'incidence et la sévérité des effets délétères causés par certains champignons phytopathogènes racinaires, tels que *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Phytophthora*, *Pythium* et *Aphanomyces* (Whipps, 2004 ; Eke et al., 2020 ; Aljawasim et al., 2020), certains nématodes, tels que *Meloidogyne incognita* et *Pratylenchus penetrans* (Vos et al., 2012 ; De Sá et Campos, 2020 ; Rodrigues et al., 2021) et certaines bactéries (Liu et al., 2007 ; Miransari, 2011). La protection conférée serait non seulement locale, mais également systémique et elle est le résultat d'une combinaison de plusieurs mécanismes d'action (Figure 20), tels :

- stimulation de la croissance des plantes par une meilleure nutrition hydrique et minérale, qui les rendent plus vigoureuses et, par conséquent, plus résistantes, compensant la perte de biomasse ou de fonction racinaire causée par les agents pathogènes (Tahat et al., 2010 ; Ma et al., 2021) ;
- compétition directe ou indirecte entre les AMF et les organismes phytopathogènes, liées à la disponibilité des nutriments, notamment des photosynthétats et des sites d'infection sur la racine (Smith, 1987 ; Linderman, 1994 ; Kuila et Ghosh, 2022) ;
- dépôt de callose et de pectines, accumulation de la lignine des parois cellulaires, épaissement de l'épiderme de l'extrémité de la racine et l'augmentation du nombre de couches cellulaires chez les plantes mycorhizées, ce qui empêcheraient la pénétration des agents pathogènes dans les tissus des cellules racinaires (Pozo et al., 2002 ; Lee et al., 2005 ; Boutaj et al., 2019) ;
- induction à la formation des racines latérales plus épaisses, ralentissant efficacement le processus d'infection par des agents pathogènes (Basyal et Emery, 2021) ;
- suppression de certains mécanismes de défense des plantes, notamment les mécanismes enzymatiques (Pozo et al., 2007) ; en effet, la protection par les AMF contre les parasites racinaires a été associée à l'accumulation de phénols, d'espèces réactives de l'oxygène, de phytoalexines et l'induction de l'activité d'enzymes hydrolytiques comme les chitinases et les b-1,3-glucanases dans les racines mycorhizées (Pozo et al., 2002 ; Li et al., 2006), ce qui pourrait influencer la composition du microbiote (Lucini et al., 2019) ;

- enfin, l'accumulation de protéines de défense, notamment des protéines PR (Pathogenis Related) et l'implication des voies de signalisation de l'acide jasmonique, de l'éthylène et de l'acide salicylique, connus pour jouer un rôle majeur dans la régulation des mécanismes de défense des plantes, semblent être à l'origine de ces processus de protection (van et *al.*, 2008 ; Schmitz et Harrison, 2014).



**Figure 20.** Diagramme schématique des mécanismes de contrôle biologique dans la symbiose des champignons AMF avec les plantes (Weng et *al.*, 2022).

(A) Augmentation de la ramification des racines et des parois cellulaires lignifiées ; (B) Le réseau mycélien AMF agit comme une barrière dans l'épiderme des racines ; (C) L'AMF lie les agents pathogènes à la paroi cellulaire ; (D) améliorer la structure du sol ; (E) les exsudats des racines tuent les agents pathogènes ; (F) Stimulation de la croissance et la reproduction de microorganismes bénéfiques ; (G) Amélioration de l'absorption des nutriments et de l'eau par les plantes.

#### 2.4.3.2. Effet sur les insectes herbivores

Le résultat de l'interaction tripartite (AMF-plante-herbivore) dépend de nombreux facteurs, tels que le champignon endomycorhizogène, la plante hôte, les espèces d'insectes impliquées et les facteurs environnementaux dominants (Pineda et *al.*, 2010). La symbiose AMF peut en fait influencer les performances des insectes herbivores, mais l'ampleur et la direction de l'effet dépendent principalement du mode d'alimentation et du mode de vie de l'insecte (Koricheva et *al.*, 2009). L'amélioration de la nutrition des plantes par la symbiose peut avoir des effets opposés : d'une part, en améliorant l'absorption des nutriments et de l'eau, les mycorhizes peuvent faciliter la repousse des tissus après l'herbivorie, en favorisant la tolérance des plantes par la compensation des pertes de biomasse. D'autre part, à mesure que la nutrition s'améliore, les plantes peuvent devenir plus nutritives ou plus attractives pour les insectes (Hoffmann et *al.*, 2011). De plus, l'induction de mécanismes de défense agissant en résistance contre les pathogènes microbiens

peut également impacter les insectes herbivores (Jung et *al.*, 2012). L'impact final sur la performance des insectes dépendra de l'interaction entre un effet positif dérivé de la croissance améliorée de la plante et un effet négatif dérivé de la résistance induite dans la plante et dépend du type d'insecte attaquant. Les insectes généralistes, capables de se nourrir de diverses plantes et sensibles aux mécanismes de défense des plantes, sont généralement affectés négativement par la présence de champignons AMF (Fontana et *al.*, 2009). Cependant, les insectes spécialistes, qui se nourrissent d'une ou d'un petit nombre d'espèces hôtes et présentent un degré élevé d'adaptation aux réponses de défense de leurs hôtes, fonctionnent généralement mieux sur les plantes AMF, probablement en raison de l'amélioration de la qualité nutritionnelle de l'hôte (Hartley et Gange, 2009). Certains préfèrent même les plantes mycorhizées pour la ponte, afin d'améliorer la croissance et le développement de leur progéniture (Cosme et *al.*, 2011).

Le degré de protection dépend également de la guildes alimentaire de l'herbivore attaquant. Les insectes suceurs de phloème causent des dommages minimes à la plante lorsqu'ils se nourrissent et évitent ainsi la détection par le système immunitaire de l'hôte (Walling, 2008). Ainsi, il est peu probable que la potentialisation des mécanismes de défense des plantes dans les plantes AMF puisse avoir un impact significatif sur celles-ci. De plus, ils peuvent profiter de sa valeur nutritionnelle plus élevée. En fait, une incidence plus élevée d'insectes suceurs de phloème dans les plantes AMF a été signalée (Goverde et *al.*, 2000). En revanche, les mâcheurs de feuilles et les mineurs sont généralement affectés négativement par les champignons AMF (Vicari et *al.*, 2002). Ces insectes se nourrissent des tissus foliaires et causent des dégâts massifs qui activent les défenses qui dépendent de l'acide jasmonique (Howe et Jander, 2008).

#### **2.4.4. Résistance aux stress abiotiques**

De nombreuses études sur la symbiose AMF ont confirmé la contribution du champignon impliqué pour aider la plante à résister aux stress abiotiques - tels que la sécheresse, la salinité et la contamination par les métaux lourds - grâce à la mise en œuvre de divers mécanismes.

##### **2.4.4.1. Tolérance à la sécheresse**

La sécheresse est l'un des stress abiotiques les plus courants affectant la croissance, la survie, le développement et la productivité des plantes (Kramer et *al.*, 1995 ; Golldack et *al.*, 2014). Le flétrissement de ces dernières et la réduction du taux de photosynthèse, de la conductance stomatique, de l'efficacité de l'utilisation de l'eau et des teneurs relatives en eau et en chlorophylle totale sont les principaux symptômes du stress hydrique (Abbaspour et *al.*, 2012). De plus, le système de transport d'électrons est altéré, entraînant la formation des espèces réactives de l'oxygène (ROS) (Saraswathi et Paliwal, 2011) et la fermeture des stomates des plantes, entraînant

une diminution de l'absorption de CO<sub>2</sub> et une augmentation des équivalents de réduction. En conséquence, l'appareil photosynthétique est endommagé par l'accumulation de ROS et des processus métaboliques sont impliqués dans la synthèse de métabolites secondaires (isoprénoïdes, phénols ou alcaloïdes) (Selmar et *al.*, 2013). De nombreuses études sur les AMF ont révélé l'importance de leur symbiose avec les plantes pour atténuer les effets négatifs induits par la sécheresse (Ruiz-Lozano et *al.*, 2016) et ont attribué à ces microorganismes un rôle clé dans la réponse à ce stress (Rapparini et Penuelas, 2014 ; Calvo-Polanco et *al.*, 2016), principalement en relation avec ce qui suit :

- maintien de l'absorption de l'eau : les hyphes mycorhiziens pénètrent plus profondément dans le sol et explorent un grand volume que les racines et ayant accès à un réservoir hydrique plus important, aidant à maintenir l'équilibre hydrique et minéral de la plante (Mbodj et *al.*, 2018 ; Symanczik et *al.*, 2018) ; il a été démontré aussi que la colonisation mycorhizienne améliore la croissance des plantes sous l'effet de la sécheresse, en affectant le taux de rétention de l'eau dans le sol grâce à l'effet de la glomaline (Wu et Zou, 2017 ; Jia-Dong et *al.*, 2019) ;
- ajustement osmotique : certains processus tels que l'ouverture des stomates, l'expansion cellulaire et la croissance sont maintenus par l'activité des AMF, permettant aux cellules de maintenir leur turgescence (Dar et *al.*, 2018) ;
- biosynthèse du tréhalose : ce sucre peut contribuer à protéger la plante du manque d'eau, à préserver la fixation biologique de l'azote et à améliorer la tolérance au stress hydrique (Farías-Rodríguez et *al.*, 1998 ; Jiménez et *al.*, 2004) ;
- augmentation du niveau d'antioxydants : les concentrations de nombreux composés antioxydants, tels que la superoxyde dismutase, la catalase et la peroxydase semblent être augmentées chez les plantes colonisées par les AMF, entraînant une présence réduite de ROS tels que l'oxygène singulet, les superoxydes, le peroxyde d'hydrogène et les radicaux hydroxyles (Ruiz-Lozano, 2003) ;
- expression de gènes liés à la sécheresse dans les plantes hôtes : les AMF peuvent stimuler l'expression de certains gènes végétaux, notamment les gènes de l'aquaporine, la 1-pyrroline-5-carboxylate synthétase codant pour une enzyme limitante dans la biosynthèse de la proline et les gènes de la 9-cis-époxy-caroténoïde dioxygénase codant pour une enzyme clé dans la biosynthèse de l'acide abscissique (Li et *al.*, 2013) ; en conséquence, le flux de molécules d'eau à l'intérieur ou à l'extérieur des cellules est accéléré (Jia-Dong et *al.*, 2019), une action antioxydante est développée (Amanifar et *al.*, 2019) et les stomates sont fermés pour éviter la perte d'eau (Ouledali et *al.*, 2019).

#### 2.4.4.2. Tolérance à la salinité

Des concentrations élevées de sel dans le sol rendent plus difficile l'extraction de l'eau par les racines et peuvent être toxiques pour les fonctions des plantes (Munns et Tester, 2018 ; Kong *et al.*, 2021), entraînant certains résultats négatifs, tels que la production d'éthylène, la plasmolyse, le déséquilibre des nutriments, l'interférence avec la photosynthèse et la production des ROS (Sairam et Tyagi, 2004). L'adaptation osmotique, représentée par l'accumulation de solutés compatibles (tels que la proline et la glycine bêtaïne) au sein des cellules végétales, représente un mécanisme physiologique pour la plante, qui lui permet de maintenir un gradient de potentiel hydrique entre les cellules, sans diminution de la turgescence ou de la croissance (Munns et Gilliam, 2015). Cependant, de nombreux travaux récents ont mis en évidence l'existence d'espèces d'AMF qui sont capables de surmonter le problème de salinité. Les scientifiques font référence à quatre capacités différentes de l'AMF, qui sont les suivantes :

- une meilleure absorption de l'eau par les hyphes fongiques, en empêchant la déshydratation et la perte de turgescence des plantes (Ruiz-Lozano, 2003 ; Latef *et al.*, 2014) ;
- une meilleure sélection dans le prélèvement des nutriments, une importante conductance stomatique et une augmentation de l'activité photosynthétique (Aroca *et al.*, 2006 ; Porcel *et al.*, 2006) ;
- induction d'une augmentation de la conductivité hydrique de la plante hôte et une meilleure régulation des niveaux de l'acide abscissique et par conséquent un meilleur taux de transpiration (Aroca *et al.*, 2007, 2008) ;
- une augmentation de la nutrition minérale totale avec une grande accumulation de K<sup>+</sup>, aidant les plantes à maintenir un rapport Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> plus bas et ainsi éviter d'endommager leur fonctionnement biologique (Flowers *et al.*, 2015 ; Ismail et Horie, 2017 ; Evelin *et al.*, 2019) ;
- accumulation plus élevée des osmorégulateurs (proline, bêtaïne et sucres solubles) (Yokoi *et al.*, 2002 ; Porcel et Ruiz-Lozano, 2004 ; Jahromi *et al.*, 2008) ; la production de ces solutés peut contribuer à l'ajustement osmotique cellulaire grâce à leur rôle clé dans la détoxification des ROS, la protection de l'intégrité de la membrane et la stabilisation des enzymes/protéines (Sanchez *et al.*, 2007).

#### 2.4.4.3. Stress des métaux lourds

Certains éléments métalliques, tels que le cuivre (Cu), le fer (Fe), le manganèse (Mn), le nickel (Ni), le chrome (Cr), le molybdène (Mo), l'antimoine (Sb) et le zinc (Zn), sont requis par les plantes pour de nombreuses réactions catalysées par des enzymes ou redox, dans le transfert d'électrons et dans le métabolisme des acides nucléiques (Ghori et *al.*, 2019). Cependant, de fortes concentrations peuvent interférer avec les activités enzymatiques essentielles, en modifiant la structure des protéines ou en remplaçant un élément essentiel, entraînant des symptômes de carence tels que la chlorose, une réduction de la germination des graines (Srinivas et *al.*, 2013) et de la croissance des racines, des effets sur les deux photosystèmes et arrêt du cycle cellulaire (Nichols et *al.*, 2000). Néanmoins, les hyphes AMF représentent un excellent site d'adsorption pour l'accumulation de ces métaux (Joner et *al.*, 2000). Ces derniers sont fréquemment précipités par la glomaline produite par ces champignons (Wright et Upadhyaya, 1998). Un autre effet positif de cette symbiose est localisé dans la rhizosphère, où les AMF libèrent des exsudats contenant de l'acide citrique, de l'acide malique, de l'acide lactique, etc... Ces acides organiques forment des complexes avec les métaux et réduisent leur concentration dans le sol (Gomathy et *al.*, 2011 ; Upadhyaya et *al.*, 2010).

Quant à la survie des plantes mycorhizées dans des milieux pollués, une plus faible accumulation des polluants dans ces plantes ou une diminution de leur transport des racines vers les parties aériennes peuvent être à l'origine de cet effet protecteur, préservant ainsi les tissus végétaux (Rivera-Becerril et *al.*, 2002 ; Gonzalez-Guerrero et *al.*, 2008 ; Wu et *al.*, 2016). Une accumulation des hydrocarbures aromatiques polycycliques dans les hyphes et les spores des AMF a été également observée par Verdin et *al.* (2006). Par ailleurs, Janouskova et *al.* (2006) ont démontré que les AMF étaient capables de réduire les effets indésirables des éléments traces métalliques, tel que le cadmium, sur la croissance des plantes par un processus de biostabilisation. Ainsi, les AMF protégeraient les plantes en accumulant et en rendant moins biodisponibles les métaux (Chen et *al.*, 2013). Le tableau 7 résume les études antérieures sur le potentiel de l'AMF pour atténuer l'effet métaux lourds.

**Tableau 7.** Quelques cas d'association plante-AMF conduisant à l'atténuation de la toxicité des métaux lourds.

Métaux lourds	AMF	Mécanismes impliquées	Références
(Cd)	<i>Glomus aggregation</i>	Concentration accrue de N et P dans les pousses et réduction de la concentration de Cd	Zhang et al. (2019)
	<i>Funneliformis mosseae</i>	Diminution de l'absorption et de translocation du Cd de la racine aux pousses avec une croissance accrue de la plante	Chen et al. (2019) Li et al. (2020)
	<i>Glomus clarum</i> <i>Acaulospora laevis</i>	Amélioration de la fonction des enzymes anti-oxydantes	Abdelhameed et Metwally (2019)
(Pb)	<i>Funneliformis mosseae</i>	Absorption améliorée de P sous stress	Chen et al. (2015)
(Cu)	<i>Rhizophagus irrégularis</i>	Amélioration de la croissance et du développement des plantes et également amélioration du taux de photosynthèse	Wu et al. (2020)
	<i>Rhizophagus clarus</i>	Augmentation de la croissance des plantes et réduction de la phytotoxicité	Ferreira et al. (2018)
(Ur)	<i>Glomus etunicatum</i>	Augmentation de la biomasse de la plante	Ren et al. (2019)
(As)	<i>Glomus versiforme</i>	Augmentation des enzymes anti-oxydantes et de la biomasse sèche des plantes	Wang et al. (2018)
	<i>Rhizophagus irrégularis</i>	Augmentation de l'efficacité de l'utilisation de l'eau et de la concentration de chlorophylle	de Andrade et al. (2015)
(Ni)	<i>Claroideoglomus claroideum</i>	Augmentation de la croissance des plantes	Ma et al. (2019)
	<i>Glomus mosseae</i> <i>Margarita gigaspora</i>	Amélioration de la croissance des plantes et diminution de l'accumulation de Ni	Ahmed et al. (2017)
(Hg) Mercure	<i>Glomus sp.</i>	Augmentation de la biomasse des plantes	Debeljak et al. (2018)
(Zn)	<i>Glomus mosseae</i>	Augmentation de la biomasse et diminution du stress	Kafil et al. (2019)
	<i>Rhizophage irrégulier</i>	Amélioration du poids frais des racines et des pousses et de la surface foliaire	Garg et Singh (2018)

### 2.4.5. Mycorhizoremédiation

En plus de leurs actions préventives vis-à-vis des polluants du sol grâce à la biostabilisation du sol, la biofertilisation et la bioprotection, les mycorhizes arbusculaires peuvent être utilisés comme des outils curatifs dans le traitement biologique des sols pollués : il s'agit de la phytoremédiation assistée par les AMF, qui est considérée comme la technologie durable et écologique pour l'assainissement de ces sols. La phytoremédiation utilise la capacité naturelle des plantes et de leur microbiote associé, pour immobiliser, contenir ou biodégrader les contaminants environnementaux grâce à divers mécanismes comme la phytostabilisation, la phytoextraction et la phyto/rhizodégradation (Bert et *al.*, 2012). Cette phytotechnologie est jugée plus conforme aux enjeux du développement durable que les techniques physico-chimiques, qui en dépit de leur rapidité, conduisent à l'altération des propriétés biologiques du sol.

D'autre part, ils peuvent également aider à la décontamination des sols pollués par les métaux et de ses application dans la pratique de la phytoremédiation (Meier et *al.*, 2012). Divers rapports indiquent que les champignons mycorhizogènes ont la capacité de réduire la translocation des métaux lourds de la racine vers la partie aérienne (Wu et *al.*, 2014), améliorant ainsi la qualité et la sécurité des aliments (Liu et *al.*, 2015). Ainsi, l'application des AMF atteint actuellement un stade industriel soutenu par une recherche appliquée généralisée et des applications commercialisables, mettant l'accent sur un aspect écologique et durable de leur utilisation (Vosátka et Albrechtová, 2009).

## 3. Matériel et méthodes

### 3.1. Echantillonnage sur terrain

Les sols sous pistachier de l'Atlas, objet de notre étude, ont été prélevés sur une trajectoire verticale. Pour chaque profil, nous avons prélevé de bas en haut des échantillons de sol sur une profondeur de 60 cm, en 3 points distants de 20 cm pour les douze sujets. Les sols ont été conservés dans des sacs en plastique, portant les informations suivantes : le nom de la daya, la date de prélèvement, le numéro du sujet et les niveaux échantillonnés ; ils sont ensuite transportés au laboratoire et conservés à température ambiante. Nous les avons laissé sécher à l'air libre pendant 48 heures, puis nous les avons tamisé (2 mm pour le diamètre des mailles). Nous avons obtenu une terre fine.

### 3.2. Caractéristiques physiques et chimiques du sol

Des échantillons de sol tamisés sont préparés pour des analyses pédologiques, à savoir : humidité hygroscopique (HH), capacité de rétention (CR) par la technique Feodoroff et Betremieux, granulométrie réalisée selon la méthode internationale utilisant la pipette de

Robinson, dosage de la matière organique par la méthode Anne et enfin la mesure du pH par la méthode potentiométrique (sol/liquide égale à 1/2,5) (Baize, 2000). Ces analyses ont été réalisées par Boutelba (en cours). Son travail rentre dans le cadre des travaux de recherche du Laboratoire Ressources Naturelles de l'Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou sur le pistachier de l'Atlas de la région de Laghouat.

### **3.3. Extraction des spores par tamisage humide**

Pour l'extraction des spores des Glomeromycota, nous avons utilisé la méthode de tamisage humide (Gerdemann et Nicolson, 1963). Un échantillon de 100 g de sol a été mis en suspension dans de l'eau du robinet et agité vigoureusement, afin de séparer les propagules fongiques et les particules de sol. La suspension a été versée sur des tamis superposés à mailles décroissantes (1,60 mm, 280, 125, 56 µm). Les racines et les grosses particules du sol ont été récupérées au tamis dont le diamètre des mailles est à 1,60 mm. Les spores retenues par le reste des tamis ont été récupérées et mises en suspension dans de l'eau distillée.

#### **3.3.1. Séparation des spores avec une solution de saccharose**

Les suspensions sporales ont subi une première centrifugation pendant 10 minutes à 2000 RPM (Rotations par minute). Le surnageant de chaque tube à centrifugation a été filtré sous vide sur papier filtre. Les spores d'apparence saines ont été extraites manuellement à l'aide d'une lame à bistouri pointue sous la loupe binoculaire. Après, ces suspensions ont été centrifugées pour une deuxième fois, avec une solution de saccharose, afin de concentrer les spores et de réduire la présence de particules de sol et de fragments racinaires. Une bande de viscosité a été créée, en injectant soigneusement au fond de chaque tube à centrifugation, à l'aide de seringue, une solution de saccharose à 25%. Les tubes ont été centrifugés pendant 10 minutes à une vitesse de 2000 RPM. Le sol et les débris ont sédimenté au fond des tubes. Les spores se sont concentrées dans la solution de saccharose. Le surnageant de chaque tube à centrifugation a été filtré, puis lavé abondamment mais délicatement, pour diluer la solution sucrée. Ensuite, le reste des spores a été isolé.

#### **3.3.2. Identification microscopique des spores**

Les spores ont été examinées sous la loupe binoculaire et les spores moribondes ont été éliminées. Les spores ont été placées entre lame et lamelle dans une goutte de gélatine glycinée. L'identification des caractéristiques des spores et des hyphes a été réalisée à l'aide d'un microscope photonique et les spécimens ont été photographiés à l'aide d'un appareil photo numérique. La description des espèces et la détermination des couleurs ont été réalisées à l'aide de

la clé d'identification de la collection internationale de culture de champignons mycorrhizogènes à vésicules et arbuscules (INVAM) et celles de plusieurs auteurs publiées dans leurs articles.

### 3.3.3. Variables écologiques

Nous avons calculé les densités des différents genres de la communauté sporale. Ce paramètre représente le nombre spores rapportées à l'unité de volume (100 g de sol). Les densités et les abondances des différents genres recensés pour les douze sujets des deux dayas concernant les Glomeromycota ont été calculés suivant ces formules :

- Densité : représente le nombre d'individus rapporté sur l'unité de volume (100 g de sol).
- Abondance : 
$$A (\%) = \frac{N_g}{N_t} \times 100$$

**A** : abondance des genres ;

**N<sub>g</sub>** : nombre de fois que le genre est recensé chez un sujet ;

**N<sub>t</sub>** : nombre total des genres fongiques recensés chez un sujet.

Les paramètres écologiques de la diversité fongique sont estimés par l'indice de Shannon, l'indice d'équitabilité de Pielou et de similarité de Sørensen.

- **Indice de diversité de Shannon (H)** : il exprime la diversité au sein des communautés fongiques. Il tient compte non seulement de l'abondance des espèces par rapport au nombre total d'individus d'une même communauté, mais aussi de la probabilité d'occurrence, donc de l'abondance relative de chaque espèce dans la communauté concernée. On le calcule en utilisant la formule :

$$H' = - \sum p_i \ln (p_i), \text{ où}$$

« **p<sub>i</sub>** » est la proportion d'une espèce *i* par rapport au nombre total d'individus (*N*) dans le milieu et « **ln** » est le logarithme naturel (Shannon et Weaver, 1949) ; *H'* varie en général de 0 à 5. Un indice de diversité de Shannon élevé correspond à des conditions du milieu favorables à l'installation de nombreuses espèces ; c'est le signe d'une grande stabilité du milieu. L'indice de diversité de Shannon est faible, lorsque sa valeur est comprise entre 0 et 2 bits ; il est moyen si sa valeur est comprise entre 2 et 2,5 bits et élevé lorsque sa valeur est supérieure à 2,5 bits (Dajoz, 1975).

- **Indice d'équitabilité de Pielou (E)** ou régularité : c'est une mesure du degré de diversité atteint par la communauté ; il correspond au rapport entre la diversité effective (*H*) et la

diversité maximale théorique (H max), qui est égale à log à base 2 du nombre de taxons. Elle est ainsi déterminée à partir de la formule suivante :

$$E = \frac{H}{H \max}$$

L'équitabilité de Pielou varie entre 0 et 1. Elle tend vers 0, si la quasi-totalité des effectifs correspond à un seul genre de la communauté et tend vers 1, lorsque chacun de genres est presque représenté par le même nombre d'individus. L'équitabilité de Pielou élevée peut être alors le signe d'une communauté équilibrée (Dajoz, 1985).

➤ **Indice de similarité de Sørensen** : on le calcule par la formule suivante :

$$S = \frac{2c}{(a + b)} \times 100$$

Il est utilisé pour comparer les deux stations considérées (avec **a** = nombre de genres présents dans la première station, **b** = nombre de genres présents dans la seconde station et **c** = nombre de genres communes aux deux stations).

### 3.3.4. Analyse statistique

Des analyses de variance (ANOVA) sont faites. Des analyses en composantes principales (ACP) ont aussi été réalisées grâce au logiciel Stat Box 6.40 (Excel 2003), en vue de mettre en évidence la distribution temporelle et spatiale des différents genres et familles de Glomeromycota, en fonction des sujets échantillonnés et des paramètres édaphiques sous pistachiers de l'Atlas.

## 4. Résultats et discussion

### 4.1. Caractéristiques édaphiques des sols sous pistachier de l'Atlas

Les propriétés physiques et chimiques des deux sites d'échantillonnage sont présentées dans le tableau 8. L'analyse des sols a révélé une différence significative entre les deux dayas considérées et deux groupes homogènes : A et B. Les sols de dayate El Gouffa (EG) sont caractérisés par des pH très basiques. Les taux en matière organique sont extrêmement faibles et nous avons noté une dominance de la fraction sableuse grossière et limoneuse grossière. Nous percevons que la rétention de l'eau et l'humidité hygroscopique diminuent avec l'augmentation de ces fractions grossières. A l'opposé, les sols de dayate Sâadi (HD) sont légèrement alcalins, contiennent des teneurs moyennes en matière organique, avec une prédominance des fractions argileuse et limoneuse fine. Nous notons une augmentation de la rétention de l'eau et de l'humidité hygroscopique, avec l'augmentation des fractions argileuse et limoneuse fine.

**Tableau 8.** Propriétés physiques et chimiques des sols sous pistachier de l'Atlas échantillonnés des deux dayas (2016 - 2017) (Boutelba, en cours).

Paramètres édaphiques	El Gouffa (Moyenne ± ES) (2016 - 2017)	Sâadi (Moyenne ± ES) (2016 - 2017)
<b>pH</b>	8,20 ± 0,03 <sup>B</sup>	7,32 ± 0,04 <sup>A</sup>
<b>MO (%)</b>	1,80 ± 0,18 <sup>A</sup>	5,02 ± 1,60 <sup>B</sup>
<b>HH (%)</b>	2,21 ± 0,33 <sup>A</sup>	3,56 ± 0,23 <sup>B</sup>
<b>CR (%)</b>	39,23 ± 0,57 <sup>A</sup>	41,70 ± 0,64 <sup>B</sup>
<b>A (%)</b>	6,68 ± 0,22 <sup>A</sup>	18,64 ± 1,51 <sup>B</sup>
<b>LF (%)</b>	7,63 ± 0,07 <sup>A</sup>	35,16 ± 2,98 <sup>B</sup>
<b>LG (%)</b>	19,68 ± 2,09 <sup>B</sup>	12,30 ± 0,69 <sup>A</sup>
<b>SF (%)</b>	56,44 ± 1,67 <sup>A</sup>	33,17 ± 3,40 <sup>A</sup>
<b>SG (%)</b>	9,45 ± 0,24 <sup>B</sup>	0,73 ± 0,30 <sup>A</sup>

**MO:** teneur en matière organique, **HH:** Humidité hygroscopique, **CR:** Capacité de rétention en eau, **A:** Argiles, **LF:** Limons fins, **LG:** Limons grossiers, **SF:** Sables fins, **SG:** Sables grossiers, **ES:** erreur standard, **A :** groupe homogène A et **B :** groupe homogène B.

Les résultats des paramètres édaphiques obtenus dans cette étude se rapprochent de ceux rapportés par Nègre (1962), Abdelkrim (1986), Boubrima (2014), Hamitouche (2016) et Limane (2018). Selon ces auteurs, les sols sous pistachiers de l'Atlas sont caractérisés par un pH élevé, des teneurs modérées à fortes en calcaire total et des teneurs faibles en matière organique. En effet selon Pouget (1980), la quasi-totalité des sols des zones arides est calcaire, ce qui implique des pH basiques et parfois proches de la neutralité. Les analyses granulométriques ont montré une dominance de la fraction limoneuse fine à dayate Sâadi et limoneuse grossière à dayate El Gouffa. Enfin, bien qu'elle soit faiblement présente, la fraction argileuse est élevée à dayate Sâadi. En effet, ces argiles s'associent avec la moitié ou la totalité de la matière organique pour former des complexes argilo-humiques stables dans le sol (Davet, 1995).

Selon Nagamani *et al.* (2006), la répartition de la flore fongique dépend principalement de plusieurs facteurs édaphiques. En effet, le type de sol est un facteur déterminant dans le contrôle de la composition et l'activité des communautés microbiennes de ce dernier et celles associées aux racines (Schutter *et al.*, 2001 ; Lareen *et al.*, 2016). Les propriétés physiques et chimiques des sols peuvent sélectionner directement des communautés spécifiques, en créant des niches nutritionnelles et physiques bénéfiques à certains types de microorganismes et influencent la disponibilité des exsudats racinaires, en affectant le recrutement microbien par les plantes (Lareen *et al.*, 2016).

4.2. Structure générique et distribution spatio-temporelle des Glomeromycota

4.2.1. Dayate El Gouffa

4.2.1.1. Abondance

Nous avons pu noter la présence de quatre familles appartenant aux Glomeromycota, à savoir les Acaulosporaceae, les Glomeraceae, les Gigasporaceae, les Ambisporaceae et quelques morphotypes indéterminés. Nous avons noté que le genre *Acaulospora* est le plus abondant parmi tous les genres recensés dans tous les sols rhizosphériques de *Pistacia atlantica* des deux années consécutives (Figures 21 et 22). Son abondance est de 76% et 65%, suivi par le genre *Glomus*, avec 22% et 31% respectivement en 2016 et 2017. Ces deux genres ont été signalés comme omniprésents dans presque tous les écosystèmes terrestres. Les autres genres de champignons endomycorhizogènes prélevés sont faiblement à très faiblement présents comme *Ambispora*, *Gigaspora* et les morphotypes non identifiés. Nous avons noté aussi l'apparition de quelques morphotypes du *Scutellospora* en 2017 et leur absence totale en 2016.

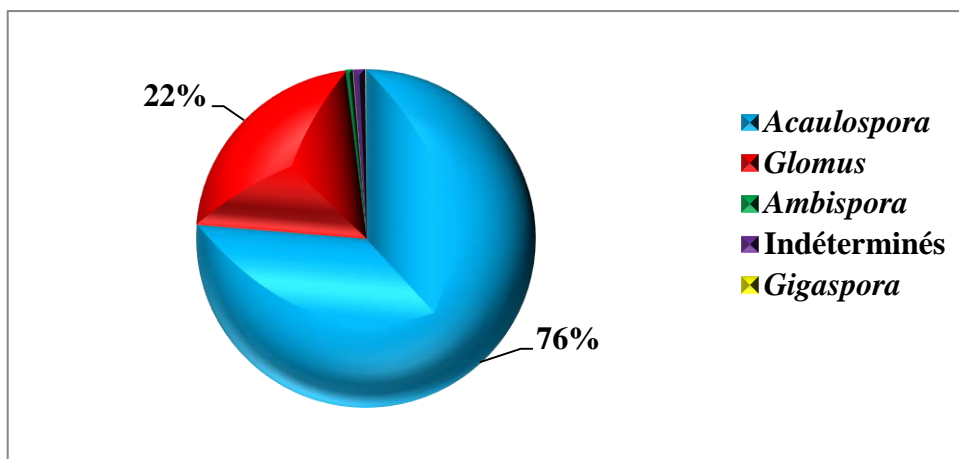


Figure 21. Abondance des genres de Glomeromycota des sols sous *Pistacia atlantica* Desf. de dayate El Gouffa (2016).

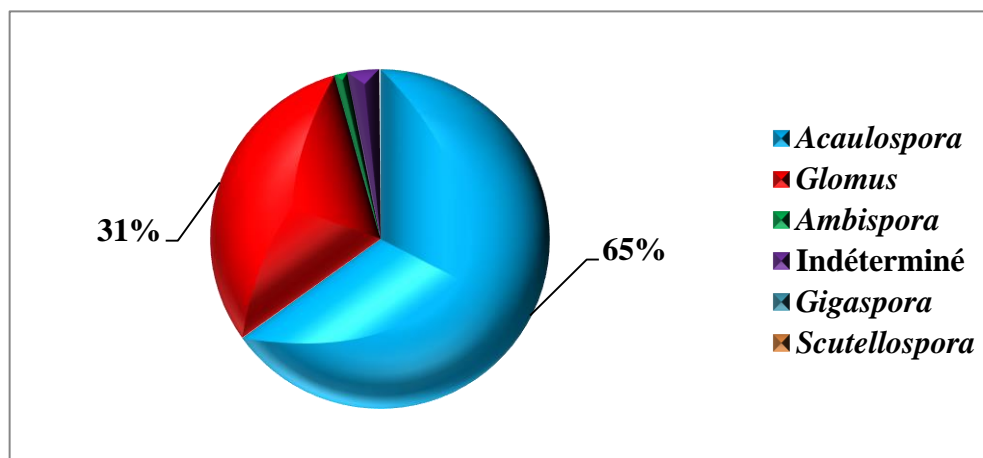


Figure 22. Abondance des genres de Glomeromycota des sols sous *Pistacia atlantica* Desf. de dayate El Gouffa (2017).

4.2.1.2. Densité sporale

La densité sporale dans les sols échantillonnés varie entre 3 et 1251 spores /100g de sol en 2016 et de 1 à 2118 spores /100g de sol en 2017. La plus grande valeur a été enregistrée en 2017 pour le genre *Acaulospora*. Il semble être le genre le plus dominant. D'autre part, on note la valeur la plus faible pour les deux genres *Gigaspora* et *Scutellospora* (Figure 23).

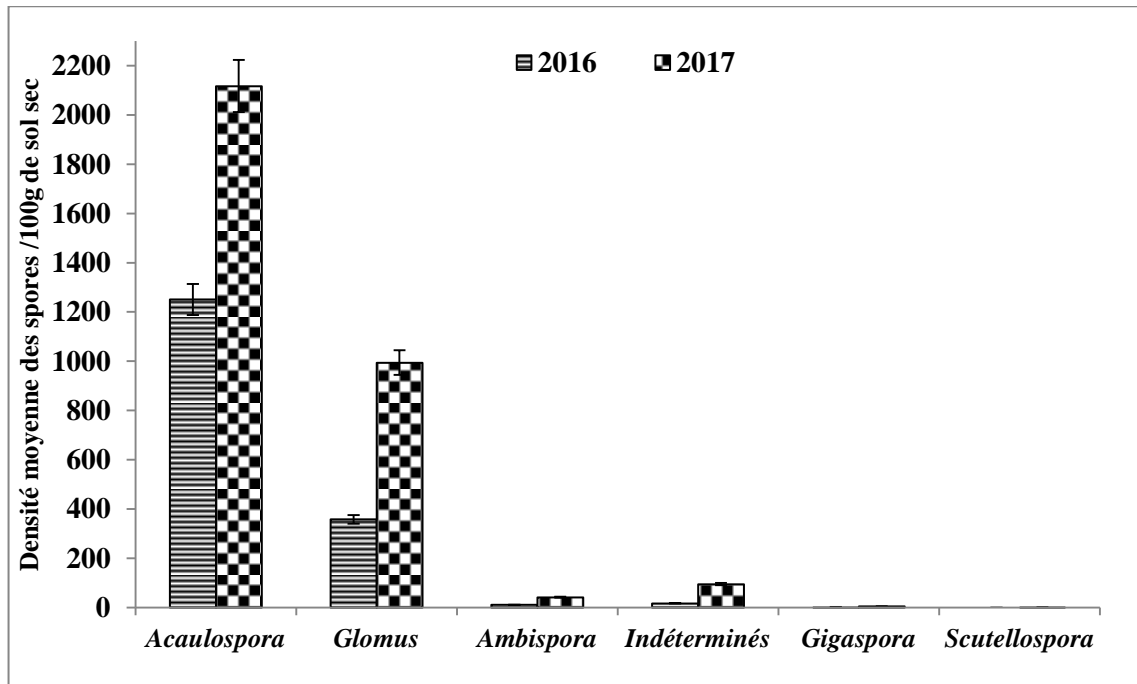
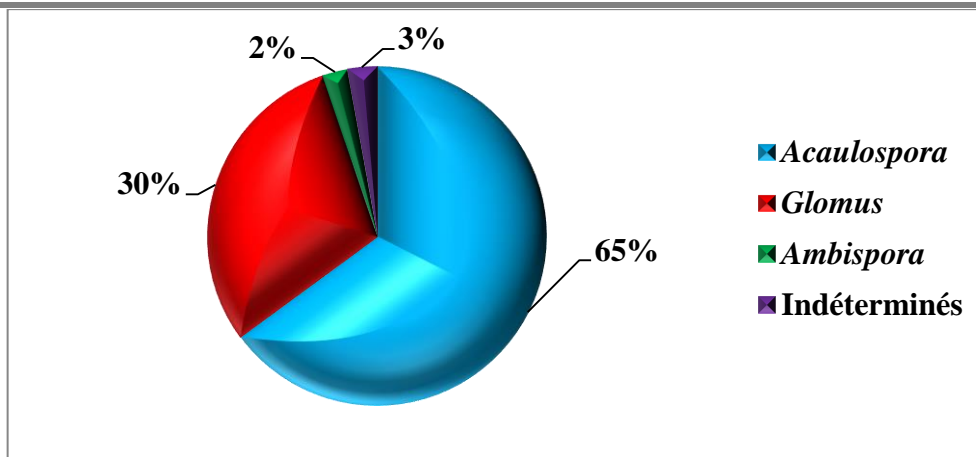


Figure 23. Densité moyenne des spores de Glomeromycota recensés sous *Pistacia atlantica* de dayate El Gouffa (2016 - 2017).

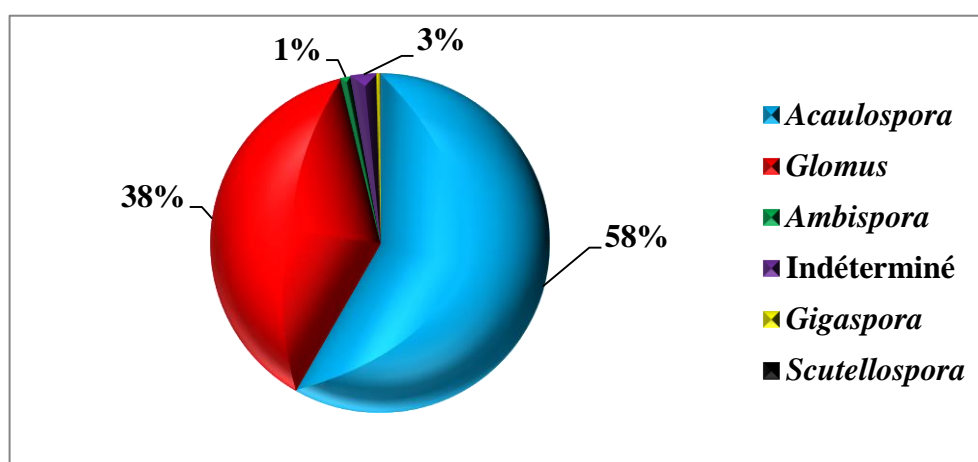
4.2.2. Dayate Sâadi

4.2.2.1. Abondance

Nous avons noté que le genre *Acaulospora* est le plus abondant à dayate Sâadi (Figures 24 et 25). Son abondance est de 65% et 58%, suivi par le genre *Glomus*, avec 30% et 38% respectivement pour 2016 et 2017. Les autres genres isolés sont faiblement répandus, tels *Ambispora* et les morphotypes non identifiés. Nous avons noté une absence totale des Gigasporaceae en 2016 et leur réapparition en 2017 dans ce site.



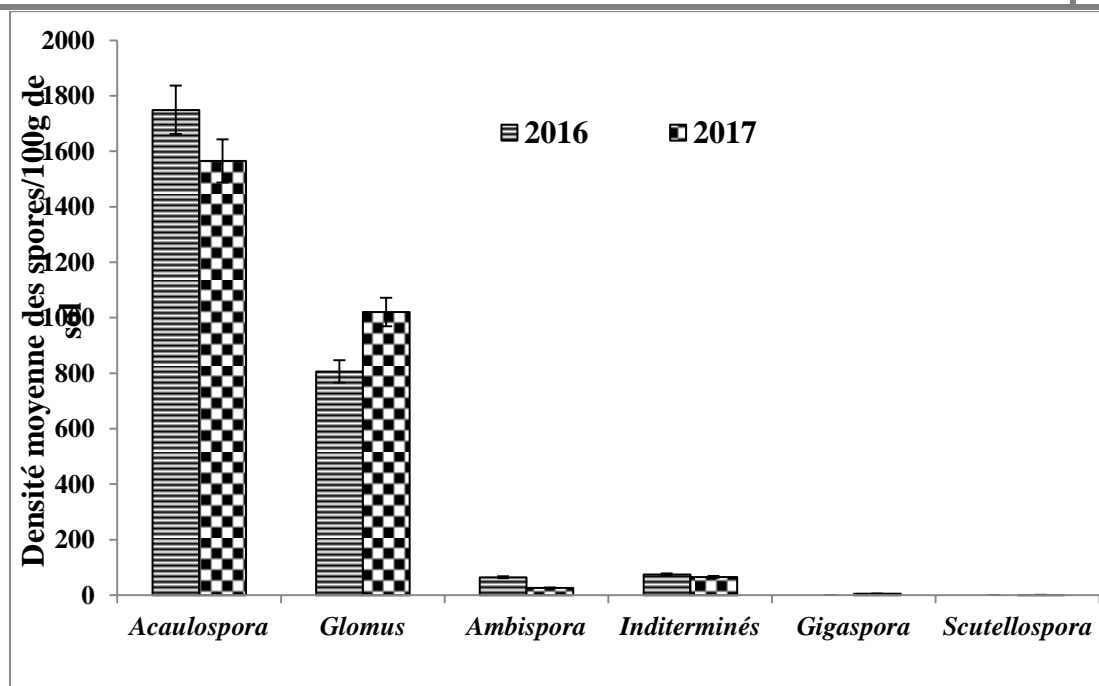
**Figure 24.** Abondance des genres Glomeromycota des sols sous *Pistacia atlantica* Desf. de dayate Sâadi (2016).



**Figure 25.** Abondance des genres Glomeromycota des sols sous *Pistacia atlantica* Desf. de dayate Sâadi (2017).

#### 4.2.2.2. Densité sporale

La densité sporale dans les sols échantillonnés varie entre 75 et 1750 spores /100g de sol en 2016 et de 2 à 1566 spores /100g de sol en 2017. La plus grande valeur a été enregistrée en 2017 pour le genre *Acaulospora*. Par ailleurs, la valeur la plus faible a été noté pour les deux genres *Gigaspora* et *Scutellospora* (Figure 26).



**Figure 26.** Densité moyenne des spores des genres Glomeromycota recensés sous *Pistacia atlantica* de dayate Sâadi (2016 - 2017).

Malgré le climat aride régnant dans notre région d'étude, une diversité fongique importante a été mise en évidence. Les deux populations à *Pistacia atlantica* échantillonnées en avril des deux années (2016 et 2017) sont hautement mycotrophes. Les pistachiers de l'Atlas s'associent à une myriade de partenaires fongiques mycorrhizogènes (AMF) appartenant au phylum des Glomeromycota. Ces microorganismes ont existé depuis l'apparition de la vie sur terre et l'émergence des premières plantes. Les premiers symbiotes qui ont co-évolué avec ces plantes ont été les Glomeromycota (Francois et *al.*, 2019). Ces champignons sont des biotrophes obligatoires, ubiquistes et ne présentant pas de spécificité d'hôte au sens strict (Smith et Read, 2008). Ils sont généralement abondants dans le sol et peuvent représenter environ 25% de sa biomasse microbienne (Hamel, 2007) et jusqu'à 80% de la biomasse fongique dans certains sols agricoles (Bååth et *al.*, 2004). L'association de ces champignons aux racines des plantes peut fournir une gamme d'avantages pour la plante hôte.

Dans ces deux sites, nous avons noté la présence de quatre familles appartenant à ce phylum, à savoir les Acaulosporaceae, Glomeraceae, Gigasporaceae, Ambisporaceae et un nombre important de morphotypes indéterminés, avec une abondance remarquable des Acaulosporaceae. Song et *al.* (2019) ont lié l'abondance des Acaulosporaceae à la présence de certains traits qui leur permettent de survivre sous forme de spores hautement résistantes et de s'adapter aux conditions spécifiques d'un milieu. D'après ces travaux, *Acaulospora* a été retrouvé majoritairement dans des milieux à conditions extrêmes de température élevée et qui a joué un rôle important dans

l'atténuation de l'impact de la sécheresse sur les plantes. Cette famille est suivie par celle des Glomeraceae, qui ont été fréquemment trouvés dans les régions arides (Taoet Zhiwei, 2005 ; Li et *al.*, 2007 ; Mello et *al.*, 2012). Les espèces de cette famille sont bien adaptées aux sols dégradés, principalement dans les écosystèmes arides, où la quantité d'eau et de nutriments disponibles constituent les principales contraintes pour la plupart des formes de vie (Meddad-Hamza, 2017). Plusieurs autres études ont montré que les espèces de Glomeraceae sont typiques des écosystèmes méditerranéens semi-arides et peuvent supporter les différentes conditions du sol (Genévrier et Abbott, 2006 ; Sánchez-Castro et *al.*, 2012). La production importante de spores par ces deux genres leur a permis de persister et de dominer de tels écosystèmes perturbés plus longtemps (Castillo et *al.*, 2006a ; Jefwa et *al.*, 2009).

La prévalence et la dominance de ces deux genres ont été couramment observées dans les écosystèmes arides, les forêts tropicales sèches et les zones dunaires (Ndoye et *al.*, 2012 ; Sène et *al.*, 2012 ; Dai et *al.*, 2013 ; Diop et *al.*, 2013 ; Cai et *al.*, 2014 ; Silva et *al.*, 2014). Cette dominance est liée à leur interaction compétitive élevée et à leur adaptabilité à des environnements différents, ce qui leur permet de mieux s'établir que les autres genres (Singh et *al.*, 2008 ; Loss et *al.*, 2009), tels que les variations des conditions édaphiques et de températures. En outre, il est hautement probable que les différentes espèces hôtes peuvent soutenir une suite d'espèces fongiques AMF pour la colonisation et la sporulation (Öpik et *al.*, 2008). Il y a lieu de noter leur tolérance élevée à une large gamme de pH du sol (Straker et *al.*, 2010). Ce paramètre a en effet été considéré comme un facteur environnemental clé, qui façonne la structure de la communauté AMF (Trufem, 1990 ; Bonfim et *al.*, 2013). Dans certains cas, son effet semble être encore plus important que la plante hôte pour sélectionner les espèces d'AMF (Bainard et *al.*, 2014). De plus, il y a lieu de noter une production élevée généralement de petites spores plutôt que des grandes spores : une stratégie de survie mise en œuvre par les espèces AMF, qui a facilité leur distribution dans les environnements arides chauds (Stutz et *al.*, 2000).

Le reste des morphotypes (Gigasporaceae et Ambisporaceae) est faiblement présent. Selon Zhang et *al.* (2004), les facteurs environnementaux et la capacité de sporulation différentielle pourraient influencer la distribution des Glomeromycota. Les espèces qui produisent plus de spores ont une distribution plus large, tandis que les espèces ayant une aire de répartition plus petite produisent moins de spores. Les espèces de Gigasporaceae ont de toute évidence leur principale distribution dans les régions semi-arides (Mergulhão et *al.*, 2007 ; Dandan et Zhiwei, 2007 ; Silva et *al.*, 2015), à climat plus secs et ont besoin d'une plus longue période végétative pour sporuler, qui leur permettrait d'augmenter leur taux de survie dans ces habitats (Oehl, 2017). Allen et *al.* (2003) et Álvarez-Sánchez et *al.* (2017) ont affirmé que les espèces des genres

*Gigaspora* et *Scutellospora* du fait de la taille de leurs spores et de leur grand développement mycélien, sont davantage associées aux sites conservés et moins perturbés (Cuenca et al., 1998 ; Allen et al., 2003 ; Denison et Kiers, 2011). Chaudhary et al. (2018) et Assis et al. (2018) ont indiqué que les membres de cette famille étaient des indicateurs des sites sablonneux, avec une faible humidité et teneur en matière organique, comme cela a déjà été observé dans d'autres études car ils peuvent être compétitifs dans ces environnements (Lekberg et al., 2007). En plus, ils ont des hyphes extra-radicaux plus épais que les autres familles AMF et se propagent donc moins dans les sols argileux (Hart et al., 2002). Cela expliquerait la présence des espèces de cette famille dans les sols de dayate El Gouffa durant les deux années d'échantillonnage et leur absence totale à dayate Sâadi en 2016 et leur faible présence en 2017. La présence de ces deux genres dans un nombre limité d'endroits et le fait qu'ils produisent des spores en petit nombre pendant la saison sèche, ce qui peut indiquer qu'il s'agit d'espèces rares, mais il est également possible qu'ils se trouvent dans les racines, où la production de spores est difficile en raison du coût énergétique que cela implique (Clapp et al., 1995). Les Gigasporaceae peuvent être plus sensibles au labour, car ils investissent massivement dans les hyphes extra-radicaux, donc perdent plus de masse suite au travail du sol (Miller, 2000 ; Jansa et al., 2002 ; Oehl et al., 2003 ; Voets et al., 2006). En outre, ils déclinent sous le pâturage du bétail, en raison du compactage du sol, de la perte de surface foliaire et de l'assimilation du carbone et donc des apports de carbone et du recyclage accéléré des nutriments par l'urine et les excréments. Cependant, la présence du genre *Ambispora* dans les sols sous pistachier de Laghouat, région caractérisée par une longue période de sécheresse, contredit les résultats de Wang et al. (2019), qui ont indiqué que les Ambisporaceae ne peuvent pas être adaptés aux conditions sèches. Montaña-Arias et al. (2012) indiquaient aussi que certaines espèces d'Ambisporaceae peuvent se comporter comme généralistes et se retrouver dans une large gamme de conditions climatiques.

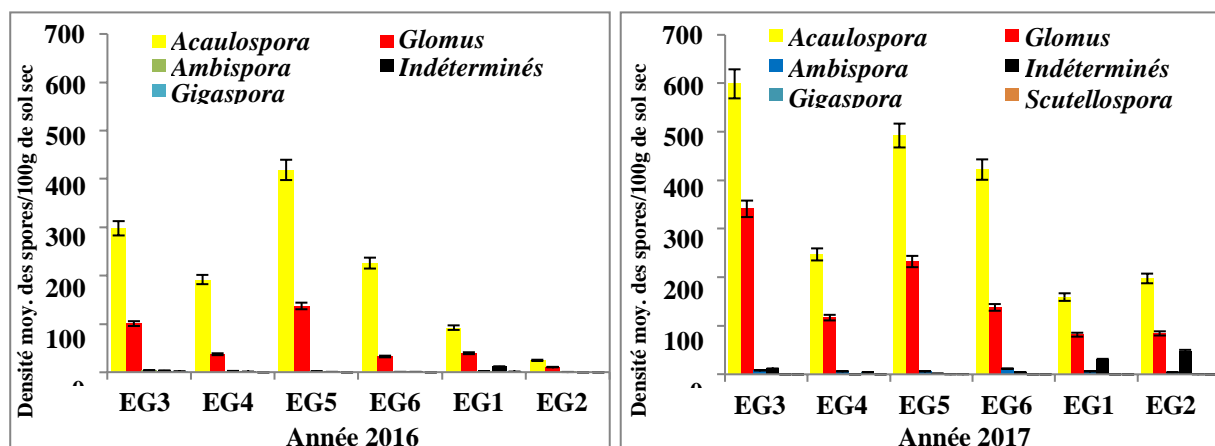
Selon Stutz et al. (2000), la présence en abondance des Glomeraceae et des Acaulosporaceae et la baisse de celle des Gigasporaceae est influencée par des variables écologiques sélectives locales, essentiellement climatiques et édaphiques, associées à la distribution des espèces fongiques AMF. Ces facteurs agissent sur la détermination de la structure communautaire des Glomeromycota dans les milieux arides (Oehl et al., 2017). Oehl et al. (2004) expliquent qu'il existe un schéma de succession dans la sporulation AMF : les espèces de *Glomus* sont les premières à sporuler, tandis que les espèces d'*Acaulospora* le font après la période hivernale. Les espèces de *Gigaspora* ne sporulent qu'en automne. Ce qui pourrait expliquer le faible nombre des Gigasporaceae dans notre étude. En plus, ces deux genres (*Acaulospora* et *Glomus*) se propageraient beaucoup plus par les spores, qui sont des formes de résistance des

AMF aux conditions difficiles, tandis que les autres genres se propageraient davantage avec d'autres types de propagules, tels les hyphes et les fragments mycéliens extra-racinaires (Brito et *al.*, 2012). Pour conclure, d'après plusieurs auteurs, les espèces Glomeraceae sont considérées comme des stratégies de croissance rudérale, présentant des cycles de vie courts et des taux de croissance et de sporulation élevés (stratégie  $r^*$ ), tandis que les Acaulosporaceae sont désignées comme un groupe d'AMF avec une plus grande tolérance aux stress, qui réduisent la production de biomasse pour minimiser les effets abiotiques et enfin, les Gigasporaceae ont tendance à avoir davantage des traits sélectionnés par  $K^*$  (tels qu'un grand et épais mycélium extra-radical, la taille des spores), en raison des avantages plus importants fournis à l'hôte et de l'utilisation efficace des ressources du sol (Hart et Reader, 2002 ; Sýkorová et *al.*, 2007 ; Chagnon et *al.*, 2013).

### 4.3. Comparaison intra-population et interannuelle

#### 4.3.1. Dayate El Gouffa

La densité en champignons AMF au niveau des sols sous pistachier de l'Atlas est variable d'un sujet à un autre et d'une année à une autre (Figure 27). Elle est plus élevée chez les sujets jeunes (EG3, EG4, EG5 et EG6) comparé aux sujets âgés (EG1 et EG2). L'année 2017 semble la plus riche en spores et en espèces que 2016. Ceci pourrait s'expliquer par la variation des facteurs abiotiques (microclimatiques et édaphiques) et les variations biologiques (âge) entre les sujets échantillonnés.



**Figure 27.** Comparaison intra-individus et interannuelle de la densité moyenne des spores des sols sous pistachier de dayate El Gouffa (2016 - 2017).

Afin de comprendre les différentes interactions qui existent entre les genres de Glomeromycota recensés au niveau des sols sous pistachier de l'Atlas de cette daya, nous avons fait une matrice de corrélation de Pearson (Tableau 9). Cette dernière note des coefficients de corrélation entre les genres de champignons endomycorhizogènes. Toutes les corrélations significatives sont positives.

\* Le modèle évolutif  $r/K$  est une représentation expliquant comment l'évolution des espèces liée aux fluctuations de l'environnement.

Des corrélations positives significatives sont notées entre les genres *Acaulospora* et *Glomus* (**0,92**), *Acaulospora* et *Ambispora* (**0,62**) et entre *Glomus* et *Ambispora* (**0,64**).

**Tableau 9.** Matrice de corrélation entre les différents genres de Glomeromycota recensés à dayate El Gouffa.

	<i>Acaulospora</i>	<i>Glomus</i>	<i>Ambispora</i>	Indéterminés	<i>Gigaspora</i>	<i>Scutellospora</i>
<i>Acaulospora</i>	1					
<i>Glomus</i>	<b>0,92</b>	1				
<i>Ambispora</i>	<b>0,62</b>	<b>0,64</b>	1			
Indéterminés	-0,19	-0,03	0,11	1		
<i>Gigaspora</i>	-0,12	-0,04	0,08	-0,17	1	
<i>Scutellospora</i>	0,39	0,40	0,15	-0,17	0,07	1

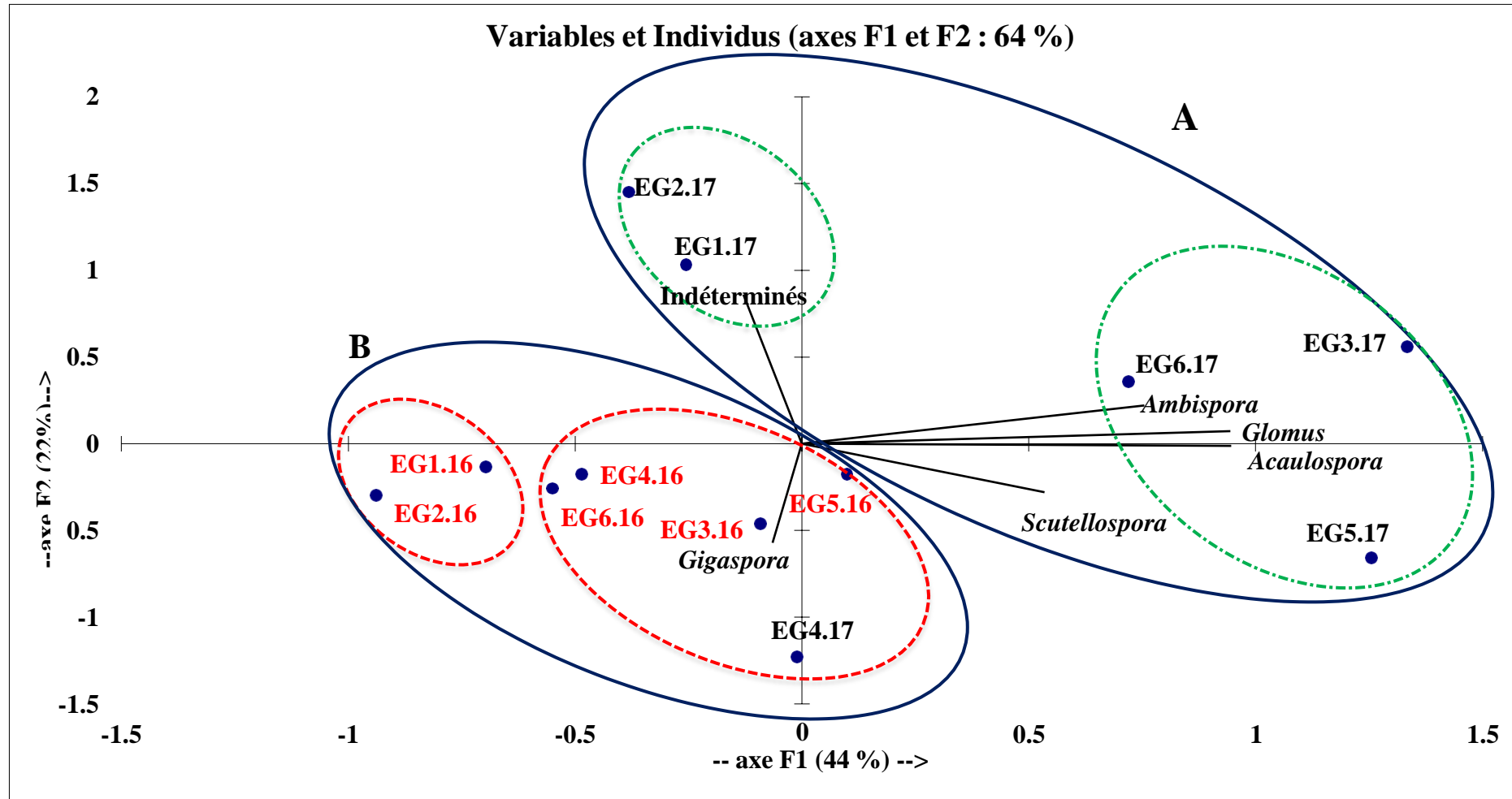
*En gras, valeurs significatives (hors diagonale) au seuil alpha=0,05 (test bilatéral).*

Le plan ½ de l'analyse en composante principale (ACP) montre 64% de l'inertie totale, avec 44% pour l'axe 1 et 20% pour l'axe 2. Il y a lieu de noter la présence de deux groupes distincts (Figure 28). Les sujets étudiés sont répartis en fonction des genres fongiques recensés et surtout de l'année d'échantillonnage. L'année 2017 se distingue de l'année 2016, par les densités sporales. Ceci semble être la conséquence d'un changement des conditions climatiques d'une année à une autre. Les sujets s'individualisent par l'année de prélèvement ; en effet, les deux années se séparent. Le groupe A renferme les sujets en 2017 (EG1, EG2, EG3, EG5 et EG6) et dont les sols sont caractérisés par forte dominance des deux genres *Acaulospora* et *Glomus* avec des densités plus élevées. Les sujets âgés s'individualisent des sujets jeunes en un sous-groupe, avec l'augmentation de la densité de morphotypes indéterminés. Les densités sporales des individus au sein du groupe A est plus élevée. Le groupe B, quant à lui, renferme des sujets échantillonnés en 2016 (EG1, EG2, EG3, EG4, EG5 et EG6) et le sujet EG4 de l'année 2017, dont les sols sont pauvres en Glomeromycota.

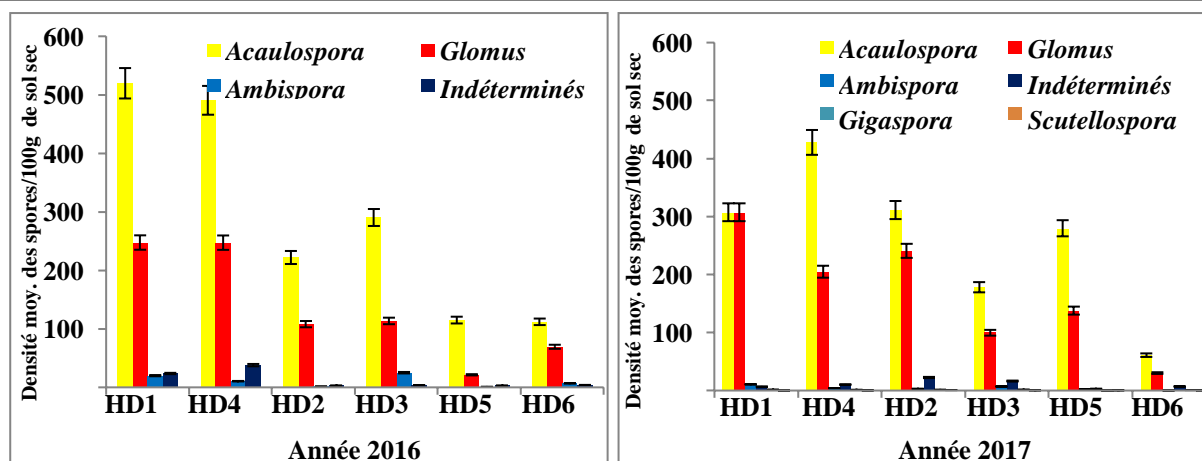
#### 4.3.2. Dayate Sâadi

Il a été noté que la richesse en spores de champignons AMF au niveau des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi est variable d'un sujet à un autre et d'une année à une autre. Elle est plus importante chez les sujets jeunes (HD1, HD4, HD2 et HD3), comparée aux sujets âgés (HD5 et HD6) (Figure 29).

Pour essayer de comprendre les différentes interactions qui existent entre les genres de Glomeromycota recensés au niveau des sols sous pistachier de l'Atlas de cette daya, nous avons fait une matrice de corrélation de Pearson. Toutes les corrélations significatives sont positives. Des corrélations positives significatives ont été notées entre les genres *Acaulospora* et *Glomus* (**0,83**), *Acaulospora* et les morphotypes indéterminés (**0,62**) et entre *Glomus* et les genres indéterminés (**0,58**) (Tableau 10).



**Figure 28.** ACP de la répartition des genres de Glomeromycota isolés des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate El Gouffa en fonction des sujets échantillonnés (2016 - 2017).



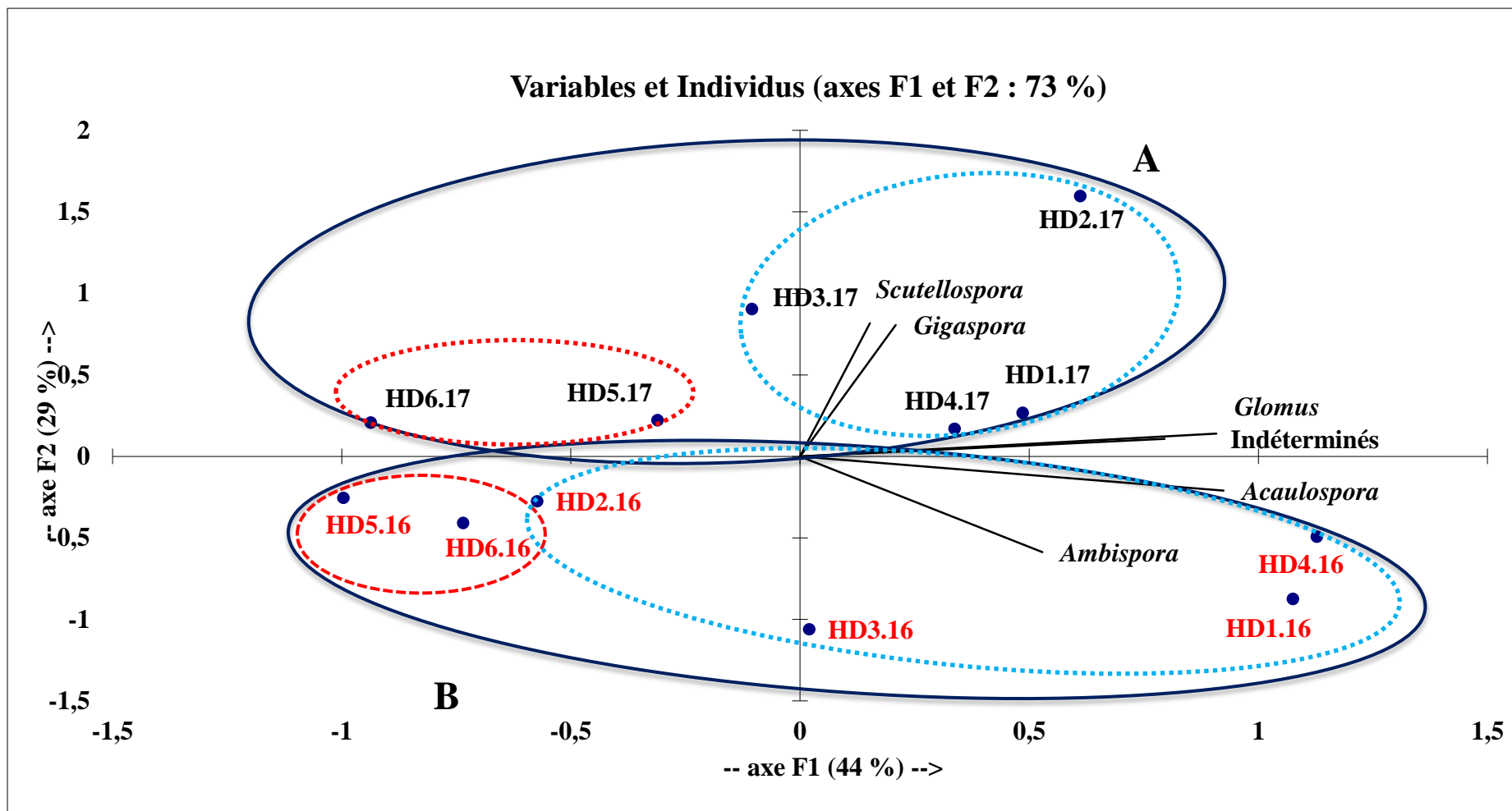
**Figure 29.** Comparaison intra-individus et interannuelle de la densité moyenne des spores des sols sous pistachier de dayate Sâadi (2016-2017).

**Tableau 10.** Matrice de corrélation entre les genres Glomeromycota recensés à dayate Sâadi (Hassi Delâa).

	<i>Acaulospora</i>	<i>Glomus</i>	<i>Ambispora</i>	Indéterminés	<i>Gigaspora</i>	<i>Scutellospora</i>
<i>Acaulospora</i>	1					
<i>Glomus</i>	<b>0,83</b>	1				
<i>Ambispora</i>	0,50	0,50	1			
Indéterminés	<b>0,67</b>	<b>0,58</b>	0,23	1		
<i>Gigaspora</i>	-0,03	0,36	0,22	0,12	1	
<i>Scutellospora</i>	0,02	0,16	0,27	0,21	0,48	1

*En gras, valeurs significatives (hors diagonale) au seuil alpha=0,05 (test bilatéral).*

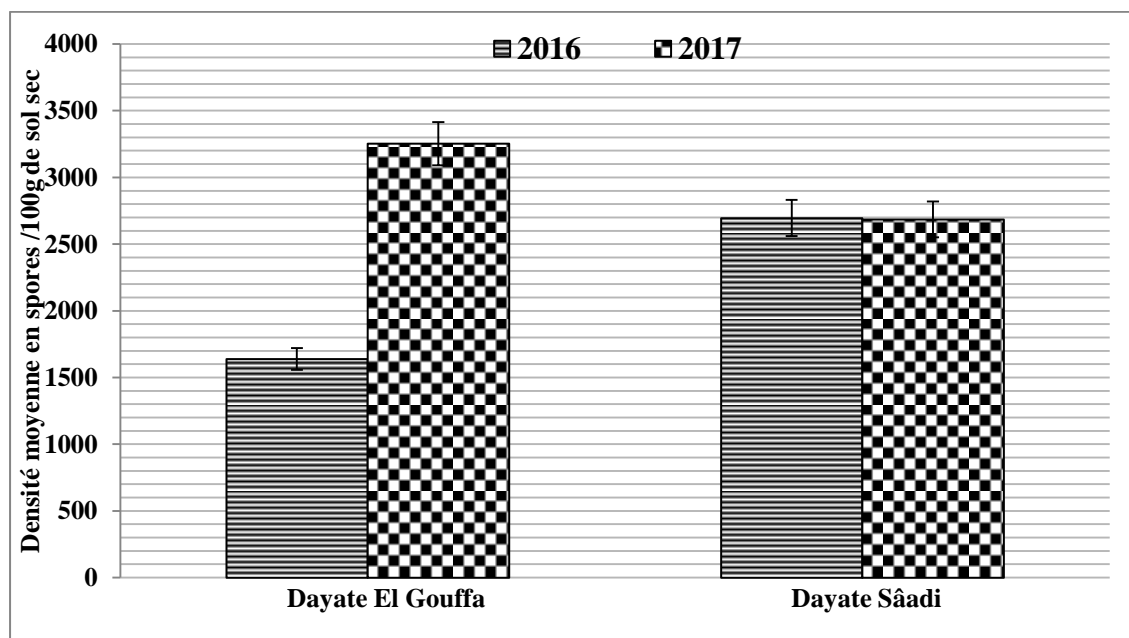
Le plan ½ de l'ACP montre 73% de l'inertie totale, avec 44% pour l'axe 1 et 29% pour l'axe 2. Il y a lieu de noter la présence de deux groupes distincts (Figure 30). Les sujets étudiés sont répartis en fonction de plusieurs variables. Selon l'axe 1, l'année 2017 se distingue de l'année 2016, par la répartition des sujets en fonction de leur âge et des densités sporales. Selon l'axe 2, les sujets s'individualisent par l'année d'échantillonnage. Le groupe A renferme les sujets échantillonnés en 2017 dont les sols sont riches en spores avec l'apparition de deux genres Gigasporaceae en faible nombre (*Gigaspora* et *Scutellospora*). La densité sporale des individus au sein de ce groupe est élevée. Le groupe B, quant à lui, renferme des sujets de l'année 2016 dont les sols présentent des densités moins élevée avec une présence remarquable du genre *Ambispora* chez les sujets immatures (HD1 et HD4) et le sujet HD3.



**Figure 30.** ACP de la répartition des genres de Glomeromycota isolés des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi en fonction des sujets échantillonnés (2016 - 2017).

#### 4.4. Comparaison inter-population et interannuelle

La densité en champignons AMF au niveau des sols sous pistachier de l'Atlas est variable d'un site à un autre et d'une année à une autre (Figure 31). L'année 2017 apparaît plus riche en spores que 2016 à dayate El Gouffa. Cependant, une répartition équitable en spores a été notée à dayate Sâadi entre les deux années de prélèvement avec une légère baisse en 2017.



**Figure 31.** Comparaison de la densité sporale entre les deux populations échantillonnées durant les années 2016 et 2017.

La matrice de corrélation de Pearson montre des corrélations positives significatives entre les genres *Acaulospora* et *Glomus* (**0,85**), *Acaulospora* et *Ambispora* (**0,46**) et entre *Glomus* et *Ambispora* (**0,44**) (Tableau 11).

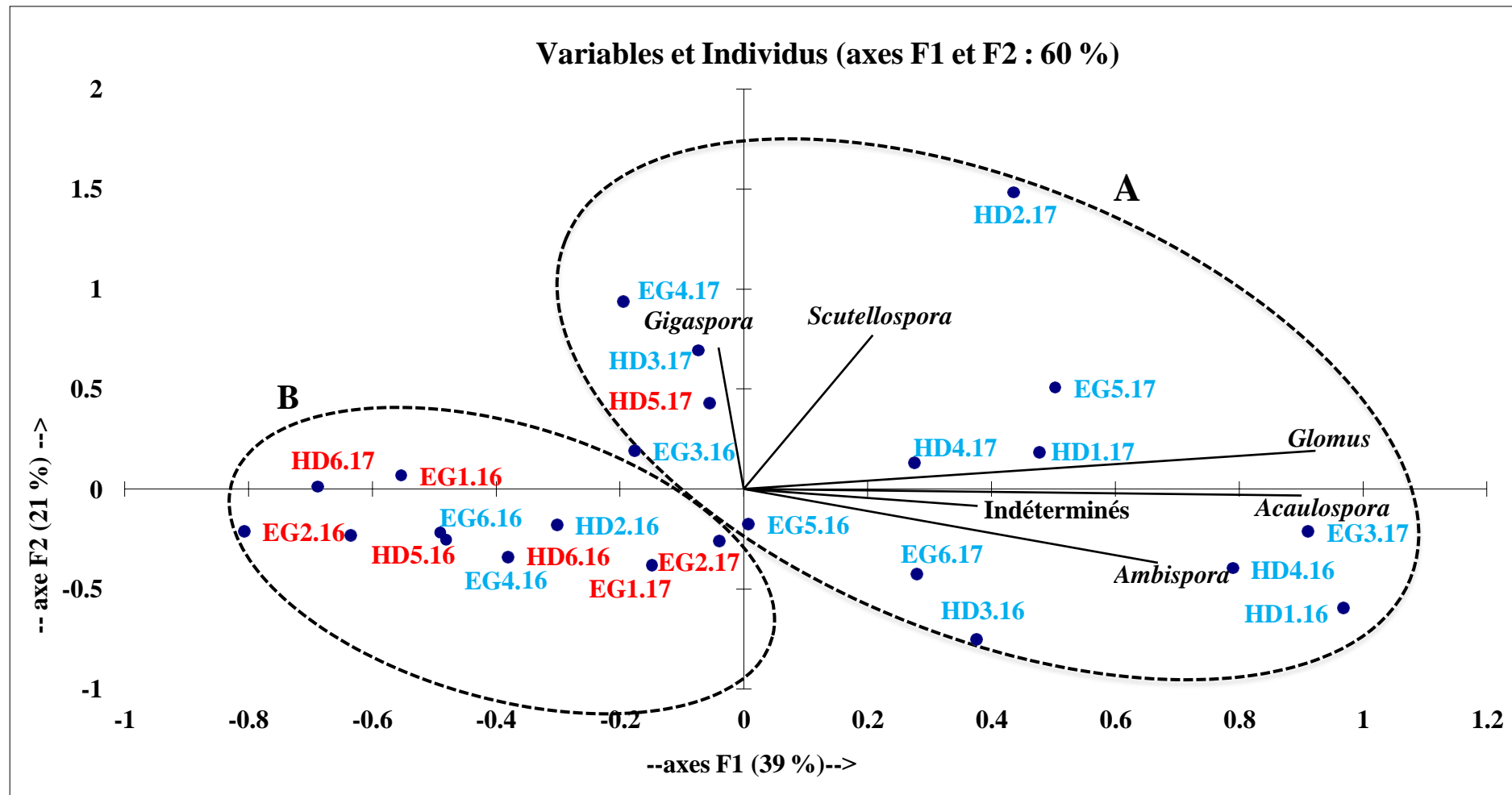
**Tableau 11.** Matrice de corrélation entre les genres Glomeromycota recensés des deux days des deux années d'échantillonnage (2016 - 2017).

	<i>Acaulospora</i>	<i>Glomus</i>	<i>Ambispora</i>	Indéterminés	<i>Gigaspora</i>	<i>Scutellospora</i>
<i>Acaulospora</i>	1					
<i>Glomus</i>	<b>0,85</b>	1				
<i>Ambispora</i>	<b>0,46</b>	<b>0,44</b>	1			
Indéterminés	0,14	0,24	0,18	1		
<i>Gigaspora</i>	-0,09	0,09	0,08	-0,09	1	
<i>Scutellospora</i>	0,10	0,26	0,12	0,08	0,08	1

*En gras, valeurs significatives (hors diagonale) au seuil alpha=0,05 (test bilatéral).*

Le plan  $\frac{1}{2}$  de l'ACP montre 60% de l'inertie totale, avec 39% pour l'axe 1 et 21% pour l'axe 2. Il y a lieu de noter la présence de deux groupes distincts (Figure 32). Les sujets étudiés sont répartis en fonction de leurs âges et leurs densités en spores. Selon l'axe 1, les sujets des deux dayas des deux années d'échantillonnage se distinguent par des différences de densités sporales. Selon l'axe 2, les sujets s'individualisent par leurs âges ; en effet, les sujets âgés se séparent des arbres immatures et moyens. Le groupe A renferme les sujets jeunes des deux années d'échantillonnage (2016 et 2017) (HD1.16, HD1.17, HD2.17, HD3.16, HD3.17, HD4.16, HD4.17, EG3.16, EG3.17, EG4.17, EG5.16, EG3.17, EG3.16, EG3.17) des deux dayas et le sujet HD5.17, dont les sols sont caractérisés par une présence plus importante des Acaulosporaceae et des Glomeraceae. La densité des deux familles fongiques au sein de ce groupe est élevée. Le groupe B, quant à lui, renferme des sujets âgés des deux dayas des deux années d'échantillonnage et les sujet HD2.16, EG6.16 et EG4.16, dont les sols présentent une densité moyenne à faible en spores.

Une variabilité inter-population a été aussi notée (Figure 32). Cela pourrait être associé aux propriétés du sol sous-jacent (Mc Gonigle et Miller, 1996). Nous avons noté, des teneurs élevées en matière organique, ainsi que le pH basique à dayate Sâadi. Cette daya est très souvent labourée et semée d'orge. Les valeurs moyennes enregistrées varient de 192 à 881 spores /100g de sol sec. Cependant, des valeurs faibles variant de 36 à 192 spores /100g de solsec sont notées à dayate El Gouffa, qui n'a pourtant pas subi de perturbations du sol et qui a enregistré des faibles concentrations en matière organique et un pH très basique. Ces densités sont comparables à celles notées dans les études menées dans les zones semi-arides du Brésil par Sousa *et al.* (2014) et au Maroc (Tafilalt et Zagora) par Bouamri (2006) et Sghir *et al.* (2014a). Ces valeurs sont faibles par rapport à celles rapportées par Nouaim *et al.* (1994) et ElMaati *et al.* (2015) sous *Argania spinosa* au Maroc et Ait-El-Mokhtar *et al.* (2020) sous les palmiers, alors qu'elles restent supérieures à celles rapportées sous *Acacia albida* au Sénégal (Diop, 1997). Il a été suggéré que le pH et la matière organique sont des régulateurs de la sporulation des Glomeromycota (Klironomos *et al.*, 1993). En effet, la sporulation de certains AMF peut être stimulée par une augmentation de la teneur en matière organique (Gryndler *et al.*, 2005 ; Oehl *et al.*, 2009) et dans notre cas, les taux de matière organique sont plus élevés à dayate Sâadi, où nous notons une densité sporale élevée. Quant au pH, il a été considéré comme un facteur environnemental clé, qui façonne la structure de la communauté AMF (Bonfim *et al.*, 2013), en influençant la disponibilité de certains ions et nutriments du sol pour les plantes (Ramos *et al.*, 2008).



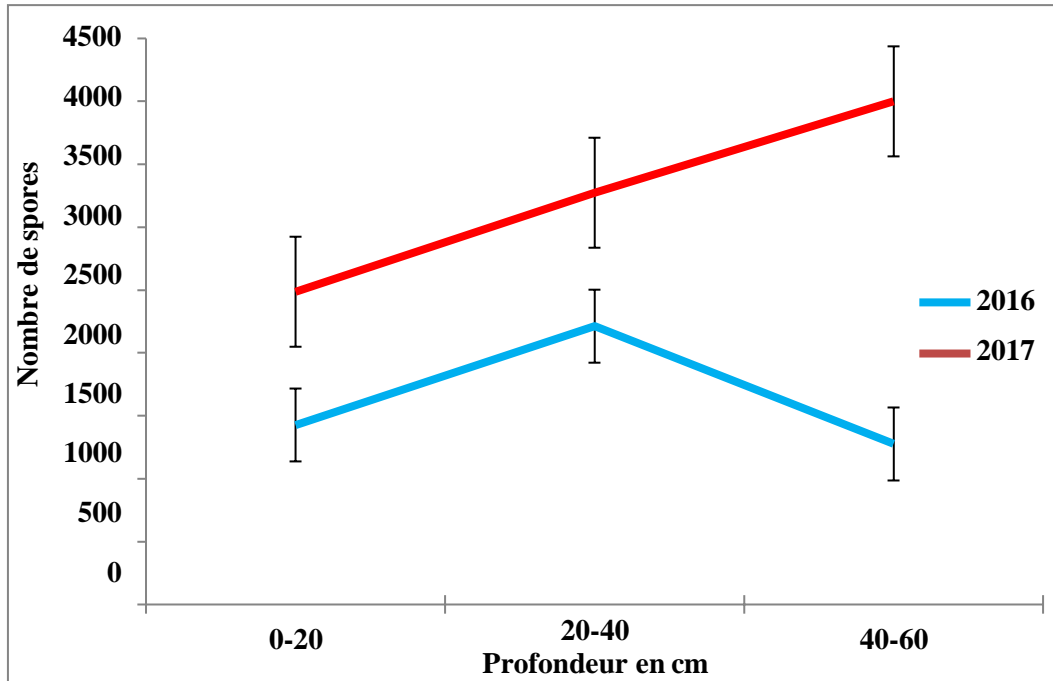
**Figure 32.** ACP de la répartition des genres de Glomeromycota isolées des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi et dayate El Gouffa en fonction des sujets échantillonnés (2016 - 2017).

Il a été signalé aussi que l'intensité lumineuse et les températures élevées dans des environnements chauds et arides peuvent augmenter la sporulation des Glomeromycota (Cardoso et al., 2003 ; Koide et Mosse, 2004). Dans ces conditions, les spores sont moins sensibles à la prédation et au parasitisme, car les niveaux de prédation et de parasitisme fongiques sont inférieurs à ceux qui se produisent dans les endroits où les précipitations sont plus élevées (Lovelock et al., 2003). De plus, nous avons observé l'influence du printemps sur la densité des spores. Plusieurs études ont considéré que la saisonnalité et la phénologie de la plante sont des facteurs contributifs dans la variation de cette densité. Les spores représentent l'état dormant du champignon ; leur production dans les systèmes naturels varie selon les saisons (Bever et al., 2001). Smith et Read (1997) et Hatimi et Tahrouch (2007) ont montré que les densités maximales des spores sont notées au printemps et elles diminuent en été. La production de spores par les champignons est importante pendant la période de floraison de la plante, alors qu'elle diminue à la fin de la saison de reproduction, lorsque l'activité des plantes ralentit avec les changements physiologiques des racines. Khade et Rodrigues (2010) ont attesté que la densité de spores des Glomeromycota était maximale en avril. Cependant, Panwar et al. (2011) ont rapporté que la densité de ces spores augmente avec l'augmentation de la température du sol.

#### **4.5. Distribution verticale des spores de Glomeromycota**

##### **4.5.1. Dayate El Gouffa**

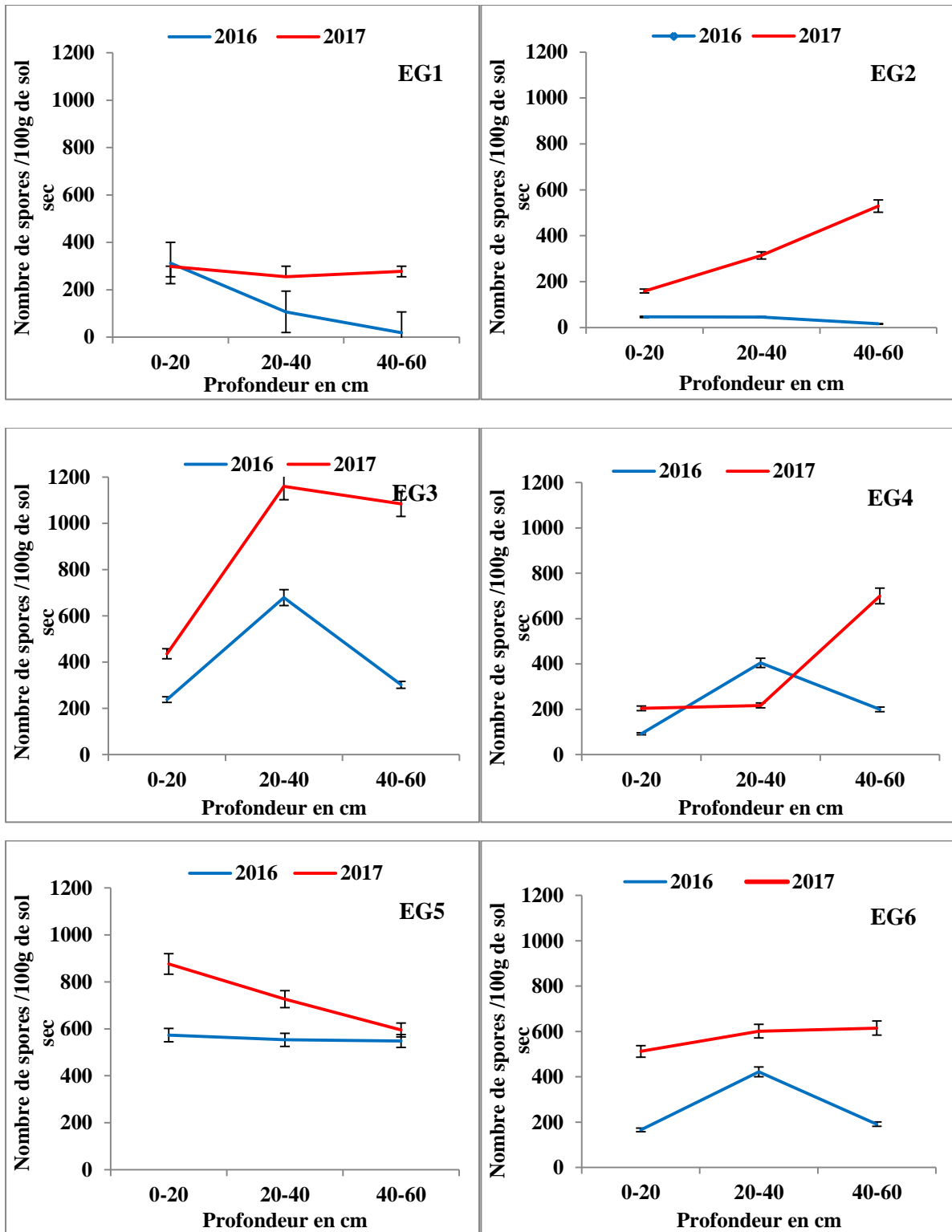
Le nombre total de spores de Glomeromycota varie entre 1276 et 2212 spores par niveau en 2016 et entre 2486 et 4000 spores en 2017. Ce nombre est élevé dans les couches superficielles intercalaires (20 - 40 cm) du sol ; il diminue avec la profondeur durant l'année 2016. Par contre, il augmente en fonction du gradient de profondeur des niveaux considérés durant l'année 2017 (Figure 33).



**Figure 33.** Distribution spatio-temporelle des spores de Glomeromycota selon le gradient de profondeur dans les sols sous pistachier de l'Atlas de dayate El Gouffa (2016 - 2017).

Si on considère les arbres échantillonnés séparément, ce nombre est élevé dans les couches superficielles du sol (0-20 cm), diminuant avec l'augmentation de la profondeur chez les sujets âgés et inversement chez les sujets plus jeunes (moyens et immatures). Un nombre élevé en spores a été noté entre 0 et 40 cm chez la majorité des sujets. Par contre, les sujets 1 et 2 en 2017 se comportent différemment de l'année 2016, avec une augmentation du nombre de spores tout au long du gradient de profondeur chez le sujet 2 et une répartition équitable de nombre de spores dans les niveaux du sujet 1 (Figure 34).

Au printemps 2016, un faible nombre de spores de  $35,67 \pm 8,03$  a été noté dans le sol du sujet (2), un nombre moyen de  $146,33 \pm 71,13$  dans le sol du sujet (1) et un nombre élevé dans les sols des sujets immatures (3, 4) ( $319,33 \pm 76,29$ ) et des sujets moyens (5, 6) ( $408,83 \pm 69,46$ ). Une codominance entre les Acaulosporaceae et les Glomeraceae a été remarquée. Cependant, les autres familles (Ambisporaceae et Gigasporaceae) sont faiblement présentes. En revanche pour le printemps 2017, nous avons noté un nombre élevé de spores de  $917 \pm 45,60$  au niveau des sols des sujets âgés et un nombre très élevé ( $1931,5 \pm 81,87$ ) pour les sols des sujets jeunes, avec une dominance des Acaulosporaceae. Concernant les abondances, des différences non significatives (Gigasporaceae,  $p=0,57$ ), significatives (Ambisporaceae,  $p=0,01$ ), à très hautement significatives (Acaulosporaceae,  $p=0,00$  ; Glomeraceae,  $p=0,00$  ; Indéterminés,  $p=0,00$ ) sont notées entre les deux années d'échantillonnage.



**Figure 34.** Distribution spatio-temporelle des spores de Glomeromycota selon le gradient de profondeur dans les sols sous pistachier de l'Atlas de dayate El Gouffa (2016 - 2017).

#### 4.5.2. Corrélations entre les variables pédologiques et les niveaux de sols des individus échantillonnés

La matrice de corrélation de Pearson montre une nette corrélation négative significative entre les sables totaux et les argiles (**-0,34**), mais aussi entre les sables et les limons totaux (**-0,89**). Les argiles sont corrélées positivement avec la matière organique (MO) (**0,37**), l'humidité hygroscopique (HH) (**0,41**) et la capacité de rétention (CR) (**0,40**). Deux corrélations positives significatives sont notées entre MO et HH (**0,73**) et MO et CR (**0,73**). Une corrélation positive est notée entre CR et HH (**0,80**). Il y a lieu aussi de noter des corrélations négatives significatives entre les Acaulosporaceae et les argiles (**-0,40**), ainsi que le pH (**-0,52**), mais la corrélation est positive entre cette famille et CR (**0,33**). Quant aux Glomeraceae, ils sont corrélés négativement au pH (**-0,48**) et positivement aux sables totaux (**0,35**), HH (**0,33**), CR (**0,43**) et aux Acaulosporaceae (**0,88**). Enfin, les Ambisporaceae sont corrélées positivement à HH (**0,56**), CR (**0,55**), Acaulosporaceae (**0,52**) et Glomeraceae (**0,49**) (Tableau 12).

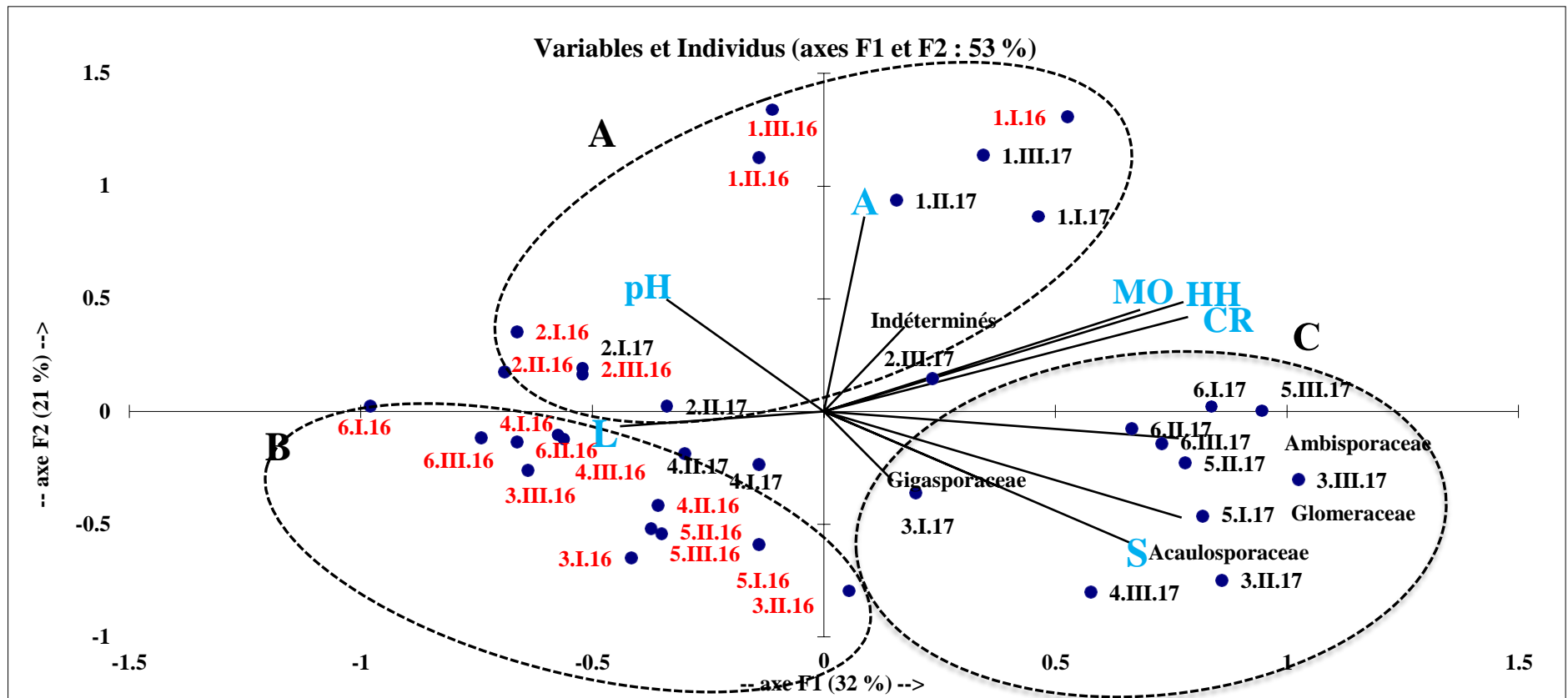
Le plan ½ de l'ACP montre 53% de l'inertie totale, avec 32% pour l'axe 1 et 21% pour l'axe 2. Il y a lieu de noter la présence de trois groupes distincts (Figure 35). Les sujets étudiés sont répartis en fonction de leurs âges, leurs caractéristiques édaphiques, leurs densité en spores et surtout l'année de l'échantillonnage. Selon l'axe 1, l'année 2017 se distingue de l'année 2016, par des différences de paramètres édaphiques, mais aussi des densités sporales. Ceci semble être la conséquence d'un changement des conditions climatiques d'une année à une autre. Selon l'axe 2, les sujets s'individualisent en fonction de leurs âges ; en effet, les sujets âgés se séparent des arbres immatures et jeunes. Le groupe A renferme les sujets âgés échantillonnés en 2016 et 2017 et dont les sols sont caractérisés par une présence plus importante des argiles, ainsi que des capacités de rétention, des humidités hygroscopiques, des pH et des taux en matière organique plus conséquents. La densité sporale des individus au sein de ce groupe est faible. Le groupe B, quant à lui, renferme des sujets jeunes (3, 4, 5 et 6) de l'année 2016, dont les sols présentent des teneurs importantes en limons totaux. Ces sols sont caractérisés aussi par une densité moyenne de spores. Le groupe C comprend les mêmes sujets jeunes (3, 4, 5 et 6), mais échantillonnés au cours de l'année 2017, où les teneurs en sables totaux sont plus élevés. Les densités sporales dans ce groupe sont importantes.

**Tableau 12.** Matrice de corrélation entre les différentes variables (AMF et paramètres édaphiques) de dayate El Gouffa.

	<b>A</b>	<b>L</b>	<b>S</b>	<b>pH</b>	<b>MO</b>	<b>HH</b>	<b>CR</b>	<b>Acaulosporaceae</b>	<b>Glomeraceae</b>
<b>A</b>	1	ns							
<b>S</b>	<b>-0,34</b>	<b>-0,89</b>	1						
<b>MO</b>	<b>0,37</b>	ns	ns	ns	1				
<b>HH</b>	<b>0,41</b>	ns	ns	ns	<b>0,73</b>	1			
<b>CR</b>	<b>0,40</b>	ns	ns	ns	<b>0,73</b>	<b>0,80</b>	1		
<b>Acaulosporaceae</b>	<b>-0,40</b>	ns	ns	<b>-0,52</b>	ns	ns	<b>0,33</b>	1	
<b>Glomeraceae</b>	ns	ns	<b>0,35</b>	<b>-0,48</b>	ns	<b>0,33</b>	<b>0,43</b>	<b>0,88</b>	1
<b>Ambisporaceae</b>	ns	ns	ns	ns	ns	<b>0,56</b>	<b>0,50</b>	<b>0,52</b>	<b>0,49</b>
<b>Gigasporaceae</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<b>Indéterminés</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

*En gras, valeurs significatives au seuil  $\alpha=0,05$  (test bilatéral)*

**A** : Argiles, **L** : Limons, **S** : Sables, **pH** : potentiel hydrogène, **MO** : teneur en matière organique, **HH** : Humidité hygroscopique, **CR** : Capacité de rétention en eau, **ns** : non significatif.

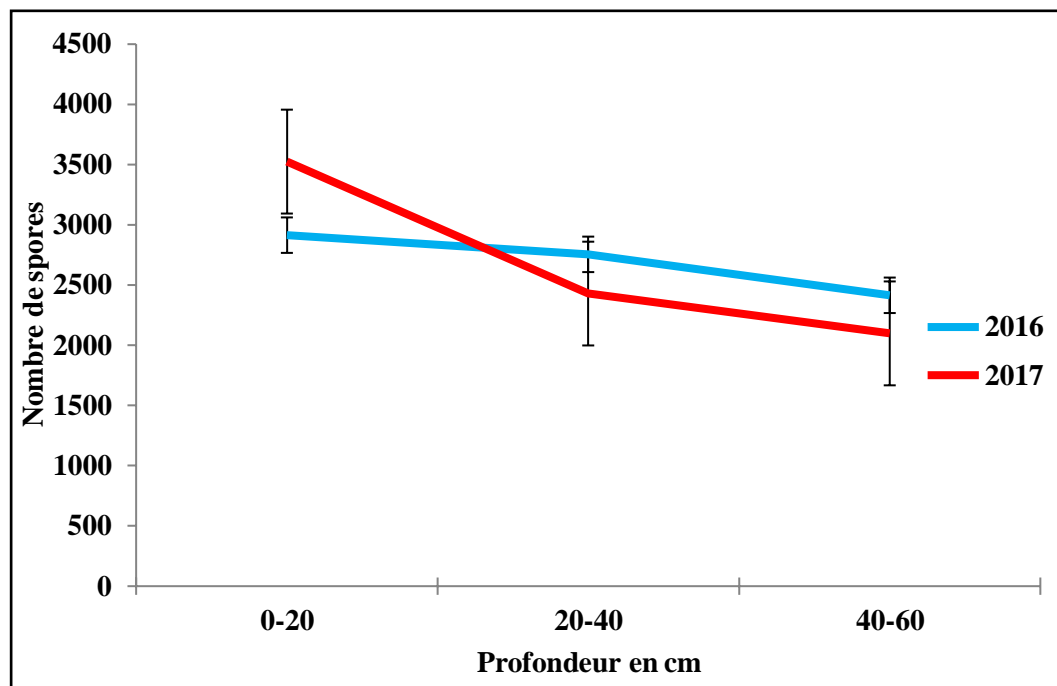


**Figure 35.** ACP de la répartition des familles de Glomeromycota isolées des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate El Gouffa en fonction des paramètres édaphiques et des niveaux d'échantillonnage (2016 - 2017).

A : Argiles, L : Limons, S : Sables, **pH** : potentiel hydrogène, **MO** : teneur en matière organique, **HH** : Humidité hygroscopique, **CR** : Capacité de rétention en eau.

#### 4.5.3. Dayate Sâadi

Le nombre total de spores de Glomeromycota varie entre 2416 et 2915 spores par niveau en 2016 et entre 2100 et 3526 spores en 2017. Ce nombre est élevé dans les couches superficielles du sol (0-20 cm), diminuant avec la profondeur durant les deux années d'échantillonnage. Un nombre élevé de spores a été noté dans les deux premiers niveaux de sol considérés (0-40 cm) chez la majorité des sujets, avec une diminution du nombre dans le dernier niveau (Figure 36).



**Figure 36.** Distribution spatio-temporelle des spores de Glomeromycota selon le gradient de profondeur dans les sols sous pistachier de l'Atlas de Dayate Sâadi (2016 - 2017).

Au printemps 2016, un nombre moyen de spores a été enregistré dans les sols des sujets âgés (5 et 6) ( $498,5 \pm 2,48$ ) et un nombre élevé dans les sols des sujets jeunes (1, 2, 3 et 4) ( $1772,5 \pm 7,5$ ). En revanche pour le printemps 2017, nous avons noté une baisse du nombre de spores dans les sols de tous les sujets de cette daya, avec  $260,66 \pm 7,09$  et  $1623 \pm 5,21$  respectivement dans les sols des sujets âgés et des sols des sujets jeunes, avec une dominance des Acaulosporaceae (Figure 37). Concernant les abondances, des différences non significatives (Gigasporaceae,  $p=0,57$ ), significatives (Ambisporaceae,  $p=0,01$ ), à très hautement significatives (Acaulosporaceae,  $p=0,00$ ; Glomeraceae,  $p=0,00$ ; Indéterminés,  $p=0,00$ ) sont notées entre les deux années d'échantillonnage.

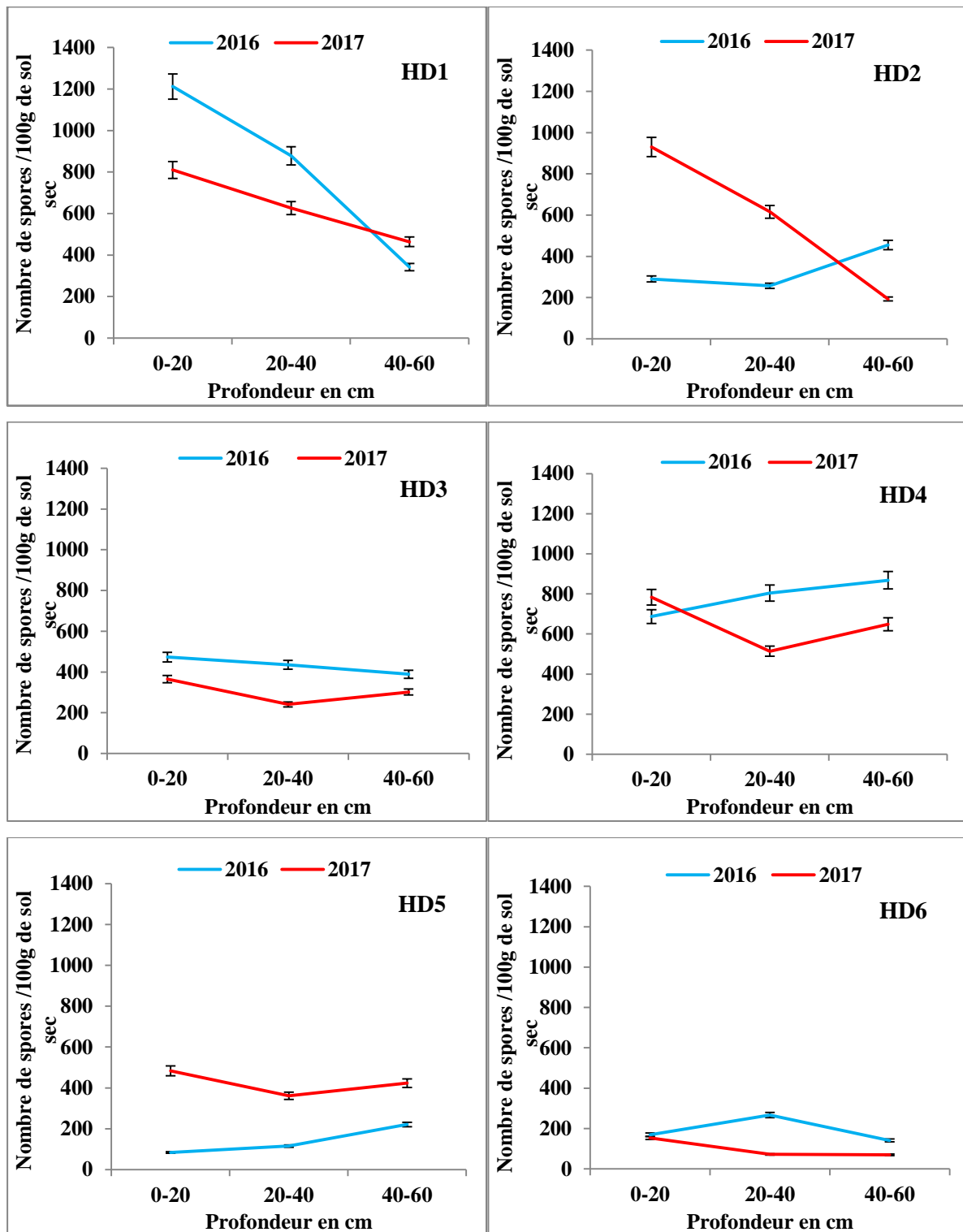


Figure 37. Distribution spatio-temporelle des spores de Glomeromycota selon le gradient de profondeur dans les sols sous pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi (2016 - 2017).

#### 4.5.4. Corrélations entre les variables pédologiques et les niveaux de sols des individus échantillonnés

La matrice de corrélation de Pearson montre une nette corrélation positive significative entre le pH et les argiles (**0,54**). Les limons totaux sont corrélés négativement avec les sables totaux (**-0,93**), les Acaulosporaceae (**-0,40**) et les Glomeraceae (**-0,36**) et positivement avec la matière organique (MO) (**0,38**) et l'humidité hygroscopique (HH) (**0,49**). Deux corrélations négatives significatives sont notées entre les sables totaux (S) et MO (**-0,43**) et entre ces mêmes sables et l'humidité hygroscopique (HH) (**-0,43**). Deux corrélations positives significatives entre les sables totaux et les Acaulosporaceae (**0,44**), ainsi qu'avec les Glomeraceae (**0,39**). Deux corrélations positives sont significatives entre le pH et la matière organique (MO) (**0,37**) et ce dernier et l'humidité hygroscopique (**0,35**). La matière organique est corrélée positivement avec l'humidité hygroscopique (**0,63**), la capacité de rétention (**0,39**), mais négativement avec les Acaulosporaceae (**-0,41**). Trois corrélations négatives significatives sont notées entre HH et les Acaulosporaceae (**-0,34**), les Glomeraceae (**-0,37**), ainsi qu'avec les Ambisporaceae (**-0,51**) et une positive avec CR (**0,75**). Il y a lieu aussi de noter des corrélations positives significatives entre les Acaulosporaceae et les Glomeraceae (**0,82**), ainsi que les morphotypes indéterminés (**0,52**). Quant aux Glomeraceae, ils sont corrélés positivement aux Ambisporaceae (**0,38**) et les morphotypes indéterminés (**0,40**) (Tableau 13).

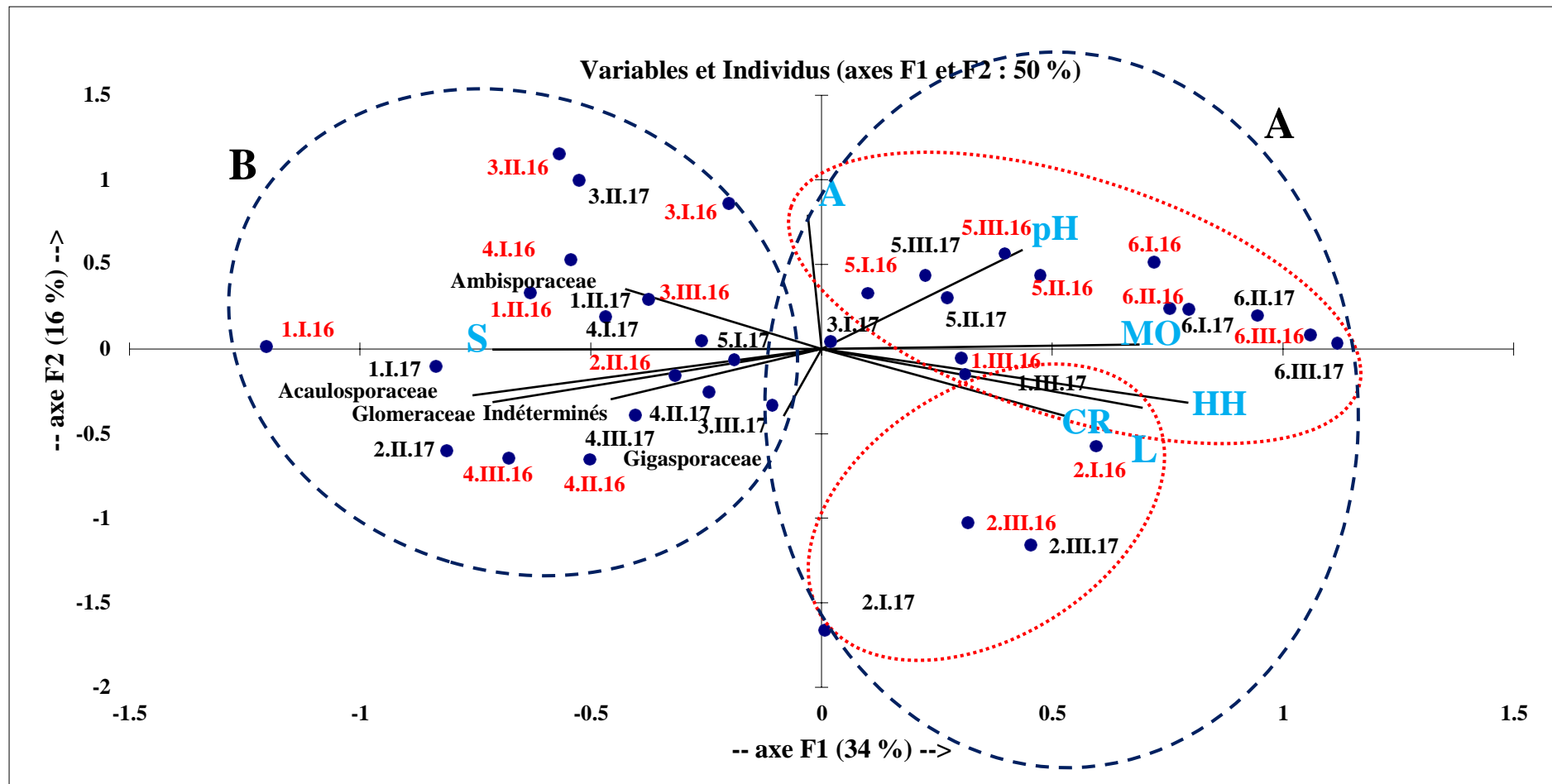
Le plan ½ de l'ACP montre 50% de l'inertie totale, avec 34% pour l'axe 1 et 16% pour l'axe 2. Il y a lieu de noter la présence de deux groupes distincts (Figure 38). Les sujets étudiés sont répartis en fonction de leurs âges, leurs densités en spores et surtout leurs caractéristiques édaphiques. Selon l'axe 1, les sujets âgés se distinguent des sujets jeunes, par des différences de paramètres édaphiques, mais aussi des densités des genres fongiques. Le groupe A renferme les sujets âgés échantillonnés en 2016 et 2017 et le sujet HD3, ainsi que quelques niveaux des sujets HD1 et HD2 des deux années 2016 et 2017, dont les sols sont caractérisés par une présence plus importante des argiles et des limons, ainsi que des capacités de rétention, des humidités hygroscopiques, des pH et des taux en matière organique plus conséquents. La densité sporale des individus au sein de ce groupe est faible. Le groupe B, quant à lui, renferme des sujets jeunes (HD4 et le reste des niveaux des sujets HD1 et HD2) de l'année 2016 et 2017, dont les sols présentent des teneurs importantes en sables totaux. Ces sols sont caractérisés aussi par une densité élevée en genres fongiques.

**Tableau 13.** Matrice de corrélation entre les différentes variables (AMF et paramètres édaphiques) de dayate Sâadi (Hassi Delâa).

	A	L	S	pH	MO	HH	Acaulosporaceae	Glomeraceae
A	1							
L	ns	1						
S	ns	<b>-0,93</b>	1					
pH	<b>0,54</b>	ns	ns	1				
MO	ns	<b>0,38</b>	<b>-0,43</b>	<b>0,37</b>	1			
HH	ns	<b>0,49</b>	<b>-0,43</b>	<b>0,35</b>	<b>0,63</b>	1		
CR	ns	ns	ns	ns	<b>0,39</b>	<b>0,75</b>		
Acaulosporaceae	ns	<b>-0,40</b>	<b>0,44</b>	ns	<b>-0,41</b>	<b>-0,34</b>	1	
Glomeraceae	ns	<b>-0,36</b>	<b>0,39</b>	ns	ns	<b>-0,37</b>	<b>0,82</b>	1
Ambisporaceae	ns	ns	ns	ns	ns	<b>-0,51</b>	ns	<b>0,38</b>
Gigasporaceae	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Indéterminés	ns	ns	ns	ns	ns	ns	<b>0,52</b>	<b>0,40</b>

*En gras, valeurs significatives au seuil  $\alpha=0,05$  (test bilatéral).*

A : Argiles, L : Limons, S : Sables, pH : potentiel hydrogène, MO : teneur en matière organique, HH : Humidité hygroscopique, CR : Capacité de rétention en eau, ns : non significatif.



**Figure 38.** ACP de la répartition des familles de Glomeromycota isolées des sols sous pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi en fonction des paramètres édaphiques et des niveaux d'échantillonnage (2016 - 2017).

**A** : Argiles, **L** : Limons, **S** : Sables, **pH** : potentiel hydrogène, **MO** : teneur en matière organique, **HH** : Humidité hygroscopique, **CR** : Capacité de rétention en eau.

Le nombre de spores d'AMF recensées chez les sujets âgés à canopée dense et fermée est faible, par rapport aux sujets jeunes à canopée claire et ouverte. Ingleby et *al.* (1997) ont suggéré que les canopées ouvertes peuvent entraîner des conditions plus chaudes et plus sèches à la surface du sol, ce qui peut stimuler la production de spores en raison du stress des plantes. De plus, les sols des sujets âgés sont compactés et contiennent plus d'argiles et d'après Alvarez-Sanchez et *al.* (2017), ces conditions ne permettent pas une bonne croissance et développement du mycélium fongique, ce qui peut refléter le faible nombre de spores AMF. Dubey et *al.* (2008) expliquent aussi que l'argile a la capacité de retenir de l'eau, donc l'humidité reste plus longtemps dans le sol, ce qui pourrait affecter négativement la sporulation de ces champignons. Cependant, un nombre élevé de spores a été noté chez les sujets plus jeunes présents au milieu des nebkhas à *Zizyphus lotus*. Ces dernières sont des monticules, composés de sédiments transportés par le vent à l'intérieur ou autour des couverts arbustifs (Yue et *al.*, 2005), souvent très répandus dans les zones arides et semi-arides. Elles jouent un rôle important dans la stabilisation de l'environnement écologique dans ces régions (Du et *al.*, 2010). Leur présence peut non seulement piéger les sédiments, mais maintenir et enrichir la biodiversité (végétale, fongique et faunistique) (plus de nutriments et de litière et d'eau, un meilleur abri, des températures plus douces et plus stables, humidité élevée) dans les zones arides et empêchent l'écosystème de se dégrader davantage. Lorsque les nebkhas sont dégradés, la dégradation des écosystèmes est accélérée (Du et *al.*, 2010). La caractéristique majeure des sols de ces formations est la texture plus grossière et dont la teneur en éléments fins (argiles et limons fins) est faible (Pouget, 1980). Ces dépôts éoliens constituent des îlots de fertilité, qui peuvent améliorer les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sols, par l'augmentation de la teneur en matière organique et l'amélioration de l'infiltration de l'eau dans le sol (Garner et Steinberger, 1989), en favorisant la sporulation des champignons.

La densité de la communauté endomycorhizienne est probablement influencée par les facteurs climatiques de la région d'étude, qui diffère selon les deux années d'échantillonnage. Les précipitations sont très faibles pour les deux périodes d'échantillonnage : 1,7 mm en avril 2016 et 16 mm en avril 2017 ; les températures minimales et maximales sont plus élevées en avril 2016 (12,5°C-27,7°C) qu'en avril 2017 (10,2°C-25,4°C), avec une différence de 2°C. Sun et *al.* (2013) expliquent que les températures et les précipitations pourraient modifier la composition et l'abondance des communautés AMF, en modifiant la production relative des spores. Cela est confirmé par Moreira et *al.* (2006), qui ont constaté dans leur étude que par temps frais et sec, la croissance des hyphes extra-radicaux était meilleure et la sporulation était relativement élevée.

Lors des deux printemps 2016 et 2017, les Acaulosporaceae constituent la famille la plus abondante dans les deux sites d'échantillonnage, suivie par la famille des Glomeraceae. La prédominance de ces deux familles pourrait être liée à leurs caractéristiques sporogènes. Leurs

espèces produisent un grand nombre de spores de petite taille, qui sont faciles à distribuer en peu de temps (Hepper, 1984), plus que les autres genres, tels *Gigaspora* et *Scutellospora*. Par ailleurs, leur occurrence prédominante a confirmé leur résistance et adaptabilité remarquable à l'environnement écologique de nos sites d'échantillonnage. Cette prédominance a confirmé leur distribution mondiale et leur forte adaptation à une large gamme de conditions physiques, chimiques, biologiques et environnementales du sol (Stahl et Christensen, 1982). Une variabilité interannuelle a été observée entre les abondances ; il est à noter que la communauté sporale est significativement plus élevée en 2017, par rapport à 2016 pour tous les sujets échantillonnés à dayate El Gouffa, comparativement à dayate Sâadi. Une telle variation pourrait être attribuée aussi aux propriétés physiques et chimiques des sols des zones arides et semi-arides (Anderson et al., 1984), aux fluctuations du microclimat (Koske, 1987), ainsi qu'au processus de formation des spores et à la détérioration de la germination de ses structures (Smith, 1980).

Les résultats de distribution de spores AMF dans la rhizosphère de *Pistacia atlantica* sont distincts de ceux rapportés précédemment et qui ont noté que la plupart de ces structures ont été trouvées dans les couches superficielles des sols (profondeur 0-10 cm) (Abbott et Robson, 1991). En effet, ces couches sont généralement moins susceptibles d'être pauvres en oxygène (Schenk et Jackson, 2002) et les concentrations de nutriments y sont souvent plus élevées (Jobbagy et Jackson, 2001). En général, la faible disponibilité en oxygène et en nutriments du sol peuvent avoir un impact sur la croissance des communautés des AMF, car leur manque inhibe la production et la libération des spores (Oehl et al., 2005 ; Verbruggen et al., 2010 ; Zaller et al., 2011). Dans notre étude, la densité sporale a changé avec le gradient de profondeur et les populations de spores ont montré des tendances décroissantes chez les sujets âgés. Ce résultat va dans le même sens que les travaux de Bellgrad (1993), Lovera et Cuenca (2007), Shukla et al. (2013) et Wang et al. (2018), qui montrent que les spores AMF sont concentrées dans les premiers centimètres de sol et diminuent considérablement dans les couches les plus profondes. La réduction du nombre de spores avec l'augmentation de la profondeur pourrait être expliquée aussi par le faible nombre de racelles dans les couches profondes (Cuenca et Lovera, 2010).

Cependant, le comportement du sujet 2 en 2017 de dayate El Gouffa pourrait être expliqué par une néoformation de racines fines dans les niveaux plus profonds, qui constituent une nouvelle niche écologique pour les interactions fongiques. Certains chercheurs expliquent que les propriétés microbiennes diminuent généralement de la surface aux couches profondes du sol pour tous les types de végétation (Will et al., 2010 ; Eilers et al., 2012 ; Schnecker et al., 2015). La diminution substantielle des teneurs en carbone et les biomasses racinaires avec l'augmentation de la profondeur, peut refléter la limitation énergétique des communautés microbiennes dans les couches profondes du sol (Fontaine et al., 2007 ; Eilers et al., 2012). En parallèle, les résultats

notés chez les sujets jeunes contredit l'opinion largement répandue selon laquelle, la production de spores est concentrée près de la surface du sol. La communauté sporale a montré des tendances croissantes tout au long des profils.

Les sols de ces individus sont riches en sables et limons totaux ; ils sont donc meubles, poreux, aérés et donc moins rétenteurs en eau. Cela a fourni suffisamment de conditions pour la sporulation fongique, comme il a été expliqué par Shukla *et al.* (2013) dans leur étude. Le système racinaire de ces sujets est enterré sous les nebkhas et concentré dans les deux premiers niveaux considérés (0-40 cm). Ce type est appelé superficiel, il est caractérisé par la concentration du système racinaire dans les 50 premiers centimètres du sol ; les racines sont longues et très ramifiées, comme cela a été constaté par Limane *et al.* (2014). Ces biomasses racinaires diminuent ensuite avec la profondeur. Mais, comme les racines mycorhizées s'étendent profondément dans le sol, ces structures peuvent également être trouvées à de telles profondeurs. Notre résultat rejoint ceux de Wang (1992) et Wang *et al.* (2018), qui confirment que la communauté fongique pourrait être affectée par la morphologie et la distribution des racines des plantes. La production de spores pourrait être associée à une plus grande présence de racines fines dans des couches plus profondes du sol. Les AMF dépendent entièrement du carbone hôte ; par conséquent, il n'est pas surprenant que la distribution des spores soit associée à la distribution des racines fines à travers le profil de sol (Becerra, 2014). Au fur et à mesure de l'augmentation de la profondeur du sol, des différences dans les paramètres édaphiques ont été retrouvées. Ces différences ont affecté probablement le nombre de spores d'AMF, comme cela a été rapporté chez d'autres espèces végétales (Verma *et al.*, 2010). En effet, les caractéristiques édaphiques influencent de façon significative la sporulation et la distribution des spores fongiques.

Les figures 35 et 38 montrent que les sols des pistachiers âgés des deux dayas (2016 et 2017) s'isolent. La capacité de rétention et l'humidité hygroscopique y sont élevées ; on y retrouve une abondance de la fraction argileuse. Ces taux plus importants en argiles augmentent la compaction du sol ; les racines fines se localisent ainsi dans le premier niveau. Ces racines ont la faculté de s'associer aux champignons endomycorhizogènes et de sporuler beaucoup plus dans les premiers centimètres du sol (0-20). De Paul et Bailly (2005) ont expliqué que dans un sol compacté, la disponibilité de l'oxygène et de l'eau est réduite, avec une augmentation des contraintes de leurs circulations. La dureté des couches compactées limite énormément l'expansion des racines ; ce qui se traduit par un faible développement de ces dernières et donc une mauvaise absorption des éléments nutritifs, une réduction de l'activité racinaire et des microorganismes associés (Herbaults *et al.*, 1998), ainsi qu'une perturbation de la mise en place ou du bon fonctionnement des mycorhizes (Godefroid et Koedam, 2003). Cette communauté semble avoir été fortement influencée par les taux d'argiles présents dans les sols de ces individus. Cela

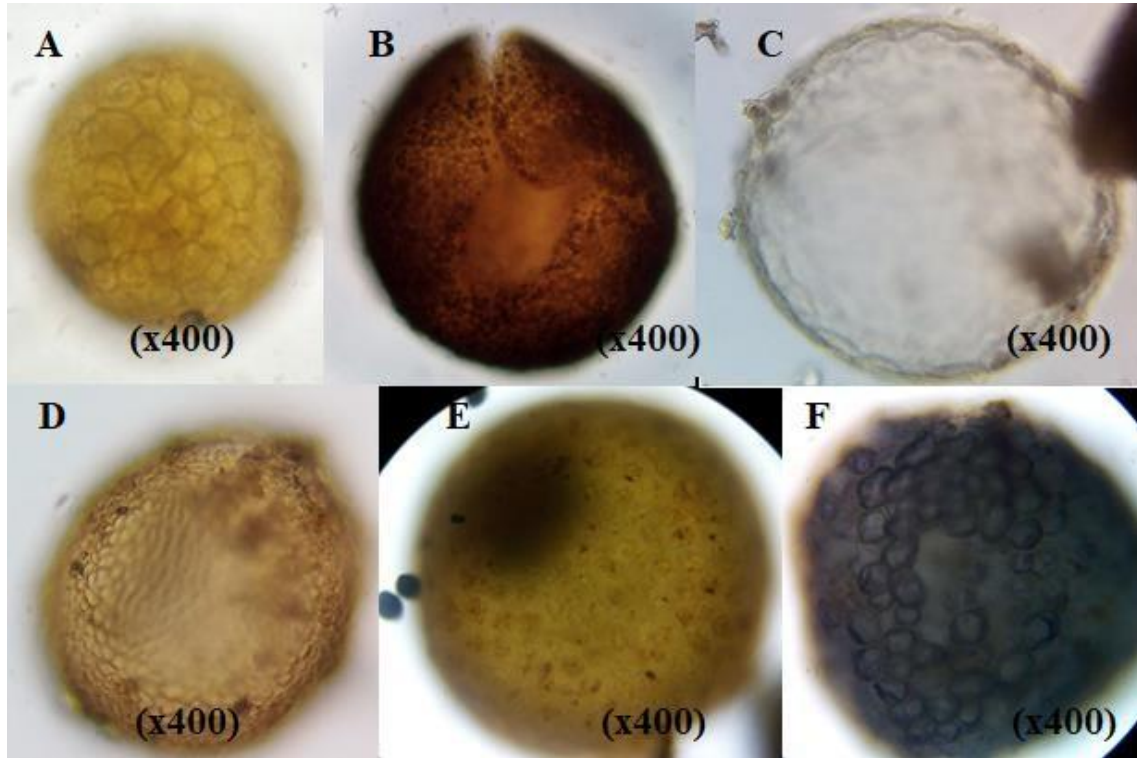
pourrait expliquer l'interaction négative des argiles avec la communauté endomycorhizienne et plus exactement avec la famille des Acaulosporaceae. Cette communauté réagit à une gamme de facteurs environnementaux, en particulier le pH (Helgason et Fitter, 2009 ; Dumbrell et *al.*, 2010). Il a été démontré dans plusieurs études que ce dernier est un facteur important influençant la composition des espèces d'AMF, dont certaines espèces prédominent dans les sols alcalins et neutres, tandis que d'autres sporuleraient plus abondamment dans les sols acides (Oehl et *al.*, 2010 ; Bainard et *al.*, 2014).

Pour les sujets jeunes (2016) de dayate El Gouffa et le sujet 2 de dayate Sâadi, la richesse des sols en limons a permis une pénétration profonde de leurs racines, la rétention de l'eau et l'augmentation du taux d'humidité dans ces sols. Ceci favorise un accroissement racinaire, suite à l'exploitation de l'eau retenue et une vie microbienne et des conditions optimales de sporulation de la majorité des champignons, comme il a été décrit par Davet (1995) et Brady et Weil (1996). De plus, cette eau retenue par les particules du sol est essentielle aux processus reproductifs et métaboliques des spores des AMF (Torrecillas et *al.*, 2014). Cela pourrait confirmer la plupart des corrélations positives entre les Glomeromycota recensés et l'humidité hygroscopique et la capacité de rétention. Cependant en 2017, l'augmentation des teneurs en sables dans les sols des sujets jeunes de dayate El Gouffa et la majorité des sujets jeunes de dayate Sâadi a réduit l'entassement des sols et a facilité le développement racinaire. Ceci concorde avec les résultats de Limane et *al.* (2014) et Boubrima (2014), qui expliquent que les caractéristiques édaphiques des sols sous-jacents influencent considérablement l'architecture racinaire du pistachier de l'Atlas et les teneurs plus élevée en sables diminuent le compactage et l'impédance mécanique du sol et facilitent ainsi l'infiltration et le développement des racines superficielles et profondes et les racines fines. Ces conditions ont favorisé une meilleure sporulation des Glomeromycota en 2017. Nos résultats sont confirmés par ceux de Zhao et *al.* (2017) et Torrecillas et *al.* (2014). Ces chercheurs ont souligné l'importance potentielle de la texture du sol en tant que moteur de la sporulation et de la distribution des communautés de AMF, dans les sols des régions semi-arides. Les champignons endomycorhizogènes sont des organismes aérobies et la faible teneur en argiles a fourni une meilleure aération, ce qui a été avantageux pour la croissance des racines des plantes et la décomposition de l'humus du sol, entraînant également une propagation fongique accélérée (Torrecillas et *al.*, 2014).

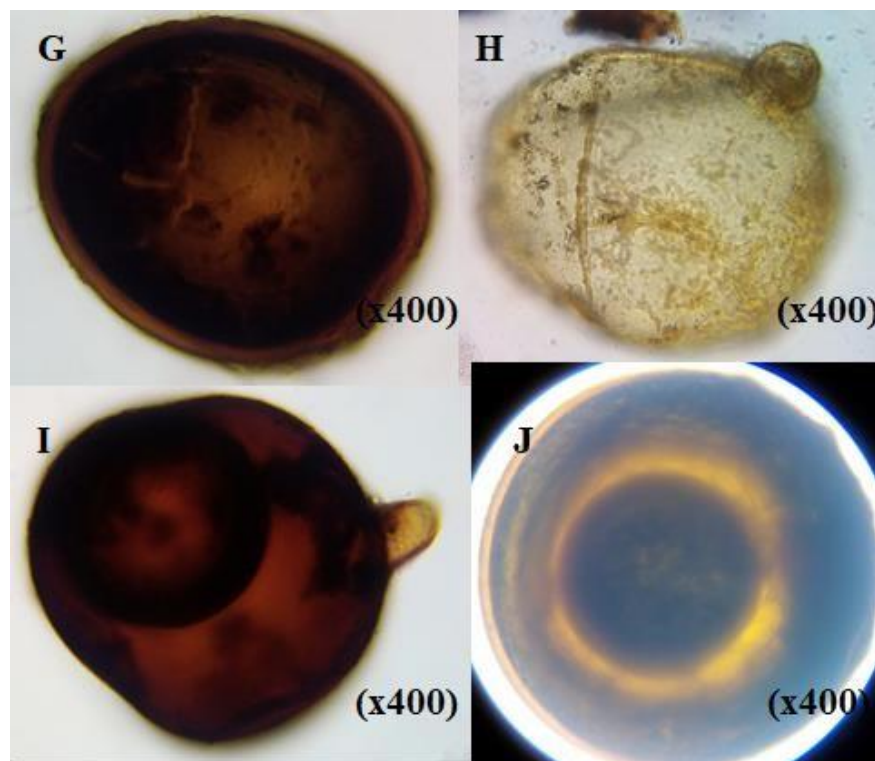
#### **4.6. Richesse générique et diversité en Glomeromycota**

Un total de 214 morphotypes a été dénombré (156 espèces à dayate El Gouffa et 190 espèces à dayate Sâadi), répartie en 5 genres, *Acaulospora* (34 morphotypes, 15,8%) (Figure 39), *Ambispora* (5 morphotypes, 2,3%), *Gigaspora* (3 morphotypes, 1,3%) (Figure 40), *Scutellospora* (3 morphotypes, 1,3%) (Figure 40), *Glomus* (160 morphotypes, 74,7%) (Figure 41)

et quelques genres indéterminés (10 morphotypes, 4,6%) (Figure 42) et distribués en 4 familles. La diversité est élevée et pratiquement différente entre les deux sites d'échantillonnage. Le genre *Acaulospora* présente un pic de deux espèces co-dominantes (*Acaulospora* sp 2 et *Acaulospora* sp 5).



**Figure 39.** Quelques morphotypes de la famille des Acaulosporaceae (A-F) isolés à partir des sols sous pistachier de l'Atlas observés sous microscope optique.



**Figure 40.** Quelques morphotypes de la famille des Gigasporaceae (G-J) isolés à partir des sols sous pistachier de l'Atlas observés sous microscope optique.

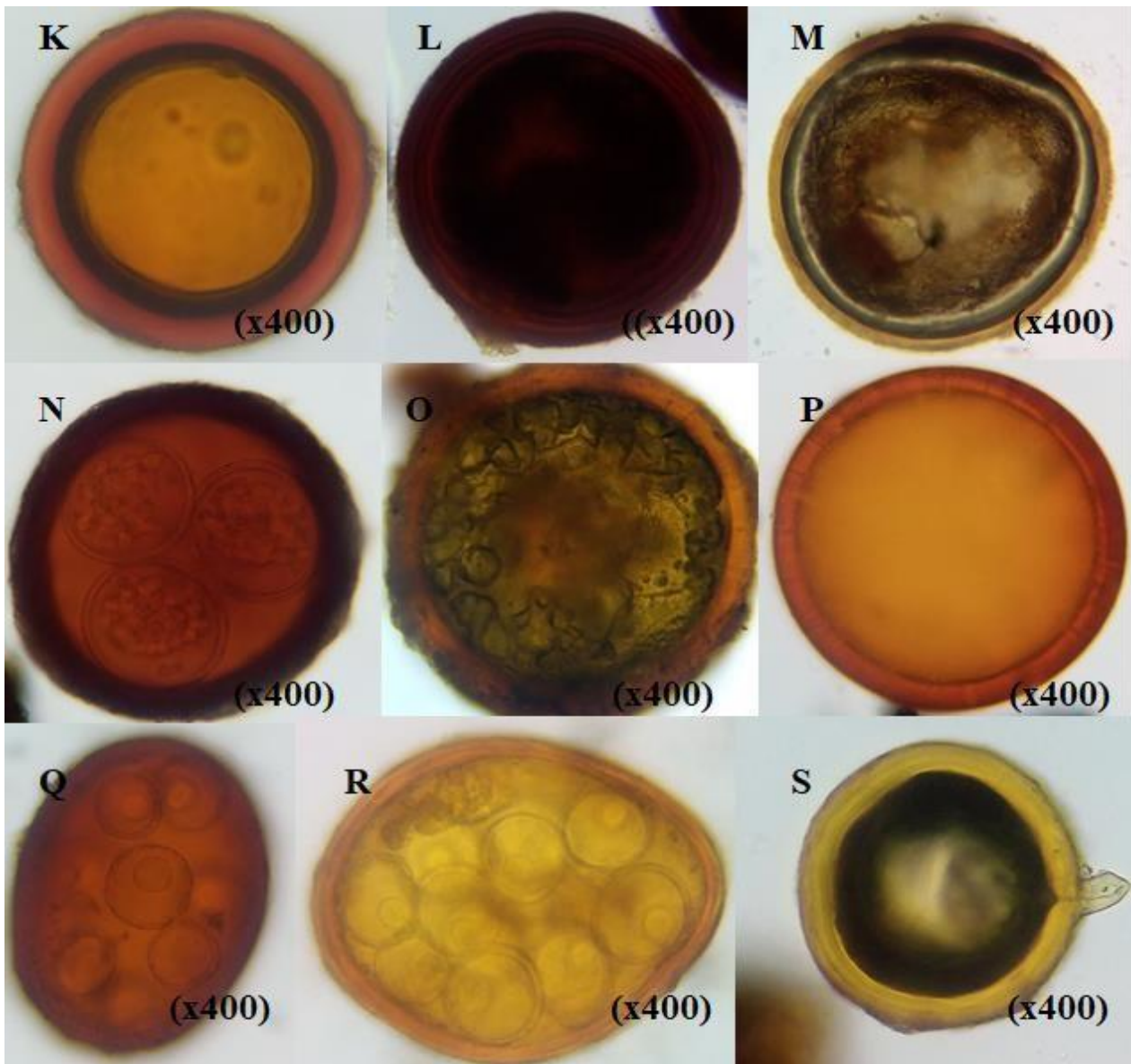


Figure 41. Quelques morphotypes des Glomeraceae (K-S) isolés à partir des sols sous pistachier de l'Atlas observés sous microscope optique.

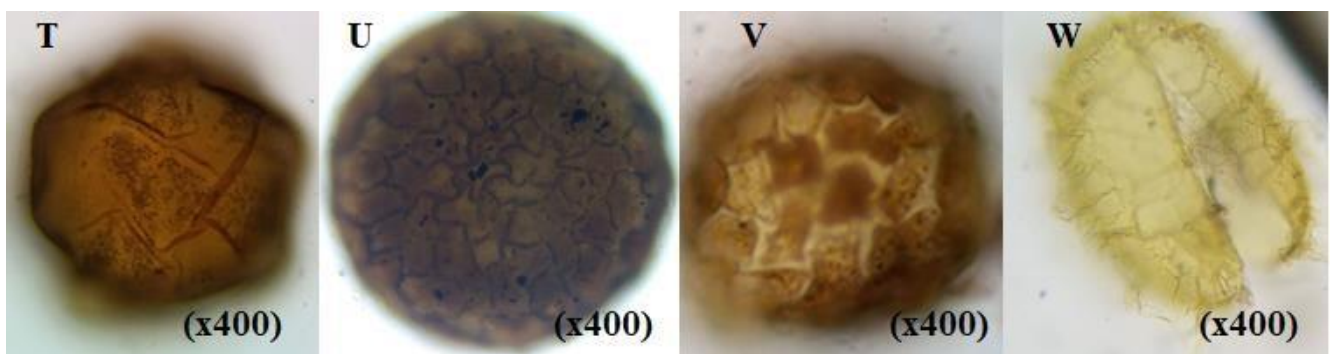


Figure 42. Quelques morphotypes Indéterminés (T-W) isolés à partir des sols sous pistachier de l'Atlas observés sous microscope optique.

La richesse la plus élevée a été trouvée à dayate Sâadi. La faible richesse retrouvée à dayate El Gouffa est surprenante, compte tenu de son éloignement de toute contrainte anthropique. Ce qui n'est pas le cas de dayate Sâadi Les indices de diversité de Shannon H' sont moyens à élevés et varient de 2,68 (en 2016) à 2,85 (en 2017) à dayate El Gouffa et de 3,14 (2016) à 3,31 (en 2017) à dayate Sâadi. Les valeurs d'équitabilité de Piélou sont également faibles et varient de 0,32 (en 2016) à 0,31 (en 2017) dans la première daya et de 0,35 (en 2016) à 0,38 (en 2017) dans la deuxième daya. Des valeurs faibles sont notées dans les deux days durant les deux ans d'échantillonnage et tendent vers 0. Le quotient global de similarité de Sørensen entre les deux années d'échantillonnage est élevé à dayate El Gouffa et moyen à dayate Sâadi. Cependant, sa valeur est très élevée entre ces deux sites étudiés (Tableau 14).

**Tableau 14.** Richesse spécifique et indice de diversité des spores de Glomeromycota des sols de dayate El Gouffa et dayate Sâadi durant des deux années d'échantillonnage (2016 et 2017).

Indices écologiques Daya /Année	Richesse spécifique	H' (Shannon)	P (Piélou)	S (Sørensen) Interannuel	S (Sørensen) Inter-dayas
Dayate El Gouffa 2016	102	2,68	0,32	0,80	0,85
Dayate El Gouffa 2017	148	2,85	0,31		
Dayate Sâadi 2016	124	3,14	0,35	0,69	
Dayate Sâadi 2017	167	3,31	0,38		

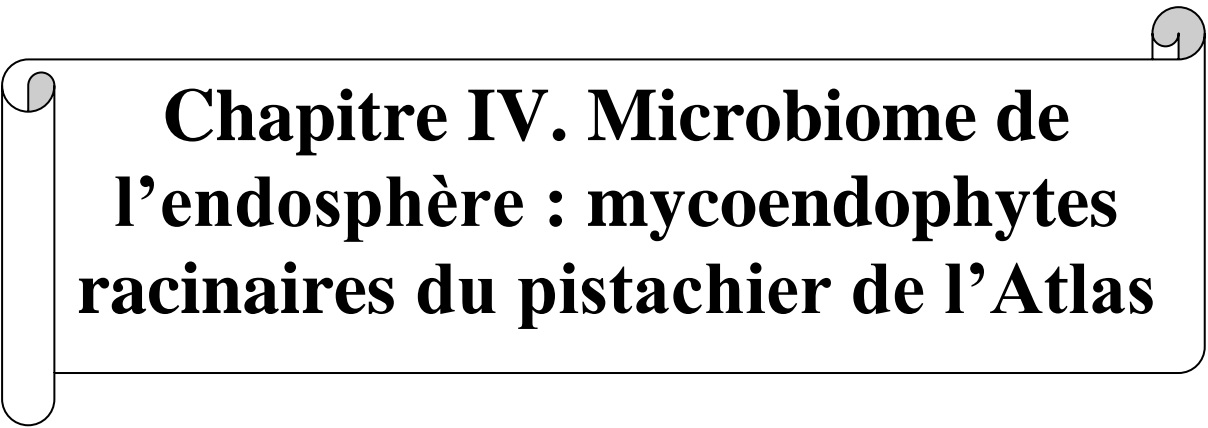
Notre résultat confirme que les days à pistachier de l'Atlas des zones arides d'Algérie constituent des points chauds de diversité fongique. Elles ont la plus grande richesse en espèces AMF (63,31% de la richesse connue dans le monde), prouvant l'importance de ce biome pour la conservation des microorganismes du sol. La diversité enregistrée dans notre étude est supérieure même à celle obtenue par Maia et *al.* (2020), qui ont recensé 192 espèces (environ 60% de la richesse mondiale) dans les plus grands biomes du Brésil. Selon Bonfim et *al.* (2013), Leal et *al.* (2013), De Pontes et *al.* (2017b) et Marinho et *al.* (2019), la plupart des espèces ont été enregistrées dans des zones non perturbées. Maia et *al.* (2020) ont expliqué ce résultat par le fait que le nombre d'études réalisées en zone non perturbée était supérieur à celui des zones perturbées. Cependant, ce résultat contredit ce que nous avons noté dans notre investigation. La mycodiversité recensée dans ce travail est beaucoup plus importante comparée à celle rapportée dans les déserts aux États-Unis et en Namibie et dans une savane aride du sud-ouest de la Chine, respectivement par Stutz et *al.* (2000) et Li et *al.* (2007). Les indices de diversité Shannon-Wiener et d'équitabilité se sont révélés être les plus élevés à dayate Sâadi. Cela confirme

que cette daya est un habitat important pour un mycobiote AMF diversifié. La distribution des Glomeromycota dans cette daya est plus uniforme que celle de daya El Gouffa, qui est pourtant la moins perturbée. Cofré et *al.* (2017) suggèrent que le labour et les activités culturales modifient les conditions du sol et pourraient influencer la présence de taxons fongiques AMF. Ce résultat est en accord avec des travaux antérieurs de Oehl et *al.* (2003) et Hijri et *al.* (2006), qui ont montré que la diversité des AMF n'est pas toujours faible dans les sols arables, tel que rapporté par Daniell et *al.* (2001). Li et *al.* (2007) suggèrent que les espèces AMF dans un milieu perturbé sont plus susceptibles d'être des espèces fortement sporulantes, tandis que les espèces dans un milieu plus au moins conservé sont probablement des espèces moins sporulantes. Hamel (1996) a émis l'hypothèse que les sols labourés favoriseraient très probablement la prolifération d'espèces de Glomeromycota résistantes et moins sensibles aux perturbations anthropiques.

Quant aux valeurs d'équitabilité, les valeurs obtenues sont faibles, ce qui s'explique par la dominance d'un seul genre (*Acaulospora*). Les deux dayas ont 147 espèces en commun, formant un groupe de forte similarité (85%). Ce quotient élevé explique l'existence d'une très forte similitude en composition des Glomeromycota. Ceci pourrait s'expliquer par la présence des deux stations échantillonnées dans le même habitat, partageant des caractéristiques écologiques qui se rapprochent et qui ont permis la dispersion des taxons et ont probablement contribué au nombre élevé d'espèces partagées entre ces deux sites. Les communautés de Glomeromycota sont plus influencées par les facteurs spécifiques de l'habitat que par les préférences de l'hôte (Li et *al.*, 2007 ; Grilli et *al.*, 2012), à savoir, les caractéristiques environnementales (climatiques et édaphiques) qui influencent la distribution de ces espèces (Da Silva et *al.*, 2017b). L'environnement abiotique joue un rôle clé dans l'abondance et la distribution des Glomeromycota, mais d'autres facteurs doivent également être pris en compte (Pereira et *al.*, 2019). Les dayas sont probablement un facteur structurant important des communautés de Glomeromycota, affectant non seulement l'identité mais aussi l'abondance des espèces. La richesse en AMF peut même varier considérablement entre les individus d'une même espèce végétale (Lekberg et Waller, 2016). Cependant, neuf espèces sont présentes exclusivement dans les sols de daya El Gouffa et 47 espèces à daya Sâadi, suggérant leur affinité avec les conditions spécifiques de chaque site, plus ou moins stressantes pour toutes les autres espèces de Glomeromycota. Le quotient de similarité de Sorensen interannuel est élevé à daya El Gouffa (0,80), comparativement à celui de daya Sâadi (0,69). Ces résultats sont prévisibles, compte tenu des légères différences de conditions édapho-climatiques enregistrées en 2017. Nous supposons que les dayas devraient avoir plus de communautés intéressantes de Glomeromycota associées au pistachier de l'Atlas. Leur répartition peut être affectée par plusieurs facteurs spatiaux, édaphiques, climatiques (Oehl et *al.*, 2017 ; Da Silva et *al.*, 2017b ; Rodriguez-Echeverria et *al.*, 2017), la taille

de la zone d'étude et la connectivité entre les zones (Vannette et *al.*, 2016), le type de végétation (Engelmoer et Kiers 2015 ; Martínez-García et *al.*, 2015) et les pratiques d'utilisation des terres (Moora et *al.*, 2014).

Les Glomeraceae ont été enregistrées sous tous les pistachiers de l'Atlas des deux dayas échantillonnées. Notre résultat est confirmé par les travaux de Lumini et *al.* (2010), Oehl et *al.* (2010) et Brearley et *al.* (2016). Cette famille est fréquemment signalée comme une famille dominante, en terme de richesse en genres et en espèces dans les inventaires mondiaux de la diversité des Glomeromycota (Öpik et *al.*, 2013), comme les écosystèmes semi-arides (Carballar-Hernández et *al.*, 2013 ; Bai et *al.*, 2013 ; Chaudhary et *al.*, 2014 ; Souza et *al.*, 2016), les forêts humides, les forêts tropicales et les savanes (Tchabi et *al.*, 2008 ; De Pontes et *al.*, 2017b), les forêts tempérées (Moora et *al.*, 2014), les sols cultivés (Oehl et *al.*, 2017 ; Baltruschat et *al.*, 2019) et les prairies semi-naturelles (Oehl et *al.*, 2017). Dans plusieurs études, les Acaulosporaceae sont la deuxième famille la mieux représentée, en nombre d'espèces (Öpik et *al.*, 2010 ; Marinho et *al.*, 2018). Cette famille est également très commune dans tous les biomes. Cela suggère que les taxons de cette famille ont une large plage de tolérance à diverses conditions environnementales, correspondant à leur stratégie de vie souvent saisonnière, caractérisée comme tolérante au stress, par exemple contre plusieurs mois de sécheresse (Chagnon et *al.*, 2013). *Acaulospora* et *Glomus* ont le plus grand nombre d'espèces décrites et étaient souvent les genres les plus abondants dans plusieurs biomes (Marinho et *al.*, 2018 ; Pagano et Lugo, 2019 ; Tchabi et *al.*, 2008). Ce résultat va dans le même sens que nos conclusions qui confirment la prévalence de ces deux genres. Parmi les espèces signalées dans cette étude, deux espèces du genre *Acaulospora* sont présentes en abondance, ce qui montre leur large distribution. Les Acaulosporaceae sont géographiquement répandus et certains ont été signalés comme étant les plus abondants et les plus fréquents dans plusieurs biomes des continents américain et africain, à la fois naturels et anthropisés. Apparemment, ils ne sont pas fortement affectés par les perturbations du sol, du moins dans les climats plus chauds (Picone et *al.*, 2000 ; Lovelock et *al.*, 2003 ; Tchabi et *al.*, 2008 ; Souza et *al.*, 2010). Ils ont été signalés dans de nombreux écosystèmes, ce qui indique leur capacité et leur résilience à se développer dans différentes conditions environnementales (Chaudhary et *al.*, 2014 ; Guadarrama et *al.*, 2014 ; Soteris et *al.*, 2015 ; Chaudhary et *al.*, 2017).



**Chapitre IV. Microbiome de  
l'endosphère : mycoendophytes  
racinaires du pistachier de l'Atlas**

## 1. Introduction

Les plantes supérieures existent rarement en tant qu'entités uniques. Au contraire, ils se présentent comme des habitats complexes et spatio-temporellement diversifiés, leurs tissus servant de niches qui hébergent un assemblage de microsymbiotes riches en espèces (Luke et *al.*, 2020). Les champignons sont une partie majeure et significative de cet assemblage qui peut se produire à la surface ou dans les tissus des feuilles, des brindilles, des tiges, des racines et même des fleurs, des fruits et des graines (Verma et *al.*, 2007 ; Grünig et *al.*, 2008). Les champignons endophytes, ci-après appelés mycoendophytes, sont des mycosymbiotes qui colonisent les tissus internes des végétaux vivants (Gupta et *al.*, 2019). Ce sont des microorganismes qui résident asymptomatiquement dans les tissus végétaux, sous la couche de cellules épidermiques, où ils colonisent les tissus sains et vivants via des infections quiescentes (Jia et *al.*, 2016). Bien qu'il ait été démontré que certains colonisent les tissus racinaires, les endophytes habitent généralement les tissus végétaux aériens (Sridhar, 2012), un caractère qui les distingue des symbiotes mycorhiziens, qui sont des colonisateurs stricts des racines. De plus, les associations de mycoendophytes diffèrent des mycorhizes principalement par l'absence d'une interface localisée d'hyphes spécialisés, l'absence de développement synchronisé des plantes et des champignons et le manque de bénéfices pour les plantes du transfert de nutriments, les trois caractéristiques spécifiques des champignons mycorhizogènes (Brundrett, 2006).

Les mycoendophytes sont des biotrophes facultatifs et peuvent donc boucler leur cycle de vie en dehors de leur hôte (Petrini, 1996). Ils sont bénéfiques pour les plantes hôtes en conférant des avantages de fitness qui incluent, mais sans s'y limiter : la promotion de la croissance et de la production des plantes (Jaber et Enkerli, 2017 ; Yuan et *al.*, 2019), meilleure résistance aux herbivores (Estrada et *al.*, 2013), tolérance accrue au stress biotique (Khare et *al.*, 2018), accumulation accrue de métabolites secondaires (Yuan et *al.*, 2019) conférant une tolérance aux stress biotiques et abiotiques (Sabra et *al.*, 2018) et la production des phytohormones, qui occupent une place prépondérante dans les interactions plantes-mycoendophytes (Lubna et *al.*, 2018 ; Rozpadek et *al.*, 2018) et qui fonctionnent comme des molécules de signal, qui facilitent la diapasonie de l'endophyte de l'hôte (Xu et *al.*, 2018a). En retour, la plante hôte fournit un sanctuaire protecteur pour ces microorganismes dans les tissus végétaux, dans lesquels ils peuvent se développer et se reproduire, mais sans compromettre les propres ressources de croissance de la plante (Khan et *al.*, 2015).

## 2. Synthèse bibliographique

### 2.1. Introduction

Les plantes sont un réservoir d'un grand nombre de ces microorganismes appelés endophytes (Bacon et White, 2000). De Bary (1866) a introduit à l'origine le mot "endophyte" pour distinguer les champignons résidant dans le tissu hôte des épiphytes. L'étymologie de ce mot provient du grec ancien : endo "dans", phyte "végétal", littéralement "à l'intérieur d'un végétal" (Wilson, 1995). Il existe diverses manières de définir le mot "endophytes", mais la définition la plus acceptée a été donnée par Stone et *al.* (2000), qui les définit comme des organismes dont « les infections sont discrètes, les tissus de l'hôte infectés sont au moins transitoires asymptomatiques et la colonisation microbienne peut être démontrée comme étant interne ».

Les chercheurs ont utilisé cette définition pour décrire les endophytes fongiques et bactériens (Stone et *al.*, 2000). Les archives fossiles ont soutenu les relations symbiotiques des plantes avec les champignons endophytes et mycorhizogènes pendant plus de 400 millions d'années, lorsque les plantes colonisaient la terre, jouant ainsi un rôle crucial dans l'évolution de la vie sur terre (Krings et *al.*, 2007).

Les mycoendophytes constituent un groupe polyphylétique très diversifié et ils sont qualifiés d'omniprésents (Stone et *al.*, 2000). Ils sont principalement constitué d'espèces appartenant au phylum des Ascomycota (Redecker et *al.*, 2000). Plus de 100 ans de recherche suggèrent que la plupart des plantes des écosystèmes naturels semblent établir des relations avec des mycoendophytes (Petrini, 1986). La nature des relations entre les mycoendophytes et la plante hôte est complexe (Owen et Hundley, 2004). Ces relations vont du mutualisme à la phytopathogénèse latente (Azevedo et *al.*, 2000). Ils infectent les tissus végétaux sains pendant presque tout leur cycle de vie, sans aucun symptôme et ne deviennent parasites que lorsque leur hôte est stressé (Firakova et *al.*, 2007). Des études récentes ont révélé l'ubiquité de ces champignons, avec une estimation d'au moins 1,5 million d'espèces de mycoendophytes résidant dans les plantes et une moyenne d'environ 50 espèces d'endophytes par espèce de plante (Fernandes et *al.*, 2009). À ce jour, seules environ 80 000 à 100 000 espèces fongiques ont été décrites (Kirk, 2008), sur une estimation prudente de 5,1 millions (Blackwell, 2011). Cependant, le nombre d'espèces fongiques peut varier en raison de la disponibilité d'outils et de techniques modernes d'identification (Desale, 2016).

Contrairement à la rhizosphère et au rhizoplan, les endosphères abritent des communautés microbiennes très spécifiques. La communauté endophyte racinaire peut être très distincte de celle

de la communauté du sol adjacent. En général, la diversité de la communauté endophytique est inférieure à la diversité de la communauté microbienne épiphyte (Schlaeppli et *al.*, 2014). L'identité et la diversité du microbiome endophytique des tissus au-dessus et au-dessous du sol peuvent également différer au sein de la plante (Dastogeer et *al.*, 2017).

## **2.2. Biodiversité et distribution des mycoendophytes dans la nature**

La répartition géographique du biote est caractérisée par une distribution continue en fonction du gradient des traits. Les biodiversités à différents niveaux, y compris les espèces, la fonction et la phylogénèse, sont à la base de cette distribution continue (Violle et *al.*, 2014). Bien que l'on sache peu de choses sur les mécanismes de formation de la biodiversité dans un habitat géographique particulier, les souches fongiques interviennent dans de nombreux processus et peuvent jouer un rôle crucial dans leurs habitats (Vandenkoornhuysen et *al.*, 2002). Le tissu végétal forme un refuge de soutien spatial et temporel et un habitat naturel, pour divers microorganismes endophytes. D'après une estimation, il pourrait rester plus d'un million de souches de mycoendophytes à découvrir (Sun et Guo, 2012). Cependant, nos connaissances limitées de la diversité des mycoendophytes fait du ratio une estimation biaisée, car ces champignons prospèrent de manière omniprésente, tandis que les espèces rares et celles qui sont caractérisées comme non sporulantes, non cultivables ou aseptiques ne peuvent pas être examinées correctement, dans les tentatives actuelles d'isolement en laboratoire (Alvear-Daza et *al.*, 2021).

Les progrès récents dans les techniques moléculaires ont été utilisés avec succès pour détecter et identifier les espèces, la composition des communautés et la diversité des mycoendophytes. Ces technologies fournissent des méthodes plus précises d'identification fongique et d'hébergement des souches aseptiques *in situ*, que les tentatives d'isolement conventionnelles (Huang et *al.*, 2019). Plusieurs études ont démontré que les mycoendophytes colonisent une large gamme de plantes hôtes (Tan et Zou, 2000 ; Su et *al.*, 2010 ; Aly et *al.*, 2010 ; Albrechtsen et *al.*, 2010 ; Mohamed et *al.*, 2010 ; Sun et *al.*, 2011 ; Sun et Guo, 2012), ainsi ils sont répartis dans un large éventail d'habitats géographiques, comme les écosystèmes tropicaux, tempérés, de toundra arctique, les milieux alpins, aquatiques et même xériques (Tan et Zou, 2001 ; Stone et *al.*, 2004 ; Zhang et *al.*, 2006).

## **2.3. Processus d'infection des mycoendophytes**

Ce processus commence soit par la germination des spores présentes dans les tissus végétaux, suivie par la croissance des hyphes, ou est initiée par le contact entre la pointe hyphale de l'endophyte et les tissus végétaux vivants. Un aspect vital de l'interaction plante-mycoendophyte dans les premiers stades de l'infection et de la colonisation des tissus de l'hôte est

l'évasion ou l'assujettissement des réponses de résistance non spécifiques de l'hôte (Luke et *al.*, 2020). La défense de l'hôte doit être éludée soit en évitant son élicitation, soit en la supprimant. Grâce à des récepteurs de reconnaissance de formes localisés à la surface de leurs cellules (Liang et Zhou, 2018), les plantes reconnaissent des molécules conservées connues sous le nom de modèles moléculaires associés aux microbes (MAMP), caractéristiques de nombreux microorganismes (Newman et *al.*, 2013). La chitine est l'un de ces MAMP fongiques, qui est reconnu par un certain nombre de récepteurs végétaux bien caractérisés (Sanchez-Vallet et *al.*, 2015). Pour éviter le déclenchement des réponses immunitaires innées par la chitine, les mycoendophytes ont développé certains mécanismes, notamment : la désacétylation de la chitine pour former du chitosane, qui n'est pas reconnaissable par les récepteurs des plantes (Cord-Landwehr et *al.*, 2016) et le masquage de la chitine de la paroi cellulaire avec des effecteurs  $\alpha$ 1,3-glucanes ou protéiques (Sanchez-Vallet et *al.*, 2015).

Il existe des preuves scientifiques à l'appui des actions de la strigolactone dans la facilitation de l'infection par les mycoendophytes et de la colonisation des tissus vivants (Lopez-Raez et *al.*, 2017). Rozpadek et *al.* (2018) suggèrent que la strigolactone joue un rôle dans la suppression des mécanismes de défense des plantes, pour faciliter les interactions symbiotiques entre *Arabidopsis thaliana* et *Mucor* sp. Il a été constaté que la strigolactone agissait à cet égard en supprimant la production d'acide salicylique, lors de l'interaction plante-mycobionte (Rozpadek et *al.*, 2018). La signalisation transmembranaire médiée par le récepteur kinase de la plante joue un rôle prépondérant dans la capacité des plantes hôtes à différencier les mycoendophytes, en tant qu'intrus bénéfique plutôt qu'en tant qu'agent pathogène (Stracke et *al.*, 2002). Les récepteurs localisés à la surface des cellules, constitués principalement de kinases, servent de récepteurs de reconnaissance de formes, qui surveillent l'apoplaste, à la recherche de modèles moléculaires immunogènes dérivés de microbes ou de plantes, qui sont spécifiquement libérés lors d'une infection potentielle par un agent pathogène. La perception de ces schémas immunogènes déclenche la signalisation et les réponses immunitaires innées de l'hôte (Tang et *al.*, 2017). De plus, les kinases cytoplasmiques de type récepteur agissent en présence de récepteurs de reconnaissance de formes, pour médier la signalisation immunitaire, qui comprend les rafales intracellulaires d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) et l'influx de calcium, l'activation des cascades de signalisation des kinases cytoplasmiques et la reprogrammation transcriptionnelle (Liang et Zhou, 2018). Les strigolactones influencent le développement et le métabolisme fongiques pendant la symbiose. Elles se sont avérées toujours nécessaires pour l'établissement d'une interaction bénéfique entre la plante hôte et le mycoendophyte (Rozpadek et *al.*, 2018).

## 2.4. Mode de transmission

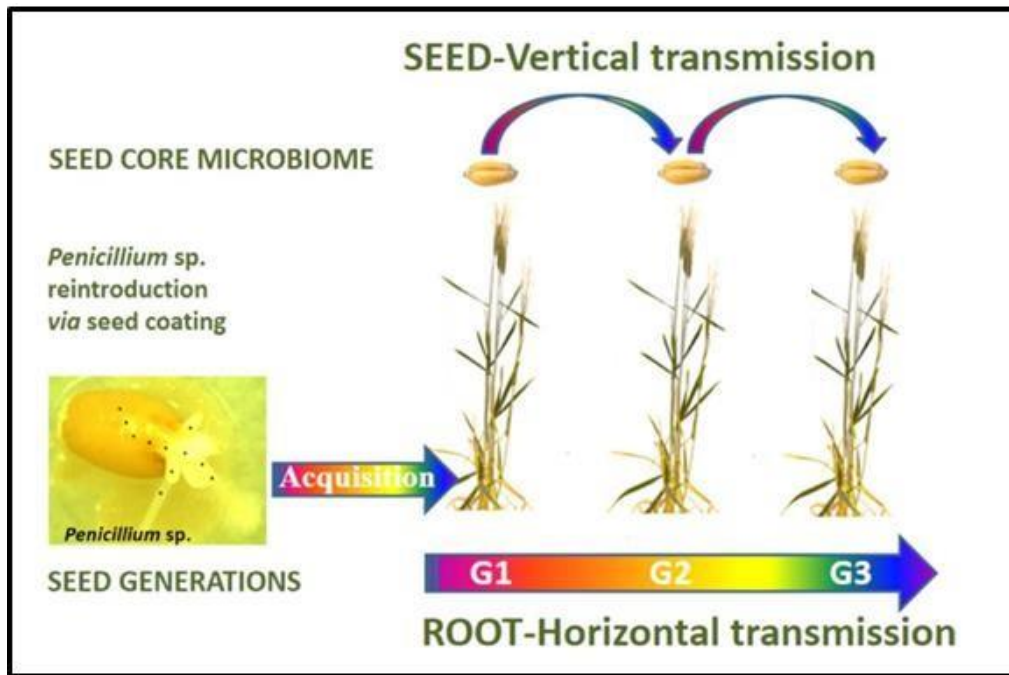
Deux modes de transmission fondamentalement différents peuvent être distingués chez les mycoendophytes : horizontal (à partir d'une source environnementale) et vertical (héritage du symbiote de l'hôte mère) (Bright et Bulgheresi, 2010). Le mode de transmission est le moyen par lequel le mycoendophyte peut coloniser un autre végétal à partir de l'hôte initial (Figure 43).

### 2.4.1. Transmission verticale

Ce mode se caractérise par la colonisation d'un nouvel hôte progéniture de l'hôte mère souvent appelées "vrais endophytes" (Yadav, 2019). Elle procède de la pénétration d'un hyphes de mycoendophyte dans une graine, un grain de pollen, ou une propagule de la plante hôte (Hodgson et *al.*, 2014). Elle permet ainsi la contamination de la descendance de l'hôte initial. Le mycoendophyte reste génétiquement identique (propagation par reproduction asexuée), mais il peut s'implanter dans un hôte génétiquement différent, issu d'une nouvelle génération (colonisation d'un grain de pollen ou d'une graine). La transmission verticale par la graine a principalement été observée chez quelques espèces de mycoendophytes qui colonisent les Poaceae, les Cyperaceae et les Juncaceae (Currie et *al.*, 2014).

### 2.4.2. Transmission horizontale

Ce mode se caractérise par la colonisation d'un nouvel hôte n'ayant la plupart du temps pas de lien avec l'hôte primaire. Les mycoendophytes se propagent via la dissémination des spores (sexuées ou asexuées), en suspension par un vecteur de dispersion et colonisent les tissus internes des plantes après fixation, germination et pénétration des conidies (Yadav, 2019). La plupart des espèces endophytes colonisant la plus grande partie des végétaux présentent ce mode de transmission (Davis et *al.*, 2003).



**Figure 43.** Exemple de diagramme de transmission transgénérationnelle (verticale et horizontale) des mycoendophytes associés aux semences de *Triticum* (Vujanovic et al., 2019).

## 2.5. Classification des mycoendophytes

Les mycoendophytes sont un groupe polyphylétique et taxonomiquement diversifié (Khiralla et al., 2016). En général, il existe deux grands groupes de ces mycosymbiotes qui reflètent des différences de parenté évolutive et taxonomique, de gamme d'hôtes, de schémas de colonisation et de transmission et de fonctions écologiques : les mycoendophytes clavicipités (C-endophytes), qui infectent certaines Graminées et les mycoendophytes non clavicipités (NC-endophytes), qui peuvent être récupérés à la fois sur des espèces végétales vasculaires et non vasculaires (Rodriguez et al., 2009 ; Jain et Pundir, 2017). Actuellement, les mycoendophytes sont divisés en sous-classes en fonction de divers critères, notamment la gamme d'hôtes, le mode de reproduction, la localisation dans les tissus de la plante, la voie de transmission, la source de nutrition et la capacité à exprimer les symptômes dans la plante hôte (Bamisile et al., 2018).

### 2.5.1. Mycoendophytes clavicipités (C-endophytes)

Ces mycoendophytes représentent un petit nombre d'espèces clavicipitées, apparentées phylogénétiquement, avec des exigences écologiques et des adaptations distinctes de celles des autres mycoendophytes (Petrini, 1996). Ce groupe de champignons est constitué par des espèces appartenant à la famille des Clavicipitaceae, qui regroupent des champignons Ascomycota (Sung et al., 2007). Ces mycoendophytes sont limitées aux plantes herbacées (Poaceae, Juncaceae et Cyperaceae), de saison froide et chaude (Bacon et White, 2000 ; Rodriguez et al., 2009 ; Khiralla et al., 2016). Ces champignons sont majoritairement issus des genres *Epichloë* spp. et *Balansia*

spp. et à leurs anamorphes *Neotyphodium* spp. et *Ephelis*spp. (Schardl et al., 2004). Ils colonisent les parties aériennes, ainsi que le rhizome des plantes hôtes, tandis que les racines ne sont pas colonisées. Ils forment des infections systémiques, intercellulaires, dans le milieu apoplastique (Rodriguez et al., 2009 ; Binet et al., 2013). Les espèces de ce groupe sont des endophytes obligatoires typiques (Carroll, 1988), qui protègent leurs hôtes contre les attaques d'herbivores ou permettent aux hôtes de survivre dans des conditions de sécheresse, en sécrétant des métabolites bioactifs défensifs (Poveda, 2021).

Les mycoendophytes de cette classe sont subdivisés en trois types, selon leur mode de transmission et l'interaction établie avec l'hôte (Clay et al., 2002). Les types I et II sont constitués par le genre *Epichloë*. Après une phase d'infection asymptomatique, ce champignon peut finir par provoquer des symptômes délétères sur l'hôte, lorsqu'il atteint sa forme de reproduction sexuée et interrompt la floraison de la plante. Lors de cette phase, le champignon produit un stroma, puis des structures de reproduction sexuée sur la tige de la plante hôte. Ce stroma va interrompre la formation de l'inflorescence de l'hôte et donc sa capacité à produire des graines. Cependant, certaines espèces d'*Epichloë* n'empêchent pas totalement la production de graines : le stroma occupant partiellement la tige de la plante, la floraison et la production de graines peuvent se dérouler partiellement. Les espèces d'*Epichloë* sont transmises horizontalement par reproduction sexuée et asexuée, mais aussi verticalement par reproduction asexuée (Arnold, 2007). Le type III est constitué par le genre *Neotyphodium*. Il colonise son hôte de manière asymptomatique quel que soit le stade de développement de la plante. Souvent, le champignon est présent dans le primordia ; ce qui favorise sa transmission par la graine. Les espèces du genre *Neotyphodium* ont perdu leur capacité de reproduction sexuée. Une hypothèse évoque que l'origine évolutive de ce genre serait un hybride de deux souches d'*Epichloë*, qui serait inapte à la reproduction sexuée (Selosse et Gibert, 2011). La contamination d'une graine par cette souche hybride aurait permis la contamination d'une progéniture de la plante hôte par transmission verticale et ainsi la dissémination du mutant. C'est ce qui fait toute la particularité de l'endophytisme de type III. Les espèces anamorphiques du genre *Neotyphodium* sont incapables de reproduction sexuée. La viabilité du champignon résulterait uniquement de l'hybridation interspécifique végétative et de la sélection du meilleur hybride par la plante hôte. La dominance de la transmission verticale permettrait donc une sélection naturelle du mutualisme le plus performant (Selosse et Gibert, 2011). Il est également évoqué que des espèces du genre *Neotyphodium* seraient capables d'une transmission horizontale asexuée, bien que cette dernière tient une importance mineure par rapport à la transmission verticale (Tadych et al., 2007).

### 2.5.2. Mycoendophytes non clavicipités (NC-endophytes)

Ces mycoendophytes sont phylogénétiquement très divers, représentant un assemblage polyphylétique de champignons principalement Ascomycota ; ils sont isolés de toutes les grandes lignées de plantes de tous les écosystèmes terrestres et les biomes, allant des tropiques à la toundra (Rodriguez et *al.*, 2009). Ces mycoendophytes ne sont pas étroitement associés aux plantes hôtes, parce qu'ils peuvent exister dans un état de repos jusqu'à ce qu'ils détectent les changements chimiques des plantes hôtes, souffrant de blessures ou d'autres stress environnementaux (Mishra et *al.*, 2021). La colonisation de ce groupe dans les organes aériens est généralement locale, limitée et principalement intercellulaire, mais la colonisation dans les racines est étendue, organisée, systématique, intercellulaire et intracellulaire. Ces champignons confèrent des avantages de fitness comme la tolérance au stress biotique et abiotique, améliorent la croissance, le rendement et l'acquisition de nutriments (Waller et *al.*, 2005 ; Schulz, 2006 ; Rodriguez et *al.*, 2008).

Ces champignons peuvent être différenciés en trois classes fonctionnelles (endophytes de classe 2, 3 et 4), qui présentent des modes et stratégies de vie différentes le long du continuum de sélection r-K\* (Rodriguez et *al.*, 2009). Cette classification est basée sur les modèles de colonisation de l'hôte, du mécanisme de transmission entre les générations d'hôtes, les niveaux de biodiversité et de leur fonction écologique (Lugtenberg et *al.*, 2016).

#### 2.5.2.1. Mycoendophytes "Classe 2"

Les divers endophytes de classe 2 sont tous issus de Dikarya. Ils sont en majorité des Ascomycota (uniquement des Pezizomycotina), mais ils comprennent également quelques Basidiomycota (Agaricomycotina et Pucciniomycotina). Ils présentent un large spectre de plantes hôte : les plantes vasculaires et avasculaires, les conifères et des Angiospermes ligneux et des herbacées des biomes allant des forêts tropicales aux communautés boréales et arctiques/antarctiques (Khiralla et *al.*, 2016). Ces champignons peuvent coloniser tous les tissus des plantes (aériens et souterrains) et croissent principalement de manière extensive dans le milieu intercellulaire. La transmission est le plus souvent verticale, mais parfois se fait horizontalement, en particulier lorsque l'hôte est en sénescence : le champignon émerge de l'hôte et sporule. Dans le cadre de leur mutualisme, ils ont la particularité de fournir des avantages à l'hôte dits « habitats adaptés », c'est-à-dire qu'ils apportent à l'hôte un avantage lié à une spécificité de l'habitat à l'origine d'un stress abiotique (salinité, pH, températures, sécheresse) (Malinowski et Belesky, 2000). La fréquence de colonisation des hôtes en milieux à haut stress abiotique est très importante (90-100%). Ces mycoendophytes sont souvent cultivables et peuvent croître sur plusieurs milieux de culture (Rodriguez et *al.*, 2009).

### 2.5.2.2. Mycoendophytes "Classe 3"

Ces endophytes sont extrêmement divers et ils sont tous issus du groupe fongique Dikarya. Ils sont en majorité constitués d'Ascomycota, en particulier les Pezizomycotina (Sordariomycètes, Dothideomycètes, Pezizomycètes, Leotiomycètes et Eurotiomycètes). On trouve également des Basidiomycota, plus souvent présents dans les tissus ligneux (Higgins et *al.*, 2007). Le spectre des hôtes est très large. Les individus de cette classe peuvent coloniser de manière très localisée, les tissus aériens, comme dans les feuilles des arbres tropicaux et des plantes vasculaires et avasculaires (Lugtenberg et *al.*, 2016). Une grande diversité de mycoendophytes de classe 3 au sein d'un tissu végétal hôte a également été rapportée (Rodriguez et *al.*, 2009). Selon Selosse et Gibert (2011), chaque hôte peut présenter une centaine d'espèces différentes. Leur transmission est strictement horizontale, en particulier lorsque l'hôte est en sénescence : le champignon émerge et produit des spores sexuées ou asexuées (Rodriguez et *al.*, 2009).

### 2.5.2.3. Mycoendophytes "Classe 4"

Ces mycoendophytes appartiennent à différents groupes taxonomiques principalement du phylum des Ascomycota (Pleosporales, Pezizales et Helotiales) et certains d'autres du phylum des Basidiomycota (Porras-Alfaro et *al.*, 2008). Leur niche est limitée aux racines de l'hôte et ils sont capables de coloniser largement ces tissus (Rodriguez et *al.*, 2009). Les endophytes sombres à cloisons (DSE) sont le plus grand groupe de cette classe. Ces champignons présentent un large spectre d'hôtes, bien qu'ils sont souvent associés de manière extensive aux racines de près de 600 espèces végétales des écosystèmes terrestres, mais ils sont particulièrement communs dans les habitats polaires et alpins (Jumpponen et Trappe 1998 ; Newsham 2011 ; Lugtenberg et *al.*, 2016). Ils sont caractérisés par la nature de leurs hyphes asexués, à la fois cloisonnés et mélanisés. Dans les racines, ces champignons forment occasionnellement des microsclérotés et pour certaines espèces une structure similaire au réseau de Hartig (Mandyam et Jumpponen, 2005 ; Rodriguez et *al.*, 2009). Les autres espèces non DSE de la classe 4 comprennent les Xylariales, les Hypocréales et les Sébacinales (Sieber et Grünig, 2013). Ils colonisent asymptomatiquement les espaces intra et extracellulaires de l'hôte. Ils sont présents principalement dans le cortex racinaire (Porras-Alfaro et *al.*, 2008). Il semble se reproduire par reproduction asexuée. Le mode de transmission est strictement horizontal (Rodriguez et *al.*, 2009). Ils ont un rôle particulièrement important dans les milieux à haut stress, telles les zones arides, semi-arides, alpines ou subalpines. Ces biotrophes facultatifs sont ubiquitaires du point de vue du biotope et ils ont une importance similaire à celle des mycorhizes : leur distribution est large et leur taux de colonisation est important (Porras-Alfaro et *al.*, 2008). Malgré l'abondance apparente des endophytes de classe 4, leurs fonctions et rôles écologiques n'ont pas encore été déterminés (Sieber et Grünig, 2013).

## 2.6. Facteurs hôtes dans la formation de la structure du microbiome végétal

### 2.6.1. Espèce végétale

L'identité de la plante hôte a une influence significative sur l'identité de son microbiome. Différentes espèces végétales poussant dans un même site peuvent abriter des microbiomes distincts (Bouffaud et *al.*, 2014). Samad et *al.* (2017) ont étudié la composition du microbiome des racines et des rhizosphères de la vigne et de certaines espèces d'herbes poussant dans le même champ ; ils ont suggéré que ces espèces hébergeaient des microbiomes significativement différents dans les racines et la rhizosphère, avec une différence plus prononcée dans les communautés racinaires. L'assemblage différentiel du microbiome dans différentes espèces végétales est attribué à la variation de la consommation des ressources végétales (Fitzpatrick et *al.*, 2018). Les espèces végétales influencent également l'identité et la diversité des communautés endophytes. La plante hôte semble sélectionner son microbiome (Manter et *al.*, 2010). L'analyse des mycoendophytes de trois espèces australiennes indigènes de *Nicotiana* a révélé qu'ils sont spécifiques à l'hôte, mais pas à l'organe ou à l'emplacement de l'hôte (Dastogeer, 2017). En plus des microbiomes rhizosphériques et endophytiques, la composition de la communauté de la phyllosphère dépend également de l'identité de la plante (Vorholt, 2012). Kembel et *al.* (2014) ont montré que la communauté du microbiome foliaire est fortement corrélée à la parenté évolutive des plantes similaire au microbiome endosphérique. Les effets des plantes hôtes sur le recrutement des microorganismes de l'environnement indiquent que les plantes ont développé des traits qui régissent les assemblages de microbiomes racinaires. Par exemple, la diversité et la composition endosphériques sont corrélées à la taxonomie des plantes hôtes. Ces plantes ont un fort effet sur le microbiome de la rhizosphère (Fitzpatrick et *al.*, 2018).

### 2.6.2. Génotypes végétaux

La génétique de l'hôte est l'un des facteurs qui façonnent la structure du microbiome végétal (Fitzpatrick et *al.*, 2018 ; Ortega et *al.*, 2016). Des preuves suggèrent une différence dans la composition de la communauté microbienne entre les génotypes d'une espèce particulière (Lundberg et *al.*, 2012). L'analyse des relations entre les génotypes d'hôtes et l'expression du mode de vie symbiotique a en outre révélé que certaines espèces de mycoendophytes pouvaient exprimer des modes de vie parasites ou mutualistes, selon le génotype de l'hôte colonisé (Unterseher et Schnittler, 2010). En conséquence, les relations champignon-plante hôte doivent être considérées comme une interaction flexible, dont la directionnalité a été déterminée par de légères différences dans l'expression des gènes fongiques en réponse à la réaction de l'hôte, ou inversement, par la reconnaissance de l'hôte et la réponse aux champignons. Par conséquent, de légères différences génétiques dans les génomes des deux partenaires contrôlaient le résultat

(positif, négatif ou neutre) de la symbiose (Moricca et Ragazzi, 2008). Ainsi, la structure des populations de mycoendophytes a été considérablement affectée par le patrimoine génétique des plantes hôtes. Sur la base des faits indiqués par les références analysées, l'aptitude des mycoendophytes dépend largement de l'aptitude des plantes hôtes, suggérant que ces dernières déterminaient en grande partie la colonisation et la distribution des mycoendophytes au sein de leur appareil végétatif (Saikkonen et *al.*, 2004). Agler et *al.* (2016) ont proposé que le génotype de l'hôte influence les microorganismes clés, qui transmettent ensuite ces effets au microbiome total en modifiant les interactions microbe-microbe et en modifiant la condition physique des plantes (Bulgarelli et *al.*, 2012). La spécificité d'hôte du microbiome végétal pourrait également être attribuée aux préférences nutritionnelles des plantes (Cai et *al.*, 2017). Cependant, il reste à déterminer si les influences observées sur l'hôte sont héréditaires, la force de l'effet et si ces associations seront exploitables pour la sélection végétale.

### 2.6.3. Organe végétal

Les différents tissus végétaux hébergent des communautés de microbiomes distinctes. Edwards et *al.* (2015) ont démontré que chaque surface et tissu interne des plantes peut abriter des communautés distinctes et que le rôle du type de tissu était plus important que le type d'hôte. Cela pourrait être dû au fait que les stratégies d'adaptation de divers tissus peuvent affecter les microbes, en les colonisant pour la composition de la communauté. Par exemple, les tissus de surface sont exposés aux fluctuations constantes des conditions météorologiques et ont un état nutritionnel relativement médiocre, par rapport aux racines ou aux tissus internes. Par conséquent, les microorganismes colonisant la surface des feuilles doivent être adaptés à ces conditions (Lindow et Brandl, 2003). D'autres études ont trouvé très peu ou pas d'effet de l'organe végétal dans la composition communautaire des champignons (Dastogeer et *al.*, 2017). De nombreuses études ont rapporté que les communautés fongiques montrent un modèle différent, où la biogéographie de l'hôte était le principal facteur d'influence (Coleman-Derr et *al.*, 2016). Cela pourrait s'expliquer par la limitation de la dispersion chez les champignons (Taylor et *al.*, 2006). Une distribution aussi spécifique des mycoendophytes pourrait être liée à leur capacité à utiliser des substrats spécifiques (Rodrigues, 1994). De plus, les substrats différentiels utilisés par différents champignons ont démontré leur stratégie de distribution des ressources, lorsqu'ils vivaient dans le même organe d'un hôte, réduisant la compétition entre les endosymbiotes. Cela peut indiquer que la colonisation des mycoendophytes a été significativement déterminée par différents tissus végétaux, produisant des substrats différentiels (Carroll et Petrini, 1983).

#### 2.6.4. Âge et stade de développement de la plante

La recherche sur la mycosymbiose a indiqué que l'âge et le stade de développement des plantes sont des facteurs importants, affectant la composition spécifique de la communauté endophyte (Sieber, 2007 ; Sugiyama et *al.*, 2014). Au cours des stades de développement, les plantes produisent un mélange de composés phytochimiques spécifiques dans les exsudats racinaires. Certains de ces produits chimiques sont en effet distincts aux stades de développement des plantes et semblent façonner les assemblages de communautés du microbiome (Chaparro et *al.*, 2014). La différenciation du microbiome liée à l'âge peut être associée à la croissance des racines, à la physiologie, à l'architecture, à la morphologie des racines, à l'exsudat des racines et à sa composition (Sugiyama et *al.*, 2014, Chaparro et *al.*, 2014). Cependant, des recherches supplémentaires sont nécessaires sur l'identité et l'effet des exsudats racinaires à différents stades de développement des plantes, afin de déterminer comment les plantes communiquent dans la rhizosphère.

### 2.7. Facteurs microbiens de la structuration du microbiome des plantes

#### 2.7.1. Manipulation microbienne des hôtes

Les microorganismes peuvent affecter les plantes hôtes. Les exsudats des racines de l'hôte affectent la perméabilité et le métabolisme des racines. Certains microbes dans le sol ou la plante peuvent également absorber certains composés dans les exsudats des racines et excréter d'autres composés. Les microbes du sol peuvent produire des composés qui affectent la signalisation et le métabolisme des plantes, ce qui conduit à la production de composés dérivés de microbes dans les plantes. Certains microbes produisent des antibiotiques (par exemple, la pénicilline et la polymyxine), qui augmentent l'exsudation des matières organiques, altèrent la perméabilité cellulaire, augmentent les fuites et entraînent un assemblage de microbiome variable (Harmsen et Jager, 1963).

#### 2.7.2. Interaction microbe-microbe

D'après des études récentes, les communautés microbiennes abritent des taxons hautement connectés appelés taxons clés. Ces taxons, indépendamment ou en groupe, montrent un effet substantiel sur la composition et les fonctions du microbiome, quelle que soit leur dynamique spatiale et temporelle. Ils jouent un rôle unique et vital sur le microbiome. Leur absence pourrait entraîner des altérations significatives de la composition et du fonctionnement de ce dernier (Banerjee et *al.*, 2018). Ils utilisent diverses stratégies pour avoir un impact sur le microbiome de l'hôte. Par exemple, ils pourraient provoquer des changements dans les groupes intermédiaires ou effecteurs, qui à leur tour régulent la composition et le fonctionnement de la communauté du

microbiome (Shetty et *al.*, 2017). Les taxons clés peuvent produire des composés pour modifier sélectivement la structure du microbiote. Encore une fois, par synergie, les taxons clés peuvent modifier l'abondance de leurs partenaires et influencer la structure et la performance de la communauté, ainsi que la richesse, la diversité et la production de la communauté végétale (van der Heijden et Hartmann, 2016). De nombreux microsymbiotes produisent des protéines effectrices pour supprimer, activer ou modifier les mécanismes de défense de l'hôte (Pieterse et *al.*, 2014) et certains peuvent entièrement reprogrammer le métabolisme de l'hôte (Voegelé et *al.*, 2005). Ces ajustements de l'hôte peuvent entraîner des altérations de la composition du microbiome, car certains microorganismes et pas d'autres peuvent bénéficier de conditions modifiées. En fait, les niches de certains microorganismes dépendent des autres. Par exemple, les colonisateurs primaires peuvent aider les colonisateurs ultérieurs contre les facteurs abiotiques dangereux (Poza-Carrion et *al.*, 2013), ou peuvent améliorer la capacité compétitive des colonisateurs suivants, en produisant des composés métaboliques secondaires (Roberts et Lindow, 2014). Il peut y avoir des interactions directes microbe-microbe, telles que l'hyperparasitisme des colonisateurs primaires (Horner et *al.*, 2012) et des opportunistes, qui utilisent les défenses végétales compromises de l'hôte pour les coloniser (McMullan et *al.*, 2015). De tels phénomènes soulignent pourquoi certains colonisateurs peuvent affecter le développement de microbes sur l'hôte, même s'ils peuvent être éloignés et mettent en évidence une fonction cruciale de ces interactions dans la formation de la composition et de la structure du microbiome (Roberts et Lindow, 2014).

## **2.8. Facteurs environnementaux en tant que moteurs sélectionnant le microbiome végétal**

### **2.8.1. Sol**

Divers facteurs de sol à savoir les types de sol, le pH et le rapport C/N, ainsi que le phosphore et le potassium disponibles sont fréquemment signalés comme étant les déterminants de la composition de la communauté microbienne racinaire (Turner et *al.*, 2013). Il a été prouvé que le type de sol est un facteur majeur pour la structure du microbiome racinaire, ce qui ressort des inocula microbiens initiaux différentiels présents dans différents types de sol (Edwards et *al.*, 2015). Les microbiomes rhizosphériques et racinaires sont influencés plus principalement par le sol que par la plante hôte (Bonito et *al.*, 2014 ; Xiao et *al.*, 2017). Plusieurs études ont montré que le pH du sol, le carbone du sol, le rapport C/N et la teneur en eau pourraient aussi influencer la composition du microbiote (Peiffer et *al.*, 2013). Pour Lauber et *al.* (2009), l'impact du pH du sol sur la composition totale de la communauté était évident, même à un niveau taxonomique très élevé. D'autres propriétés du sol, par exemple la température et les contaminants dans le sol, influencent également la composition du microbiome. La perturbation thermique du sol entraîne

une modification de la composition du microbiome et une diminution de l'activité et des altérations importantes des communautés microbiennes (Jolly et *al.*, 2015). L'augmentation des niveaux de contamination par les hydrocarbures pétroliers entraîne l'altération de la structure du microbiome. Ces altérations étaient moins extrêmes dans la rhizosphère et les tissus végétaux, mais elles étaient prédominantes dans le sol global. Cela pourrait être dû au fait que les plantes fournissent des conditions plus contrôlées et protègent les microbes contre un gradient de contamination accru (Tardif et *al.*, 2016).

### **2.8.2. Variables climatiques**

Le climat est un facteur important de la composition du microbiome des plantes (Fierer et Jackson, 2006). Il a été rapporté que la biomasse fongique augmentait avec l'augmentation des précipitations annuelles moyennes. Les tendances ci-dessus pourraient être liées à des teneurs plus élevées en matière organique du sol, dans les zones à fortes précipitations (Bardgett et *al.*, 2001). Il a été constaté aussi que les autres paramètres climatiques, telles que la lumière, la température et l'humidité étaient des facteurs importants pour déterminer les types et la quantité de métabolites secondaires des plantes hôtes, ce qui affecterait indirectement la structure de la population des mycoendophytes. Par exemple, dans des conditions de faible ensoleillement annuel moyen et d'humidité annuelle moyenne élevée, les plantes hôtes produiraient plus de nutriments adaptés à la colonisation, à la reproduction et à la dissémination des mycoendophytes (Wu et *al.*, 2013).

### **2.9. Avantages de remise en forme adaptés à l'habitat**

Le concept selon lequel les mycoendophytes s'adaptent au stress d'une manière spécifique à l'habitat a été confirmé avec différentes espèces de champignons et de plantes. Ce phénomène se définit comme une symbiose adaptée à l'habitat (Rodriguez et *al.*, 2008). Les mycoendophytes présentent une gamme de relations symbiotiques avec leurs hôtes, mais aussi divers modes de vie y compris le commensalisme et le parasitisme (Strobel et Daisy, 2003). Il y a plusieurs résultats des interactions définies par les avantages de fitness pour les plantes hôtes et les champignons (Rodriguez et Redman, 2008). Les avantages pour les partenaires fongiques peuvent être positifs (mutualisme, commensalisme et parasitisme), neutres (amensalisme et neutralisme) ou négatifs (concurrence). Les avantages pour les plantes hôtes peuvent également être positifs (mutualisme), neutres (commensalisme et neutralisme) ou négatifs (parasitisme, compétition et amensalisme) (Khan et *al.*, 2012 ; Lugtenberg et *al.*, 2016 ; Lata et *al.*, 2018). De plus, certains endophytes peuvent ne présenter une interaction mutualiste que pour une espèce végétale, mais pas pour une autre (Lugtenberg et *al.*, 2016).

Les mycoendophytes fournissent un système immunitaire aux plantes hôtes pour se défendre contre les organismes phytopathogènes (Jain et Pundir, 2017), en apportant des modifications génétiques, physiologiques et écologiques à ces plantes hôtes (Lugtenberg et *al.*, 2016 ; Ali et *al.*, 2018). Il est important de comprendre les interactions champignons-champignons et plante-champignons pour générer un microbiome de plantes bénéfique. Le génotype de l'hôte et du champignon est un facteur important pour déterminer l'établissement d'une relation symbiotique (Lata et *al.*, 2018).

### 2.10. Rôles des mycoendophytes dans l'écosystème

Les mycoendophytes mutualistes peuvent conférer une tolérance aux différents stress. Il est devenu clair qu'au moins certaines plantes sont incapables de supporter les stress imposés par l'environnement, en l'absence de mycoendophytes (Rodriguez et Redman, 2008). Leur présence peut non seulement influencer la croissance, le développement, la forme physique et la diversité des plantes, mais aussi la dynamique des populations, la diversité des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes (Arora et Ramawat, 2017). Ils jouent un rôle vital dans le fonctionnement écologique de la succession végétale, grâce à l'interaction qui s'est installée, dans l'évolution à long terme de l'écosystème (Ali et *al.*, 2018). Les mycoendophytes jouent un rôle important pour les organismes vivants, en raison de la production d'une large gamme de composés bioactifs. Ils pourraient potentiellement être utilisés comme futurs bioinoculants et agents de lutte biologique pour les plantes poussant dans des conditions de stress abiotiques (Yadav, 2019). L'infection endophytique augmente la colonisation fongique des racines des plantes, en induisant la production d'exsudats racinaires, qui attirent les microbes rhizosphériques ; par conséquent, il facilite la dégradation des minéraux complexes sous une forme plus simple et facilite le transport des minéraux du sol à la plante (Chhipa et Deshmukh, 2019).

#### 2.10.1. Bioressource pour les métabolites secondaires

Il a été rapporté que de nombreux mycoendophytes produisent de nombreux composés antioxydants, antifongiques, antibiotiques, anti-inflammatoires, antiviraux, anti-tumoraux, ainsi que d'autres composés comme les stéroïdes, les alcaloïdes, les terpénoïdes, les dérivés flavonoïdes, les polycétones, les peptides, les quinols, les phénols et certains composés chlorés (Suman et *al.*, 2016) (Tableau 15). La découverte de deux mycoendophytes : *Taxomyces andreane* et *Pestalotiopsis microspora*, isolés du bois de l'if (*Taxus*), comme des microorganismes producteurs de taxol, n'est qu'un exemple parmi tant d'autres, qui illustre l'importance des ressources que peuvent posséder les mycoendophytes. Le taxol est un diterpénoïde à propriété antitumorale (Strobel, 2002 ; Nicoletti et Fiorentino, 2015). Certains mycoendophytes produisent les mêmes métabolites bioactifs que la plante hôte en produits, tels que la vincamine, la

podophyllotoxine, le paclitaxel, la vinblastine, la camptothécine, la diosgénine et l'hypéricine (Zhou et al., 2009 ; Yin et Sun, 2011). La production de métabolites naturels par les mycoendophytes aide à protéger et à conserver les ressources naturelles précieuses et à satisfaire les demandes de médicaments dérivés des plantes (Mishra et al., 2015). Plus de 8500 métabolites physiologiquement actifs ont été identifiés à partir de plusieurs mycoendophytes par Arora et Ramawat (2017) et Goyal et al. (2016). Cependant, Schulz et al. (2002) ont noté une corrélation positive entre la bioactivité et le biotope. Les plantes médicinales sont reconnues comme un bon référentiel de mycoendophytes, ayant la capacité de produire de nouveaux métabolites de structure unique (Kumar et al., 2005).

**Tableau 15.** Molécules bioactives produites par les mycoendophytes.

Activités	Mycoendophytes	Molécules bioactives	Auteurs
Antibacteriennes	<i>Alternaria</i> sp. <i>Chaetomium globosum</i> <i>Penicillium janthinellum</i> <i>Pestalotiopsis neglecta</i> <i>Phoma pinodella</i> <i>Phomopsis longicolla</i> <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Stemphylium</i> sp. <i>Trichoderma stromaticum</i> <i>Ulocladium</i> sp. <i>Xylaria</i> sp.	Altenuisol Chaetoglobosin A Polyketide citrinin Phenols, flavonoids Phomodione Dicerandrol C Acide solanioic Infectopyrones A et B Extrait éthanolique Ophiobolin P Acide helvolic	Tian et al. (2017) Dissanayake et al. (2016) Marinho et al. (2005) Sharma et al. (2016) Hoffman et al. (2008) Erbert et al. (2012) Ratnaweera et al. (2015b) Zhou et al. (2014) Ratnaweera et al. (2015b) Wang et al. (2013) Ratnaweera et al. (2014)
Antimicrobiennes	<i>Alternaria</i> sp. <i>Aspergillus fumigatus</i> <i>Cephalosporium acremonium</i> <i>Colletotrichum</i> sp. <i>Eupenicillium</i> sp. <i>Fusarium</i> sp. <i>Muscodor sutura</i> <i>Phomopsis</i> sp.	Altenusin Deoxypodophyllotoxin Cephalosol Methanol Eupenicinicol Equisetin Isocaryophyllene Phomol	Kjer et al. (2009) Kusari et al. (2009) Zhang et al. (2008) Arivudainambi et al. (2011) Li et al. (2014) Ratnaweera et al. (2015a) Kudalkar et al. (2012) Weber et al. (2004)
Antifongiques	<i>Chaetomium globosum</i> <i>Nigrospora</i> sp. <i>Penicillium</i> sp. <i>Penicillium vinaceum</i> <i>Pestalotiopsis jester</i> <i>Phoma</i> sp. <i>Phomopsis</i> sp. <i>Xylaria</i> sp.	Gliotoxin Solanapyrone C Pinazaphilones A et B alcaloïde de quinazoline Jesterone b-sitosterol Cytochalasin N Phomenone	Li et al. (2011) Wu et al. (2009) Liu et al. (2015) Zheng et al. (2012) Li et Strobel (2001) Wang et al. (2012) Fu et al. (2011) Silva et al. (2010)
Antivirales	<i>Alternaria</i> sp. <i>Pestalotiopsis</i> sp. <i>Aspergillus versicolor</i> <i>Chaetomium elatum</i> <i>Neurospora terricola</i> <i>Penicillium melinii</i> <i>Penicillium</i> sp. <i>Trichoderma atroviride</i>	Podophyllotoxine Pestalol A-E 8-O-methylversicolorine Xanthoquinodin Terricollene A Ginsenosin Penicillenols Atrichodermone	Eyberger et al. (2006) Sun et al. (2014) Dou et al. (2014) Chen et al. (2013) Zhang et al. (2009) Zheng et al. (2013) Lin et al. (2008) Zhou et al. (2017)

Antioxydantes	<i>Entrophospora</i> <i>Alternaria</i> sp. <i>Pestalotiopsis microspora</i>	Camptothecine 3-epi-dihydroaltenuene Pestacin et isopestacin	Puri et al. (2005) Tian et al. (2017) Harper et al. (2003)
Anti-tumeurs	<i>Aspergillus niger</i> <i>Xylaria</i> sp.	Naptha-y-pyrone Cytochalasine	Zhang et Qi-Yong (2007) Wagenaar et al. (2000)
Anti-cancers	<i>Alternaria alternata</i> <i>Aspergillus niger</i> <i>Emericella</i> sp. <i>Eurotium</i> sp. <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Fusarium solani</i> <i>Phialocephala fortinii</i> <i>Taxomyces andreanae</i>	Capsaïcine Resveratrol Secoemestrin D Asparaginase Vincristine Camptothecine Podophyllotoxine Taxol	Clark et Lee (2016). Liu et al. (2016) Xu et al. (2013) Jalgaonwala et Mahajan (2014) Kumar et al. (2013) Shweta et al. (2010) Eyberger et al. (2006) Kusari et al. (2014)
Immuno-suppressives	<i>Fusarium</i> <i>Fusarium subglutinans</i>	Subglutinol Periconicins	Lee et al. (1995) Kim et al. (2004)

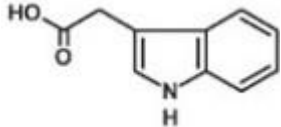
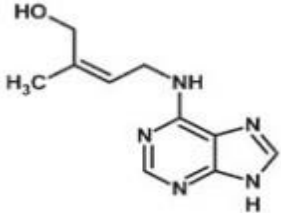
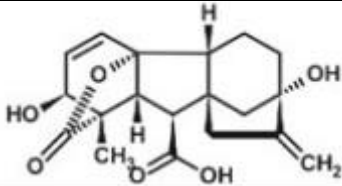
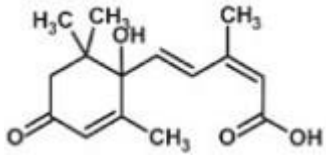
### 2.10.2. Croissance et nutrition

La fonction potentielle des mycoendophytes racinaires est signalée, car elle facilite l'absorption des nutriments par les plantes, ce qui conduit à la stimulation de la croissance. L'amélioration de la nutrition et de la croissance a des effets positifs indirects sur d'autres fonctions, comme la résistance aux agents pathogènes ou une plus grande tolérance au stress chez les plantes (Kageyama et al., 2008). Un exemple idéal est *Piriformospora indica*, un mycoendophyte des racines d'une large gamme d'hôtes qui sert à leur croissance, à l'absorption des nutriments et à la promotion de leur forme physique. Ce champignon a la capacité de mobiliser le phosphore non disponible et l'azote, en sécrétant les enzymes extracellulaires phosphatases, médiant simultanément son absorption et sa translocation via un processus dépendant de l'énergie (Sherameti et al., 2005 ; Yadav et al., 2010). De nombreuses études ont été menées pour démontrer l'implication des mycoendophytes dans la production de biomasse. Selon la méta-analyse présentée par Newsham (2011), les DSE améliorent la biomasse végétale et les teneurs en azote et phosphore. De même, la colonisation des plantes d'*Atriplex canescens* par *Aspergillus ustus* a montré une croissance et une augmentation significative de la biomasse des pousses chez ces plantes et une meilleure solubilisation des phosphates (Barrow et Osuna, 2002).

### 2.10.3. Production de phytohormones

La stimulation de la croissance par les mycoendophytes pourrait être aussi basée sur la production de phytohormones particulières. Small et Degenhardt (2018) ont décrit cinq grandes classes de phytohormones régulatrices de croissance des plantes, avec différents mécanismes à savoir, l'auxine, la cytokinine, la gibbérelline, l'acide abscissique et l'éthylène. La cytokinine, l'auxine et la gibbérelline sont importantes pour le développement et la croissance des plantes, tandis que l'éthylène est un élément essentiel pour la maturation des fruits et l'acide abscissique est responsable de la stimulation du système de défense des plantes pour lutter contre le microbiote pathogène (Tableau 16).

**Tableau 16.** Phytohormones les plus importantes produites par les microorganismes (Meena et Siddhardha, 2019).

Classe	Structure	Effet sur la plante
<b>Auxine</b>		<ul style="list-style-type: none"> <li>• Régulation de la croissance</li> <li>• Différenciation et division cellulaire</li> <li>• Formation de racines adventives</li> <li>• Dominance apicale</li> <li>• Sénescence des fruits</li> </ul>
<b>Cytokinine</b>		<ul style="list-style-type: none"> <li>• Inhibition de l'allongement des racines</li> <li>• Stimulation de la division cellulaire</li> <li>• Expansion des feuilles</li> <li>• Retard de sénescence</li> </ul>
<b>Gibberelline</b>		<ul style="list-style-type: none"> <li>• Germination et dormance des graines</li> <li>• Allongement de la tige</li> <li>• Induction florale et croissance des fruits</li> </ul>
<b>Acide abscissique</b>		<ul style="list-style-type: none"> <li>• Fermeture stomatique</li> <li>• Inhibition de la croissance des pousses</li> <li>• Dormance des bourgeons</li> <li>• Stress abiotiques et biotiques</li> </ul>
<b>Ethylène</b>	$H_2C=CH_2$	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Hormone de stress et de maturation</li> <li>• Sénescence et abscission</li> <li>• Stress abiotiques et biotiques</li> </ul>

Ces phytohormones peuvent être identifiées dans de nombreux milieux de culture. En effet, Rommert et al. (2002) ont rapporté que l'extrait mycélien du champignon *Phialocephala fortinii* induisait une amélioration de la biomasse des racines et des pousses de *Larix decidua*, en tant que filtrat fongique. La promotion de la croissance a été attribuée par la biosynthèse d'acide 3-indolylacétique (AIA) par le champignon *in vitro*. Des résultats similaires ont été observés avec le

filtrat fongique de *Piriformospora indica*, lorsque son filtrat a été mélangé avec des semis de maïs (Bagde et al., 2014). Il a été rapporté que certains champignons tels que les souches *Trichoderma* et *Fusarium* favorisent la croissance des plantes par la production d'auxine. Spaepen et al. (2007) ont confirmé que les champignons isolés de diverses plantes ont montré un niveau de production d'AIA élevé, par rapport à ceux isolés des sols. En raison de l'impact de cette hormone sur les tissus végétaux, la capacité des mycoendophytes à en produire a provoqué une grande réponse (Hamayun et al., 2010). Waqas et al. (2012) ont noté que *Phoma glomerata* et *Penicillium* sp. ont favorisé la croissance du riz et du concombre et cet effet était également corrélé à la production d'AIA. Des résultats similaires ont été notés par Kumar et al. (2018) en analysant les effets de *Lecanicillium psalliotae*, sur la croissance d'*Elettaria cardamomum*. Ce champignon a favorisé la croissance des plantes en produisant de l'auxine, en solubilisant le phosphate, le zinc et en augmentant la biodisponibilité des nutriments.

De même, de nombreuses champignons intimement associés aux plantes supérieures (*Piriformospora indica*) produisent des cytokinines, où elles semblent agir comme des régulateurs multifonctionnels (Giron et al., 2013). Des quantités substantielles de cette hormones ont été accumulées dans les racines d'*Arabidopsis* colonisées par *Piriformospora indica* et cette association était nécessaire pour une réponse complète à ce mycoendophyte (Vadassery et al., 2008). D'après Vandebussche et al. (2007) seulement quelques mycoendophytes ont été rapportés dans la synthèse de la gibbérelline, tels *Aspergillus flavus*, *Aspergillus niger*, *Penicillium corylophilum*, *Penicillium cyclopium*, *Rhizopus stolonifera* (Hasan, 2002), *Penicillium citrinum* (Khan et al., 2008), *Chrysosporium pseudomerdarium* (Hamayun et al., 2009a), *Cladosporium sphaerospermum* (Hamayun et al., 2009b), *Cladosporium* sp. (Hamayun et al., 2009c), *Arthrinium phaeospermum* (Khan et al., 2009a), *Fusarium fujikuroi* (Shweta et al., 2010), *Aspergillus fumigatus* (Khan et al., 2011a), *Exophiala* sp. et *Penicillium funiculosum* (Khan et al., 2011b).

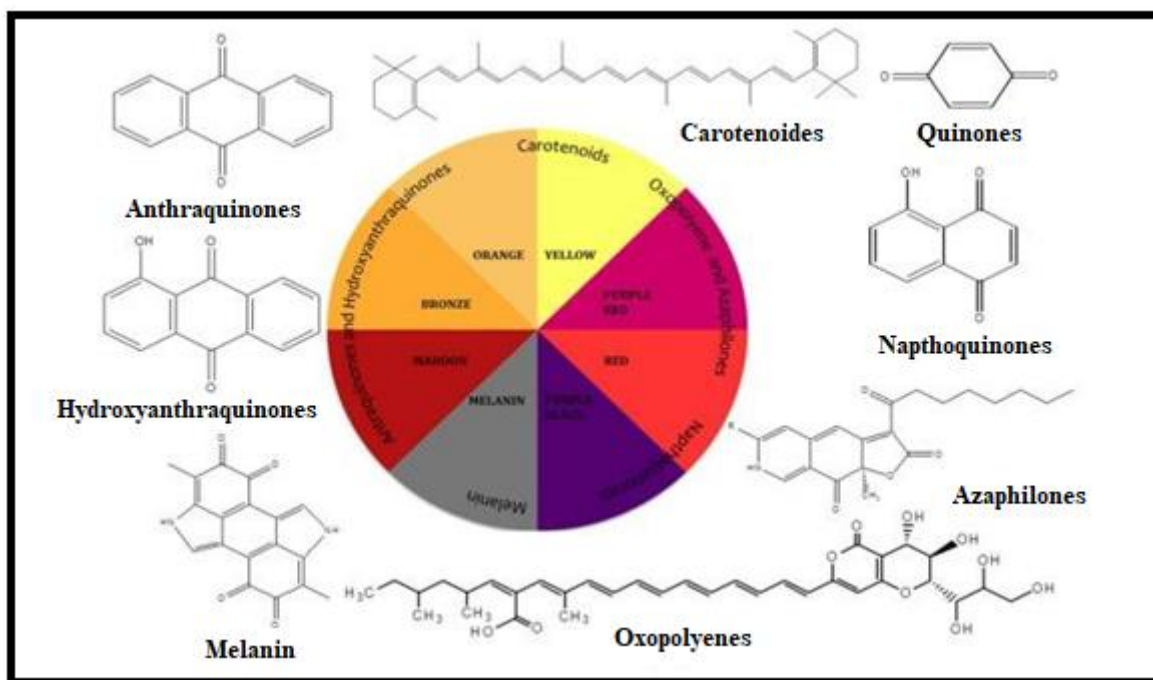
#### 2.10.4. Production de pigments

Il a été rapporté que les différentes structures fongiques d'un bon nombre de mycoendophytes identifiés étaient pigmentées. Ces biopigments sont considérés comme des métabolites secondaires produits par une partie du mycélium, lorsque l'apport en nutriments essentiels diminue et que les conditions environnementales sont défavorables. Ils peuvent fournir une gamme de fonctions écologiques (Gmoser et al., 2017 ; Heer et Sharma, 2017), telles que la protection contre les rayons UV, les attaques bactériennes et d'insectes, la pathogénicité et les stress environnementaux (Velíšek et Cejpek, 2011 ; Gupta et al., 2015). Une gamme extraordinaire de plus d'une centaine de pigments produits est signalé dans le règne fongique avec plusieurs classes chimiques (Abdel-Azeem et al., 2019) (Tableau 17).

**Tableau 17.** Exemples de pigments sélectionnés produits par différentes espèces fongiques.

Espèces fongiques	Classe de pigments	Couleurs	Auteurs
<i>Alternaria</i> sp. <i>Alternaria</i> sp.	Anthraquinone Hydroxyanthraquinone	Rouge Orange	Huang et al. (2011) Xia et al. (2014)
<i>Aspergillus variegator</i> <i>Aspergillus fumigatus</i> <i>Aspergillus niger</i> <i>Aspergillus nidulans</i>	Quinone Mélanine Azaphilones Hydroxyanthraquinone	Jaune Marron foncé Jaune Jaune	Wang et al. (2007) Gonçalves et al. (2012) Zabala et al. (2012) Gessler et al. (2013)
<i>Curvularia lunata</i> <i>Curvularia lunata</i>	Hydroxyanthraquinone	Bronze Rouge	Durán et al. (2002) Caro et al. (2017)
<i>Dreschlera teres</i> <i>Dreschlera dictyoides</i> <i>Dreschlera avenae</i>	Hydroxyanthraquinone	Bordeaux	Durán et al. (2002)
<i>Emericella fructiculosa</i>	Azaphilones	Jaune	Ogasawara et al. (1997)
<i>Eurotium</i> sp. <i>Eurotium rubrum</i>	Hydroquinones Hydroxyanthraquinone	Orange vert	Gawas et al. (2002) Li et al. (2009)
<i>Fusarium fujikuroi</i> <i>Fusarium fujikuroi</i> <i>Fusarium fujikuroi</i>	Benzoxanthentrione Naphthoquinone Caroténoides	Rouge	Wiemann et al. (2009) Studt et al. (2012) Avalos et al. (2017)
<i>Monascus purpureus</i> <i>Monascus</i> sp.	Azaphilone	Orange Jaune	Hsu et al. (2011) Wang et al. (2017)
<i>Penicillium purpurogenum</i> <i>Penicillium marneffeii</i> <i>Penicillium oxalicum</i> <i>Penicillium aculeatum</i>	Azaphilone Azaphilone Anthraquinone Azaphilone	Rouge violacé Orange Rouge Jaune	Mapari et al. (2009) Woo et al. (2014) Caro et al. (2017) Krishnamurthy et al. (2018)
<i>Talaromyces funiculosus</i>	Xanthone	Jaune	Padhi et al. (2019)
<i>Trichoderma harzianum</i>	Hydroxyanthraquinone	Jaune	Lin et al. (2012)

Les pigments sont des substances naturelles, qui peuvent également avoir un potentiel d'utilisation dans la production industrielle de colorants alimentaires naturels tels les caroténoïdes, mélanines, flavines, phénazines, anthraquinones, quinones, hydroxyanthraquinones, azaphilones, oxopolyène, quinones, naphthoquinones, monascines et violacéines (Dufossé et al., 2014 ; Pombeiro-Sponchiado et al., 2017) (Figure 44). Ces pigments montrent une diversité des structures chimiques et un spectre de couleurs et les plus courants sont les mélanines, les caroténoïdes, les lycopènes et les xanthophylles, leur présence étant importante pour améliorer la survie des champignons et la résistance aux spores (Isaac, 1994). Dans la nature, ces pigments aident les champignons à remplir de nombreuses fonctions écologiques, par exemple, la mélanine est un radioprotecteur important les protègent contre le stress environnement, les caroténoïdes contre les photo-oxydations mortelles et les flavines agissent comme cofacteurs dans la catalyse enzymatique (Kunwar et al., 2012 ; Spiteller, 2015).



**Figure 44.** Différentes nuances de couleurs produites par différentes classes de pigments (Kalra et al., 2020).

Suryanarayanan et al. (2004) ont rapporté que l'endophyte foliaire *Phyllosticta capitalensis* produit de la mélanine. Comme ce champignon est cosmopolite, ces auteurs ont associé la présence de mélanine à une amélioration de la forme physique dans différents habitats, tels que les mangroves, les forêts caduques chaude et humides, la forêt semi-sempervirente, dans les biomes tempérés et tropicaux. Il a été suggéré que la teneur en mélanine dans les hyphes détermine le succès de cet endophyte, puisque la mélanine améliore la capacité de survie des champignons dans des environnements stressants. En ce qui concerne les endophytes racinaires, leur inoculation peut augmenter la valeur adaptative des plantes. Par exemple, *Piriformospora indica* peut être inoculé dans des plants de riz soumis à un stress salin élevé. La teneur en pigments végétaux photosynthétiques a augmenté dans le riz inoculé dans des conditions de stress salin élevé par rapport au traitement non inoculé, ce qui montre que les endophytes peuvent contrebalancer la diminution de la croissance des plantes lors de stress salin élevé (Jogawat et al., 2013).

Dans des études précédentes, des champignons pigmentés ont été isolés de plusieurs espèces de *cactus* et de plantes d'habitat aride (Suryanarayanan et al., 2005 ; Gehlot et al., 2008 ; Massimo et al., 2015). Il est probable que les plantes poussant dans ces habitats extrêmes abritent des mycoendophytes tel *Aspergillus* profondément pigmenté comme stratégie d'adaptation contre les environnements stressants. Il est bien connu qu'une température élevée augmente la teneur en mélanine des microorganismes (Cockell et Knowland, 1999) et les champignons contenant de la mélanine sont tolérants aux stress abiotiques tels que le rayonnement solaire, les températures

élevées et la dessiccation (Eisenman et Casadevall, 2012). Singaravelan et *al.* (2008) ont suggéré que l'augmentation de la teneur en mélanine dans *Aspergillus niger* en réponse au rayonnement UV pourrait être une stratégie adaptative pour surmonter le stress oxydatif.

Le glycoside de quercétine est un pigment orange isolé de *Penicillium* sp. (Liu et *al.*, 2008). De même, *Penicillium purpurogenum*, une souche isolé à partir des brindilles de *Ginkgo biloba* L., s'est révélée être un puissant producteur de pigment rouge soluble qui peut être utilisé comme producteur d'additif alimentaire naturel (Qiu et *al.*, 2010). Dans une étude similaire, un des pigments isolés d'un autre mycoendophyte *Monodictys castaneae* inhibe les bactéries pathogènes humaines telles *Klebsiella pneumonia*, *Staphylococcus aureus*, *Vibrio cholera* et *Salmonella typhi* et il s'est avéré plus efficace que la streptomycine (Visalakchi et Muthumary, 2009).

#### 2.10.5. Production d'enzymes

Les mycoendophytes ont la capacité élevée de sécréter diverses enzymes qui sont utilisées principalement dans le domaine de la biotechnologie, comme les enzymes dégradantes pour l'assainissement de l'environnement, les transformations biologiques de composés organiques et les applications médicales (Pimentel et *al.*, 2011).

Les enzymes fongiques sont toujours préférées que les enzymes végétales et animales en raison de leur grande diversité et de leurs propriétés exceptionnelles. Elles sont actives dans des conditions douces de température et de pH et leur production est plus rapide, avec un rendement plus élevé (Goyal et *al.*, 2016). Selon un rapport, environ 200 enzymes fongiques ont été purifiées à partir de cultures fongiques aux propriétés biochimiques et catalytiques caractérisées (Baur, 2005 ; Baldrian, 2006).

Les mycoendophytes produisent principalement des enzymes extracellulaires (hydrolytiques et oxydantes) (Tableau 18) ; telles que des amylases, des lipases et des protéases dans le cadre de leur mécanisme pour surmonter la défense de l'hôte contre l'invasion microbienne et obtenir des nutriments pour leur développement (Rana et *al.*, 2017). Beaucoup d'entre eux sont impliquées dans la dégradation des composants des matériaux lignocellulosiques. Les mycoendophytes produisent des enzymes hydrolytiques, telles que les xylanases et les cellulases. Elles sont utilisées dans le domaine de traitement des fibres lignocellulosiques (Suman et *al.*, 2015). La biodégradation de la cellulose par les cellulases a suscité l'intérêt des chercheurs pour trouver un outil respectueux de l'environnement, dans plusieurs processus agricoles et de traitement des déchets et a été largement utilisée pour produire des produits biosourcés durables et de la bioénergie, pour remplacer les combustibles fossiles épuisants (Melillo et *al.*, 1989). Les

enzymes ligninolytiques oxydantes (les laccases, les ligninases et les peroxydases) sont largement utilisées pour dégrader la lignine (Wu et *al.*, 2005). La capacité des mycoendophytes à dégrader les lignocelluloses les rend potentiellement utiles dans l'exploration de la biomasse lignocellulosique pour la production de carburant, d'éthanol et d'enzymes industriellement utiles telles que les lipases, les phytases, les amylases et les protéases (Shukla et *al.*, 2016 ; Yadav et *al.*, 2016).

**Tableau 18.** Enzymes produites par les différents mycoendophytes.

Mycoendophytes	Enzymes	Références	
<i>Acremonium zeae</i> <i>Acremonium sp.</i> <i>Acremonium strictum</i>	Cellulases, xylanase Hemicellulases Cellulase	Bischoff et <i>al.</i> (2009) Almeida et <i>al.</i> (2011) Goldbeck et <i>al.</i> (2013)	
<i>Cladosporium cladosporioides</i> , <i>Nigrospora sphaerica</i> , <i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	Amylase, cellulose, protease	Amrita et <i>al.</i> (2012)	
<i>Curvularia brachyspora</i> <i>Curvularia vermiformis</i> <i>Drechslera hawaiiensis</i> <i>Xylaria sp.</i> <i>Colletotrichum crassipes</i> <i>Colletotrichum falcatum</i> <i>Acremonium terricola</i>	Amylase, laccase, lipase Cellulase, lipase, protease Amylase, lipase, protease Amylase, laccase, protease Amylase, protease Lipase, protease Cellulase, protease,		
<i>Cladosporium cladosporioides</i> <i>Fusarium lateritium</i> , <i>Penicillium aurantiogriseum</i> ,	Xylanase		
<i>Aspergillus fumigates</i> , <i>Aspergillus niger</i> .	Cellulase, xylanase		Baffi et <i>al.</i> (2012)
<i>Aspergillus japonicus</i>	Cellulase, pectinase, protease, xylanase		Bezerra et <i>al.</i> (2012)
<i>Monodictys castaneae</i> <i>Phoma tropica</i> , <i>Xylaria sp.</i> , <i>Phomopsis archeri</i> .	Xylanase Protease, xylanase	Bezerra et <i>al.</i> (2012)	
<i>Talaromyces flavus</i> , <i>Mortierella hyalina</i> , <i>Penicillium sp.</i> , <i>Paecilomyces variabilis</i> .	Lipase, protease, xylanase Cellulase, lipase, protease, xylanase Amylase, lipase, protease, xylanase	Bhagobaty et Joshi (2012)	
<i>Trichoderma sp.</i> , <i>Penicillium sp.</i>	Cellulases	El Bondkly et El Gendy (2012)	
<i>Penicillium spp.</i>	Keratinase	El-Gendy (2010)	
<i>Chaetomium globosum</i> <i>Monotospora sp.</i>	Laccase	El-zayat (2008) Weihua et Hongzhang (2008)	
<i>Colletotrichum sp.</i>	B-galactosidase, lyase, acetyl esterase	Grünig et <i>al.</i> (2008)	
<i>Periconia sp.</i> <i>Periconia atropurpurea</i>	B-glucosidase Esterase	Harnpicharnchai et <i>al.</i> (2009) Lisboa et <i>al.</i> (2013)	
<i>Piriformospora indica</i>	Amylase	Kumar et <i>al.</i> (2012)	

<i>Epichloe sp.</i> <i>Epichloe festucae</i>	$\beta$ -1,6-Glucanase	Li et al. (2004) Wang et al. (2006)
<i>Alternaria chlamydospora</i> , <i>Alternaria sp.</i> , <i>Pestalotiopsis sp.</i>	Cellulase, amylase, Cellulase, lipase, protease	Maria et al. (2005)
<i>Colletotrichum sp.</i> , <i>Phoma sp.</i> <i>Pestalotiopsis sp.</i> , <i>Phomopsis sp.</i>	Cellulase, mannase, Protease, xylanase	Moy et al. (2002)
<i>Phoma herbarum</i>	Protease	Orlandelli et al. (2015)
<i>Fusarium oxysporum</i> <i>Fusarium sp.</i> <i>Fusarium verticillioides</i>	Peptide deformylase Phenoloxidases Phytase	Liang et al. (2012) Onofre et Steilmann (2012) Marlida et al. (2010)
<i>Rhizoctonia sp.</i>	Phytase	Marlida et al. (2010)
<i>Trichoderma harzianum</i>	Xylanase	Thirunavukkarasu et al. (2015)

### 2.10.6. Résistance aux stress biotiques

L'idée de la résistance induite par les endophytes est une extension de l'hypothèse du mutualisme défensif, c'est-à-dire que les plantes peuvent acquérir une protection par le biais d'une résistance constitutive et induite (Bultman et Murphy 2000). Tel que défini par Schönbeck et al. (1993), « la résistance induite décrit l'amélioration de la résistance naturelle d'une plante sans altération du génome ». C'est une réponse générale non spécifique qui exclut l'absence d'effets toxiques pour le parasite de l'agent inducteur, ainsi que l'absence de corrélation dose-réponse et elle nécessite un intervalle de temps entre l'application et la réponse. Des études rapportent que les plantes médicinales abritent un microbiome fongique, qui à son tour offre une protection à leur hôte contre les agents infectieux et offre également une capacité d'adaptation pour survivre dans des conditions environnementales défavorables (Anitha et al., 2013). Il a été constaté que les plantes symbiotiques activent le système de défense plus rapidement que les plantes non symbiotiques, après l'épreuve pathogène. Les mécanismes de défense actifs des plantes impliquent principalement le métabolisme oxydatif, une mort rapide et localisée de cellules, l'accumulation de phytoalexines et la synthèse des protéines liées à la pathogenèse (Rodriguez et al., 2004). Cette résistance induite chez les plantes est considérée comme un mécanisme important pour la protection des végétaux et la gestion des stress biotiques (Nassimi et Taheri, 2017). Les rôles bénéfiques des mycoendophytes peuvent être classés en deux catégories bien distinctes en se basant sur leur activité potentielle : résistance aux pathogènes d'une part et aux herbivores et insectes d'une autre part.

#### 2.10.6.1. Résistance aux pathogènes

Les plantes hébergeant des mycosymbiotes se protègent contre les microorganismes pathogènes, soit par l'interaction directe avec ces microorganismes ou par l'induction d'une résistance systémique, grâce au processus d'infection par les mycoendophytes qui vient souvent

renforcer et accélérer le système défensif de l'hôte, par la contribution à la formation de barrières structurales (cires, cutine, suber, lignine, composés phénoliques, cellulose, callose et protéines de la paroi cellulaire) (Khan, 2007), la production de métabolites bioactifs, la compétition avec les agents pathogènes pour les sites de colonisation et les nutriments, la production d'antibiotiques et l'induction de résistance chez la plante hôte (Kumar et al., 2019).

Les mycoendophytes peuvent induire des mécanismes de résistance systémique et l'expression de gènes de défense, contre l'attaque de certains agents pathogènes chez leurs hôtes par la production de métabolites secondaires (Aly et al., 2010) et d'enzymes qui dégradent les parasites (Cao et al., 2009). En outre, ils pourraient éventuellement concurrencer les champignons pathogènes des plantes pour l'espace et les nutriments (González et Tello, 2011). *Fusarium* avirulent s'est avéré capable d'induire une résistance contre les champignons pathogènes (Sieber, 2002). Par exemple, la colonisation des racines du pois et de la tomate par *Fusarium oxysporum* a réduit la maladie des racines causée par des pathogènes fongiques (Benhamou et Garand, 2001) et la prédation par les nématodes (Diedhiou et al., 2003), respectivement. La croissance fongique dans les racines du pois était limitée aux couches cellulaires externes. Benhamou et Garand (2001) et Narisawa et al. (2004) ont découvert que la résistance était induite, au moins en partie, par une élaboration massive d'appositions de parois cellulaires et le dépôt de matériau opaque dans les racines de pois et de chou chinois, respectivement. Cela pourrait être dû à l'accélération du dépôt de lignine, une barrière mécanique pour les microorganismes envahisseurs, comme cela a été observé dans les pousses de maïs, lorsque les racines ont été colonisées par un isolat avirulent de *Fusarium moniliforme* (Yates et al., 1997). De telles réponses de défense de l'hôte sont initialement produites pour limiter la colonisation de l'envahisseur fongique, entraînant vraisemblablement un équilibre des antagonismes entre l'hôte et le champignon et l'infection endophyte asymptomatique.

La colonisation des racines par des mycoendophytes peut activer non seulement la défense mécanique, mais aussi induire la synthèse de métabolites de défense dans les racines, c'est-à-dire induire une résistance. Par exemple, la colonisation des racines des semis de *Larix decidua* avec l'endophyte *Phialocephala fortinii* a augmenté les concentrations de proanthocyanidines solubles et la colonisation des racines d'orge par *Fusarium* sp. conduit à des concentrations plus élevées de phénylpropanoïdes dans les racines (Schulz et al., 1999). De même, Mucciarelli et al. (2003) ont constaté que la concentration de composés phénoliques totaux augmentait de manière significative lorsque *Mentha piperita* était colonisée par un endophyte non sporulant. Picard et al. (2000) ont étudié les facteurs qui étaient responsables de l'induction de la résistance systémique, lorsque le mycoparasite *Pythium oligandrum* colonisait asymptomatiquement les racines de la

tomate. Ils ont démontré que l'induction de la résistance systémique est due à la production de l'oligandrine, une protéine de type élicitrine, qui migre dans le système vasculaire de l'hôte et au dépôt de métabolites phénoliques dans les parois cellulaires.

Les mycoparasites producteurs de chitinase peuvent être utilisés aussi comme agent de lutte biologique efficace contre un certain nombre de champignons phytopathogènes (Tableau 19). Cette enzyme peut contrôler efficacement les champignons phytopathogènes courants, à savoir *Alternaria*, *Aspergillus*, *Botrytis*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Monilinia*, *Penicillium* et *Ramularia* qui attaquent diverses plantes (Brzezinska et al., 2014).

**Tableau 19.** Activité antifongique de quelques chitinases fongiques rapportées.

Source de chitinase fongique	Espèces fongiques ciblées	Références
<i>Aspergillus niger</i>	<i>Fusarium culmorum</i> <i>Fusarium solani</i> <i>Rhizoctonia solani</i>	Brzezinska et Jankiewicz (2012)
<i>Aspergillus terreus</i>	<i>Aspergillus niger</i> <i>Aspergillus oryzae</i> <i>Penicillium oxysporum</i> <i>Rhizoctonia solani</i>	Firag et Al-Nusarie (2014)
<i>Basidiobolus ranarum</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> <i>Fusarium solani</i>	Mishra et al. (2012)
<i>Lecanicillium lecanii</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> <i>Rhizoctonia solani</i>	Nguyen et al. (2015)
<i>Penicillium janthinellum</i>	<i>Mucor plumbeus</i> <i>Cladosporium cladosporioides</i>	Giambattista et al. (2001)
<i>Penicillium ochrochloron</i>	<i>Fusarium oxysporum</i>	Patil et al. (2013)
<i>Trichoderma atroviride</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	Harighi et al. (2006)
<i>Trichoderma harzianum</i>	<i>Macrophomina phaseolina</i> <i>Fusarium</i> sp., <i>Mucor</i> sp. <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Aspergillus niger</i> ; <i>Rhizopus</i> sp., <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Sclerotium rolfsii</i>	Nampoothiri et al. (2004) Monteiro et al. (2010)  Viterbo et al. (2001)
<i>Trichothecium roseum</i>	<i>Alternaria alternata</i> <i>Fusarium moniliforme</i>	Duo-Chuan et al. (2004)

### 2.10.6.2. Résistance aux herbivores et les insectes

Wagner et Lewis (2000) ont montré que les végétaux peuvent abriter des champignons entomopathogènes, en tant qu'endophytes. La présence de ces mycoendophytes peut bénéficier énormément à leur hôtes, en leur fournissant une défense supplémentaire mais cryptique, contre les insectes herbivores et les nématodes (Albrechtsen et *al.*, 2010).

Il est maintenant établi que les mycoendophytes sont capables de protéger leur hôte contre les insectes (Read et Camp, 1986). Il a été rapporté que les champignons entomopathogènes *Beauveria*, *Metarrhizium*, *Lecanicillium* et *Isaria* sont efficaces contre plusieurs insectes racinaires, tels que la cochenille des racines (*Cataenococcus ensete*), la mouche de la betterave à sucre (*Tetanops myopaeformis*), les chrysomèles des racines de maïs (*Diabrotica*), les vers blancs (*Melolontha*) et *Popillia japonica* (Lugtenberg et *al.*, 2016). *Beauveria bassiana* est un mycoendophyte entomopathogène cosmopolite qui peut inhiber l'établissement et le développement des insectes et fournir une protection contre les dommages causés par ces derniers (Allegrucci et *al.*, 2017). La croissance de ce champignon dans les tissus du maïs a entraîné une mortalité plus élevée des larves de la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*) (Vidal, 2015). De même, il a pu infecter *Tuta absoluta* et entraîné une mortalité de plus 50 % (Allegrucci et *al.*, 2017). Les mycoendophytes *Beauveria bassiana* et *Clonostachys rosea* collectés sur des caféiers d'Hawaï, de Colombie, du Mexique et de Porto Rico semblaient être pathogènes pour le foreur des baies de caféier (*Hypothenemus hampei*), qui est le ravageur le plus dévastateur du caféier dans le monde (Vega et *al.*, 2010). Selon McKinnon et *al.* (2018), le mycoendophyte *Beauveria bassiana* a la capacité de contrôler plusieurs populations d'insectes, qui pourra être exploré en tant que biopesticide et agent de lutte biologique efficace.

Certains mycoendophytes protègent leur hôte contre les insectes, en produisant des métabolites bioactifs (Spiering et *al.*, 2005). Par exemple, *Fusarium* spp., qui colonisent à la fois les pousses et les racines de nombreux hôtes, synthétisent un certain nombre de toxines dont la beauvéricine, un hexadepsipeptide cyclique aux propriétés insecticides (Miller, 2001). La beauvéricine est produite par au moins 12 espèces de *Fusarium* et elle protège les plantes infectées contre les insectes herbivores (Bacon et Yates, 2006). Les mycoendophytes racinaires synthétisent également des métabolites toxiques pour le nématode *Meloidogyne incognita*. Par exemple, la phomalactone, synthétisée par *Verticillium chlamydosporium* (Khambay et *al.*, 2000) et les métabolites présents dans le filtrat de culture d'un *Fusarium oxysporum* avirulent ont réduit la mobilité des nématodes phytoparasites dans les 10 minutes suivant l'exposition (Hallmann et Sikora, 1996). Miller et *al.* (2002) ont découvert qu'un endophyte des aiguilles de l'épinette blanche produit de la rugulosine, également toxique pour la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Ce champignon rend les aiguilles moins appétissantes pour cet insecte défoliateur. L'azadirachtine et ses plusieurs congénères ont une activité biologique importante, en particulier insecticide et nématocide (Klenk et *al.*, 1986). Ils agissent comme des antiappétants, des régulateurs de croissance des insectes et des stérilisants chez les insectes (Jennifer Mordue et *al.*, 1998 ; Verma et *al.*, 2014b). Ils fonctionnent au niveau cellulaire en perturbant la synthèse protéique, en altérant la transcription et la traduction des protéines exprimées (Nisbet, 2000).

Pour agir comme agent de lutte biologique, les mycoendophytes présentent divers mécanismes d'action dans leurs interactions antagonistes avec les pathogènes, tels que l'activité antibiotique, mycoparasitisme, compétition pour les nutriments et activité enzymatique lytique de la paroi cellulaire (Verma et *al.*, 2017b ; Yadav et *al.*, 2018a). Par exemple, *Trichoderma* agit comme un agent de lutte biologique, en raison de leur production de divers métabolites secondaires ainsi que les enzymes extracellulaires telles la  $\beta$ -glucanase, la chitinase et les protéinases (Cardoza et *al.*, 2007 ; Vipul et *al.*, 2014). La chitinase est un facteur de virulence en raison de sa capacité à dégrader la chitine de l'exosquelette des insectes, ce qui conduit respectivement à une lyse osmotique et à une altération de l'absorption nutritionnelle dans l'intestin moyen, ce qui conduit finalement à la mort de l'insecte. Le système chitinolytique du champignon entomopathogène *Metarhizium anisopliae* digère les cuticules des insectes au cours du développement des maladies (de Assis et *al.*, 2010). Le potentiel larvicide de la chitinase de *Trichoderma harzianum* contre l'*Helicoverpa armigera* a été évalué là où la chitinase agit comme un antiappétant potentiel, qui réduit le taux d'alimentation, ainsi que le poids corporel des larves (Binod et *al.*, 2007). De même, des espèces appartenant à *Lecanicillium* sécrètent des chitinases, qui pénètrent dans le tégument des insectes et sont considérées comme des agents pathogènes des insectes (Goettel et *al.*, 2008).

Bien que les œufs de nématodes soient l'une des structures biologiques les plus résistantes, ils sont vulnérables aux attaques de mycoparasites des œufs. Les champignons nématophages ont sécrété de la chitinase, qui agit spécifiquement sur l'œuf de nématode. La chitinase agit avec d'autres enzymes coopératives telles que les protéases, les lipases et les lysozymes et la plupart des études liées aux champignons nématophages se sont jusqu'à présent limitées aux parasites des plantes (Gortari et Hours, 2008). L'activité ovicide de la chitinase fongique sur *Ascaris lumbricoides* a été rapportée par Kunert et *al.* (1985), alors que la dégradation de la chitine qui conduit à une éclosion prématurée entraînant moins de juvéniles vivants a été documentée par Mercer et *al.* (1992). L'activité nématocide de la chitinase purifiée de *Verticillium chlamydosporium* et *Verticillium suchlasporium* a été démontrée, en traitant la chitinase purifiée seule ou en combinaison avec des protéases purifiées sur l'œuf de *Globodera pallida* (Tikhonov et

*al.*, 2002). Conformément aux rapports ci-dessus, le traitement à la fois de la chitinase et de la protéase s'est avéré prometteur contre les œufs de *Meloidogyne javanica*, *Caenorhabditis elegans* et *Meloidogyne incognita* pour réduire leur population (Khan et *al.*, 2004 ; Park et *al.*, 2004 ; Gan et *al.*, 2007). Il a été signalé que *Clonostachys rosea*, nématodépathogène, produisait des protéases et des chitinases qui sont exploitées comme agents de lutte biologique, pour réduire la propagation des nématodes parasites des plantes et des animaux (Adrangi et Faramarzi, 2013).

Sur ce front, Bensaci et *al.* (2015) ont observé que le mycoendophyte *Cladosporium oxysporum* isolé d'*Euphorbia bupleuroides* peut être utilisé pour lutter contre le puceron noir de la fève (*Aphis fabae*), grâce à des formulations contenant de la protéase provenant du mycoendophyte. Les auteurs ont créé des émulsions inverses de suspensions de conidies du champignon et le traitement par pulvérisation des pucerons par les émulsions a entraîné une mortalité de plus de 90 % en une demi-heure. Le champignon pourrait efficacement germer et envahir la cuticule du puceron. L'activité protéolytique du champignon est un facteur prédominant dans cette pathogénèse. L'enzyme est responsable de la dégradation de la cuticule de l'insecte et de l'invasion des hyphes fongiques. Les auteurs notaient que le champignon et ses formulations protéolytiques peuvent être exploités avec succès, dans des programmes de lutte biologique contre plusieurs pucerons dans des écosystèmes agricoles semi-arides et arides.

Dans le même ordre d'idées, Potshangbam et *al.* (2017) ont testé des isolats mycoendophytes pour la production d'enzymes et l'inhibition d'agents pathogènes dans le but de concevoir un agent de lutte biologique. Leurs résultats concluent que la protéase est une enzyme clé, qui détermine leur pertinence en tant qu'agent de lutte biologique, car elle offre une protection contre les insectes nuisibles. L'étude a révélé que les isolats mycoendophytes qui produisaient les plus grandes quantités de protéase, étaient capables d'inhiber les agents pathogènes. Les auteurs suggèrent que ces mycoendophytes sont des bioressources prometteuses.

### **2.10.7. Résistance aux stress abiotiques**

De nombreux facteurs environnementaux influencent la croissance et la survie des plantes. Les mycoendophytes peuvent conférer des avantages de fitness à ces plantes, notamment une biomasse accrue des racines et des pousses et une tolérance aux stress abiotiques (Rodriguez et *al.*, 2008 ; Lugtenberg et *al.*, 2016). En effet, les champignons symbiotiques sont responsables de l'adaptation des végétaux aux stress environnementaux et cette tolérance peut être transférée aux plantes (Redman et *al.*, 2011 ; Khan et *al.*, 2012).

Selon Redman et *al.* (2011) et Hussain et *al.* (2018), la pénurie mondiale d'eau due aux changements climatiques importants est la principale cause des stress abiotiques, notamment la

sécheresse, le stress hydrique, les températures extrêmes et la salinité élevée. Les mycoendophytes aident leur plantes hôtes pour s'adapter au stress abiotique via des mécanismes indirects, tels la résistance systémique induite, la bioremédiation et le biocontrôle (Yadav, 2019).

#### 2.10.7.1. Tolérance à la sécheresse

La sécheresse et le stress hydrique sont les contraintes abiotiques les plus importantes, affectant fortement la croissance, la productivité et la distribution des plantes à l'échelle mondiale (Hussain et *al.*, 2018). Des études récentes ont affirmé que la survie de certaines plantes dans des habitats extrêmes est étroitement dépendantes des associations microbiennes. Ces dernières sont indispensables aux végétaux pour s'adapter et survivre face aux stress rencontrés au sein de ces habitats (Hirt, 2012). Ce sont de véritables contributeurs aux écosystèmes, à cause de leur implication dans le cycle nutritif (Paulus et *al.*, 2006). En cas de sécheresse, les mycoendophytes associés aux plantes peuvent diriger leur métabolisme pour la sécrétion de sucres solubles, d'acides aminés tels que la proline, les polyols et les alcaloïdes qui confèrent l'élasticité de la paroi et l'ajustement osmotique (Jain et Pundir, 2017). L'accumulation accrue des solutés dans les tissus des plantes colonisée par des endophytes peuvent conférer une tolérance à la sécheresse, par rapport aux plantes non colonisées (Lata et *al.*, 2018) et ceci quel que soit leur habitat d'origine (Rodriguez et *al.*, 2008).

Il a été rapporté que les espèces d'*Epichloë* peuvent améliorer l'écophysiologie des plantes et leur permettre de tolérer la sécheresse et la toxicité aux métaux. Tandis que l'infection à *Neotyphodium coenophialum* conduit au développement étendu des systèmes racinaires, qui permettent aux plantes de mieux acquérir l'humidité du sol et d'absorber les nutriments, ce qui entraîne l'échappement à la sécheresse et la récupération plus rapide du stress hydrique (Rodriguez et *al.*, 2009). Ces plantes pourvues de mycoendophytes utilisent moins d'eau, une biomasse accrue que dans les plantes non symbiotiques. En cas de stress hydrique et de manque d'azote, *Neotyphodium* augmente de manière significative la tolérance à la sécheresse des Graminées, par les réglementations osmotique et stomatiques (Chhipa et Deshmukh, 2019), ou par la réduction de la conductance foliaire et un ralentissement du flux de transpiration (Malinowski et Belesky, 2000), ou encore par la limitation de la germination des graines, pour réduire le risque de la mort de la plantules (Gundel et *al.*, 2006). De même, l'infection par *Penicillium brevicompactum* est capable d'améliorer la tolérance à la sécheresse chez l'orge.

#### 2.10.7.2. Tolérance à la salinité

La salinité est une contrainte majeure qui affecte la croissance et le développement des végétaux (Bouaouina et *al.*, 2000). Les concentrations accrues d'ions de sel ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ) en particulier dans les sols des zones arides et semi-arides affecte la

disponibilité de l'eau et son absorption par les racines des plantes, ce qui entraîne une toxicité ionique, un stress osmotique et une perturbation nutritionnelle dans les cellules végétales (Gama et al., 2007 ; Hussain et al., 2018). Selon Saeed et al. (2014), la présence de chlorure de sodium entraîne une augmentation de la durée du processus de la germination et retarde par conséquent la levée, car, les stress salin et osmotique sont responsables à la fois de l'inhibition ou d'un retard de germination et de la levée.

Les plantes peuvent adopter des stratégies pour affronter les contraintes dues au stress salin, grâce à leur microbiome fongique (Chinnusamy et al., 2005). Redman et al. (2011) ont montré que certains mycoendophytes de classe 2 peuvent conférer une tolérance au sel de deux variétés de riz, qui n'étaient pas adaptées à ce stress. De plus, ces champignons ont réduit la consommation d'eau de 20 à 30%, tout en augmentant le taux de croissance, du rendement et de la biomasse des plantes cultivées en serre. Il a été rapporté que *Penicillium* et *Phoma* augmentent significativement la biomasse végétale, les paramètres de croissance associés, l'assimilation des nutriments essentiels, tels que le potassium, le calcium, le magnésium et réduction de la toxicité du sodium chez les plants de concombre, soumis à un stress de salinité (Lata et al., 2018). Selon Sun et al. (2012), les mycoendophytes pigmentés étaient aussi communs chez les halophytes et ils pourraient jouer un rôle écologique important dans leur survie et résistance au stress salin. Ces champignons produisent des niveaux élevés de pigments, qui peuvent protéger les plantes poussant dans ces environnements (Wong et Hyde, 2001). Selon Fortin et al. (2008), les mycoendophytes permettent aux plantes d'avoir un meilleur accès aux éléments nutritifs et à l'eau du sol, ce qui favorise leur croissance. *Piriformospora indica*, mycoendophyte racinaire, a réduit le stress salin et il a montré une amélioration de la résistance de certaines Graminées contre les maladies foliaires et racinaires (Johnson et al., 2014 ; Chhipa et Deshmukh, 2019) et une meilleure germination des graines de légumes comme le chou, l'endive, le radis et l'oignon (Rodriguez et al., 2008). Radhakrishnan et al. (2013) ont noté une augmentation considérable de la germination des graines de soja et de la croissance des plantules, en réponse au traitement par l'acide gibbérellique et l'acide indole acétique, sécrétés par *Penicillium funiculosum*.

### 2.10.7.3. Tolérance aux températures extrêmes

Le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (2007) a signalé que les températures mondiales devraient augmenter de 1,8 à 3,6°C, d'ici la fin de ce siècle en raison des changements climatiques. Les températures élevées sont un obstacle majeur à la végétation, ainsi qu'à la colonisation microbienne, qui entraîne des dommages cellulaires majeurs, tels que la dégradation et l'agrégation des protéines (Hussain et al., 2018). Redman et al. (2002) ont démontré que les mycoendophytes pourraient aussi augmenter la tolérance à la chaleur chez leurs hôtes. Cette tolérance a été détectée chez *Dichanthelium lanuginosum* infecté par l'endophyte

*Covularia protuberata*, qui résiste à des températures extrêmes de 65°C durant plusieurs jours, alors que les plantes non infectées ne résistaient même pas à une température de 40°C (Ali et al., 2018 ; Lata et al., 2018 ; Kumar et al., 2019). De même, *Curvularia* sp. confère une thermotolérance aux Graminées (Chhipa et Deshmukh, 2019). Cette tolérance est probablement due à la mélanine, un pigment de la paroi cellulaire du champignon, qui peut dissiper la chaleur le long des hyphes et former un complexe avec les radicaux d'oxygène générés durant le stress thermique (Redman et al., 2002). Il a été suggéré que ces mycoendophytes agiraient comme des déclencheurs biologiques, pour activer la réponse au stress plus rapidement et plus fortement que dans les plantes non symbiotiques. Cette résistance à la température peut être très avantageuse pour ces plantes, qui pourraient croître dans des chaleurs où tous les agents pathogènes, les ravageurs et les mauvaises herbes ne résisteraient pas (Redman et al., 2002).

### **2.11. Rôle environnemental et avantages des mycoendophytes**

Les mycoendophytes sont également connus pour leur rôle écologique, en diminuant l'ampleur de la dégradation de l'environnement, l'érosion de la biodiversité, la pollution de l'eau et la destruction des sols, dus à l'intensification des activités anthropiques. Au fur et à mesure que l'industrialisation augmente, divers types de produits chimiques anthropiques (les différents hydrocarbures pétroliers (PHC), halogénés et aromatiques polycycliques (HAP), les solvants, les métaux lourds et les pesticides) sont introduits dans l'environnement et causent de nombreux problèmes (Ma et al., 2011).

L'utilisation des champignons s'est révélée comme une nouvelle méthode efficace, largement utilisée dans l'assainissement de l'environnement (Guo et al., 2008). Ces microorganismes sont connus pour immobiliser les ions de métaux lourds, en les liants à leurs parois cellulaires (Vankar et Bajpai, 2008) ; ils peuvent également utiliser ces contaminants comme source de nutriments et d'énergie et les convertir en substances solubles (Kumar et al., 2008 ; Dai et al., 2010).

La phytoremédiation est l'une des technologies vertes bien connues et émergentes, qui utilise des plantes pour dégrader les hydrocarbures et assainir les sols, les sédiments, les eaux de surface et souterraines contaminés par des métaux nocifs, des substances organiques et des radionucléides (Gerhardt et al., 2009). Ce processus peut être intensifié par l'alliance des plantes à leurs microbiomes fongiques, en améliorant la phytostimulation ou la rhizodégradation (Kavamura et Esposito, 2010). Étant donné que le processus de remédiation prend des centaines d'années et que son coût est également très élevé, les mycoendophytes peuvent jouer un rôle vital dans ce processus (Mishra et Venkateswara Sarma, 2017).

Les mycoendophytes contribuent directement ou indirectement au processus de phytoremédiation et de dégradation des toxines de l'environnement, indirectement en améliorant la croissance des plantes, en facilitant l'absorption des nutriments et directement en accumulant (mobilisation/immobilisation), ou en dégradant les polluants par l'endophyte lui-même (Mycoremédiation) (Deng et al., 2014). La phytoremédiation dépend des microorganismes et de la capacité des plantes à accumuler et à tolérer les fortes concentrations de polluants métalliques, avec une efficacité élevée (Ma et al., 2011).

Les parois cellulaires des champignons peuvent être un échangeur de cations, en raison de leur charge négative (Fomina et al., 2007). De plus, l'utilisation de biomasses fongiques comme matériaux de biosorption est très pratique et efficace (Maurya et al., 2006). La biosorption est un processus principal qui utilise particulièrement les groupes amino, carboxyle, hydroxyle et carbonyle de la paroi cellulaire pour la liaison aux métaux (Tomko et al. (2006). Des rapports suggèrent que les mycoendophytes, à savoir *Aspergillus niger* et *Penicillium* sp., ont montré une capacité de bioadsorption plausible, dans la restauration des habitats pollués par les métaux en adsorbant Cr, Ni et Cd, à partir de solutions monométalliques et multimétalliques (Ahmad et al., 2006).

*Trichoderma* peut éliminer et concentrer des ions, tels que Pb, Cd, Cu, Zn, Ni et As (Srivastava et al., 2011). *Trichoderma asperellum* et *Trichoderma viride* peuvent éliminer l'arsenic des milieux liquides par biovolatilisation (Mohsenzadeh et Shahrokhi, 2014). D'autres espèces comme *Trichoderma harzianum* favoriserait la croissance du *Salix fragilis* dans les sols contaminés par des métaux (Adams et al., 2007). Les mécanismes que *Trichoderma* peut utiliser pour diminuer le stress métallique dans les plantes sont reconnus pour améliorer la production de biomasse racinaire, l'hyperaccumulation de substances toxiques, la protection des tissus contre les dommages oxydatifs et l'amélioration de la disponibilité et de l'efficacité des nutriments (Mastouri et al., 2010).

Tomko et al. (2006) ont rapporté que *Beauveria bassiana* adsorbe efficacement le Cd et le Pb. Selon Kameo et al. (2000), l'accumulation du Cu et Cd dans les mycéliums de ce champignon se fait grâce aux protéines de liaison de faible poids moléculaire (métallothionéines). Ce champignon a la capacité de chélation des métaux lourds, en utilisant des oxalates comme chélateurs organiques pour le fer directement séquestré sur les hyphes fongiques, le cuivre avec la formation d'anneaux de "Liesegang" et l'argent avec co-précipitation d'oxalates de cuivre et d'argent (Joseph et al., 2012).

*Paecilomyces* peut être utilisé à des fins de biorestauration avec d'autres champignons filamenteux, tels que *Alternaria*, *Aspergillus*, *Geotrichum*, *Fusarium*, *Rhizopus*, *Monilia Mucor*,

*Penicillium* et *Trichoderma* (Zafar et al., 2007). De plus, ces champignons sont omniprésents dans la nature et facilement disponibles en grandes quantités, ce qui pourrait être utilisé comme source économique et continue de biosorbants (Wang et al., 2001).

*Lewia sp.* et *Phanerochaete chrysosporium*, deux mycoendophytes, ont montré une élimination étonnamment plus élevée de pyrène (hydrocarbure polyaromatique), en favorisant son accumulation dans les racines de leurs hôtes (Lei et al., 2007 ; Cruz Hernández et al., 2013). Ainsi, ces mycoendophytes ont le potentiel de dégrader les HAP et les composés récalcitrants de la litière (Dai et al., 2010 ; Chen et al., 2013). Cependant, les mycoendophytes *Fusarium equiseti*, *Fusarium acuminatum*, *Fusarium oxysporum* et *Fusarium reticulatum* étaient capables d'assainir le pétrole brut des régions fortement polluées. Il a été suggéré que la coopération des endophytes avec sa plante hôte s'est avérée plus efficace dans la remédiation, par rapport à leur contribution individuelle. De même, quelques levures se sont également avérées jouer un rôle crucial dans la dégradation des hydrocarbures (Bento et al., 2005).

### 3. Matériel et méthodes

#### 3.1. Echantillonnage sur terrain

##### 3.1.1. Collecte des racines

Les racines des douze sujets échantillonnés ont été transportées au laboratoire dans des sacs en plastique, contenant les sols sous pistachier de l'Atlas correspondants, pour les maintenir à l'état frais. Les racines sont ensuite triées selon leurs diamètres, en vue d'isoler les racelles les plus fines (diamètre  $\leq 0,5$  mm). Après plusieurs rinçages à l'eau courante afin de les débarrasser des débris du sol, les racines ont été séchées et préparées pour la mise en culture.

#### 3.2. Isolement et mise en culture des racines

##### 3.2.1. Préparation du milieu PDA

Parmi les milieux de culture adoptés pour l'ensemencement des champignons endophytes, nous avons utilisé le plus cité, à savoir le milieu PDA (Potato-Dextrose-Agar), amendé par un antibiotique, afin d'éliminer la croissance des bactéries endophytes. C'est un milieu semi-synthétique, dont la composition est la suivante :

- 200 g de pomme de terre ;
- 20 g de glucose ;
- 20 g d'agar-agar ;
- 1000 ml d'eau distillée.

Des tubercules de pommes de terre sont pelés, lavés et coupés en petits dés. Ils sont ensuite cuits dans 200 ml d'eau pendant 15 à 20 mn. La préparation obtenue est filtrée à travers une bande à gaz propre. Le filtrat est versé dans un Erlenmeyer d'un litre, placé sur un agitateur chauffant. On rajoute au filtrat le glucose et l'agar-agar, puis on complète le volume à 1000 ml. Le récipient est retiré de la plaque lorsque le milieu est homogène et clair.

Le milieu est versé dans un flacon d'un litre pour la stérilisation à l'étuve, à une température de 120°C pendant 30 mn. Après refroidissement, environ 500 mg d'antibiotique (Amoxicilline) ont été additionnés et enfin, le milieu est coulé dans des boîtes de Pétri, sous une hotte entre deux becs bunsen.

### 3.2.2. Stérilisation superficielle et ensemencements des racines

Cette étape précède la mise en culture. Elle consiste à éliminer les microorganismes épiphytes, qui demeurent sur la surface des racines. Pour la stérilisation des racines, nous avons adopté le protocole de Mandyam *et al.* (2010). Il comporte les quatre étapes suivantes :

- stérilisation superficielle à l'hypochlorite de sodium (0,5%) pendant 1 minute ;
- rinçage à l'eau distillée stérilisée ;
- traitement à l'alcool (70%) pendant 2 minutes;
- un deuxième rinçage à l'eau distillée stérilisée.

Les racines stérilisées ont été séchées à l'aide d'un papier absorbant stérile. Sous une hotte et entre deux becs bunsen, les racines ont été coupées aseptiquement en petits fragments de 1 cm de longueur, en utilisant des bistouris stériles. 40 fragments racinaires de 1 cm par sujet sont choisis pour la mise en culture, à raison de 4 fragments par boîte de Pétri. Au total, 480 fragments ont été étalés sur un milieu de culture semi-synthétique PDA. Les boîtes ont été scellées avec du parafilm et incubées à température de 25°C et à l'obscurité pendant 8 semaines.

### 3.2.3. Isolement et identification macroscopique et microscopique des souches fongiques

Afin d'isoler les champignons présents autour des fragments racinaires, des prélèvements minutieux à l'aide d'un matériel stérile ont été réalisés. Ensuite, nous avons identifié nos isolats fongiques à l'échelle phénotypique, sur la base de la morphologie des colonies et des caractéristiques microscopiques des différents phyla fongiques recensés.

#### 3.2.3.1. Identification macroscopique

L'observation macroscopique est une technique utilisée en microbiologie pour qualifier une souche fongique, sur un milieu de culture solide et précis. Elle consiste en une description des colonies selon les caractères morfo-cultureux, tel l'aspect général de la surface (taille,

topographie, contours, relief, texture, consistance, couleur, pigmentation, transparence, etc...), de leur revers et la vitesse de croissance (rapide, modérée ou lente).

### 3.2.3.2. Identification microscopique

Des prélèvements sur les différents isolats fongiques ont été étalés entre lame et lamelle, en ajoutant de la gélatine glycinée, afin d'être observé au microscope optique. Cette identification microscopique est basée sur les critères morphologiques des hyphes (aspect du mycélium, cloisonnement, coloration, largeur,...), des conidiophores (absents, simples, ramifiés), cellules conidiogènes (annelides, phialides,...), conidies (uni ou pluricellulaire, solitaire, en amas ou en chaîne, forme, etc...) et des structures reproductrices (périthèces, cleistothèces (sexuée), pycnide (asexuée), formes, tailles et couleurs des spores), en se basant sur les clés de détermination des différents articles collectés et aux clés de détermination des Deutéromycètes de Kiffer et Morellet (1997).

## 3.3. Traitement statistique des données

### 3.3.1. Calcul des abondances

Afin d'estimer la mycodiversité, des abondances relatives de différents phyla et genres fongiques pour les douze sujets ont été calculés suivant cette formule :

$$A (\%) = \frac{\text{Nombre de fragments colonisés}}{\text{Nombre total de fragments ensemencés}} \times 100.$$

### 3.3.2. Calcul des indices de diversité

Les résultats obtenus ont servi à calculer les différents indices de diversité tels : l'indice de Shannon, l'indice d'équitabilité de Piélou, l'indice de dominance et l'indice de similitude de Sørensen, pour mettre en évidence la diversité générique et la structuration des communautés fongiques dans les deux stations étudiées. La diversité de ces communautés a été évaluée en fonction des indices de diversité suivants :

➤ **Indice de diversité de Shannon (H)** : On le calcule en utilisant la formule :

$$H' = - \sum p_i \ln (p_i)$$

où «  $p_i$  » est la proportion d'individus que les espèces contribuent au total et «  $\ln$  » est le logarithme naturel (Shannon et Weaver, 1949).

➤ **Indice de Simpson (D)** : cet indice prend en compte la fréquence mesurée des espèces. Il accorde plus d'importance aux genres les plus fréquents, qu'à la richesse spécifique totale (Magurran, 1988). On le calcule par la formule suivante :

$$D = \sum Ni (Ni-1)/N (N-1)$$

**Ni** : nombre d'individus du genre donnée. **N** : nombre total d'individus.

Il est compris dans l'intervalle 0 et 1. La valeur est maximale lorsqu'il n'y a qu'un seul genre présent (dominance complète). La valeur minimale tend vers 0 lorsqu'il y a un grand nombre de genres, mais en faible occurrence (absence de dominance). Cet indice donne plus de poids aux genres abondants qu'aux genres rares.

### 3.4. Analyse statistique

Des analyses de variance (**ANOVA**) et une analyse en composantes principales (**ACP**) ont été réalisées, afin de déterminer les différences significatives et les interactions entre les genres fongiques recensés et leur environnement. Cette analyse a été faite à l'aide du logiciel Stat Box 6,40 (Excel 2003).

## 4. Résultats et discussion

### 4.1. Structure générique et distribution spatio-temporelle du rhizobiome fongique

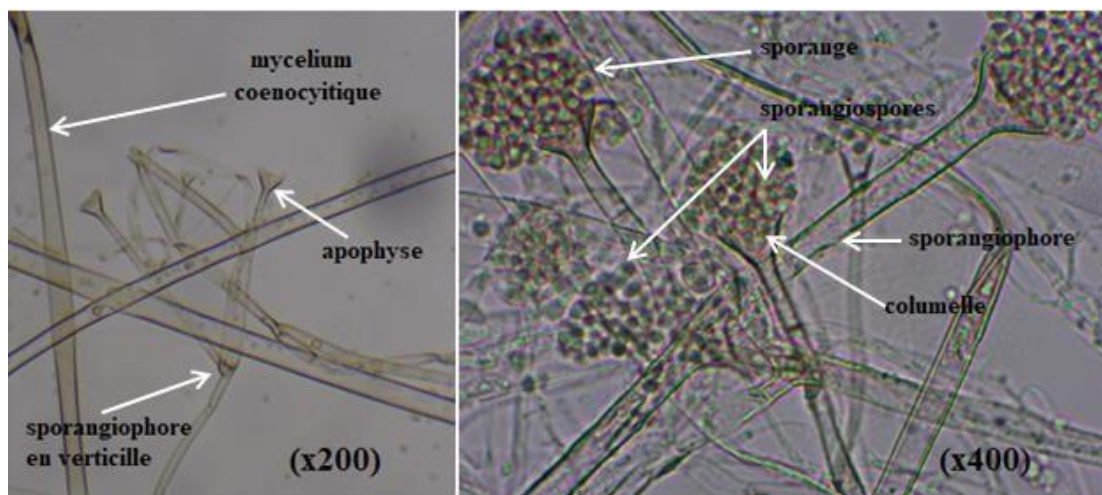
Un total de 50 souches fongiques a été isolé avec succès, à partir de 480 fragments racinaire des *Pistacia atlantica* Desf. L'identification macroscopique et microscopique a révélé ses souches, comme appartenant à 18 genres différents (Tableau 20), avec une majorité (86%) appartenant au phylum des Ascomycota, qui comprend trois classes, les Sordariomycètes, les Eurotiomycètes et les Dothidéomycètes. En revanche, les membres du phylum des Basidiomycota (Agaricomycètes) et Mucoromycota (Mucoromycètes) ne représentent que respectivement, 8% et 6% du total des souches identifiées. Les genres dominants dans cette étude sont *Fusarium* (28%), *Penicillium* (10%), *Cladosporium* (10%), *Rhizoctonia* (8%), *Acremonium* (6%), *Aspergillus* (6%) et *Ulocladium* (6%), tandis que le reste des genres est représenté par un à deux isolats, avec une abondances de 2% chacun d'eux. Certains résultats de la caractérisation morphologique microscopique sont présentés sur les figures 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57 et 58.

**Tableau 20.** Abondances des mycoendophytes racinaires de *Pistacia atlantica* Desf. dans les deux dayas prospectées de la wilaya de Laghouat (dayate El Gouffa et dayate Sâadi).

Genres	Famille	Ordre	Classe	Phylum	Abondance (%)
<i>Absidia</i>	Cunninghamellaceae	Mucorales	Mucoromycètes	Mucoromycota	2
<i>Acremonium</i>	Hypocreaceae	Hypocreales	Sordariomycètes	Ascomycota	6
<i>Arthrocristula</i>	Non défini	Non défini	Non défini	Ascomycota	2
<i>Aspergillus</i>	Trichocomaceae	Eurotiales	Eurotiomycètes	Ascomycota	6
<i>Bipolaris</i>	Pleosporaceae	Pleosporales	Dothideomycètes	Ascomycota	2
<i>Cephalotrichum</i>	Microascaceae	Microascales	Sordariomycètes	Ascomycota	2
<i>Chrysosporium</i>	Onygenaceae	Onygenales	Eurotiomycètes	Ascomycota	4
<i>Cladosporium</i>	Cladosporiaceae	Capnodiales	Dothideomycètes	Ascomycota	10
<i>Colletotrichum</i>	Glomerellaceae	Glomerellales	Sordariomycètes	Ascomycota	2
<i>Cunninghamella</i>	Cunninghamellaceae	Mucorales	Mucoromycètes	Mucoromycota	2
<i>Fusarium</i>	Nectriaceae	Hypocreales	Sordariomycètes	Ascomycota	28
<i>Macrophomina</i>	Botryosphaeriaceae	Botryosphaeriales	Dothideomycetes	Ascomycota	2
<i>Mucor</i>	Mucoraceae	Mucorales	Mucoromycètes	Mucoromycota	2
<i>Paecilomyces</i>	Thermoascaceae	Eurotiales	Eurotiomycètes	Ascomycota	2
<i>Penicillium</i>	Aspergillaceae	Eurotiales	Eurotiomycètes	Ascomycota	10
<i>Rhizoctonia</i>	Ceratobasidiaceae	Cantharellales	Agaricomycètes	Basidiomycota	8
<i>Ulocladium</i>	Pleosporaceae	Pleosporales	Dothideomycètes	Ascomycota	6
<i>Verticillium</i>	Plectosphaerellaceae	Glomerellales	Sordariomycètes	Ascomycota	4

#### 4.1.1. *Absidia*

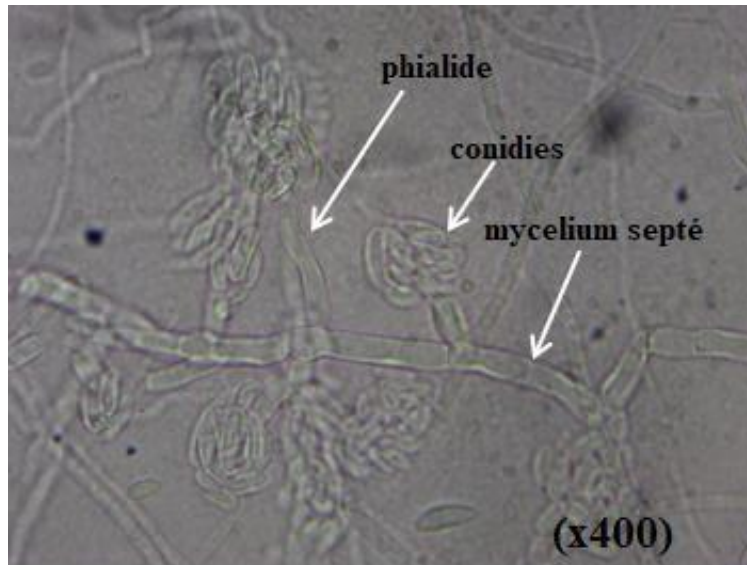
*Absidia* se développe rapidement et les colonies arrivent à maturité en 4 jours et peuvent couvrir la boîte de Pétri entièrement, en une semaine. Les colonies sont floconneuses. Au début, elles sont grises et deviennent rapidement gris olivâtre. Les hyphes sont larges et cœnocytiques. Ce genre produit généralement des sporangiophores en verticilles, provenant de stolons porteurs d'apophyses et de sporanges pyriformes, avec une paroi fragile. Les rhizoïdes ne sont jamais opposés aux sporangiophores et les columelles peuvent être coniques, subglobuleuses ou aplanées. *Absidia* produit typiquement des sporanges, avec une columelle et une apophyse distincte et hyaline. Il se reproduit de manière asexuée, par la formation de sporangiospores et de manière sexuée, par la formation de zygosporangies, au sein de zygosporanges, portés par des cellules suspensives opposées, qui ont des appendices (Figure 45).



**Figure 45.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Absidia*.

#### 4.1.2. *Acremonium*

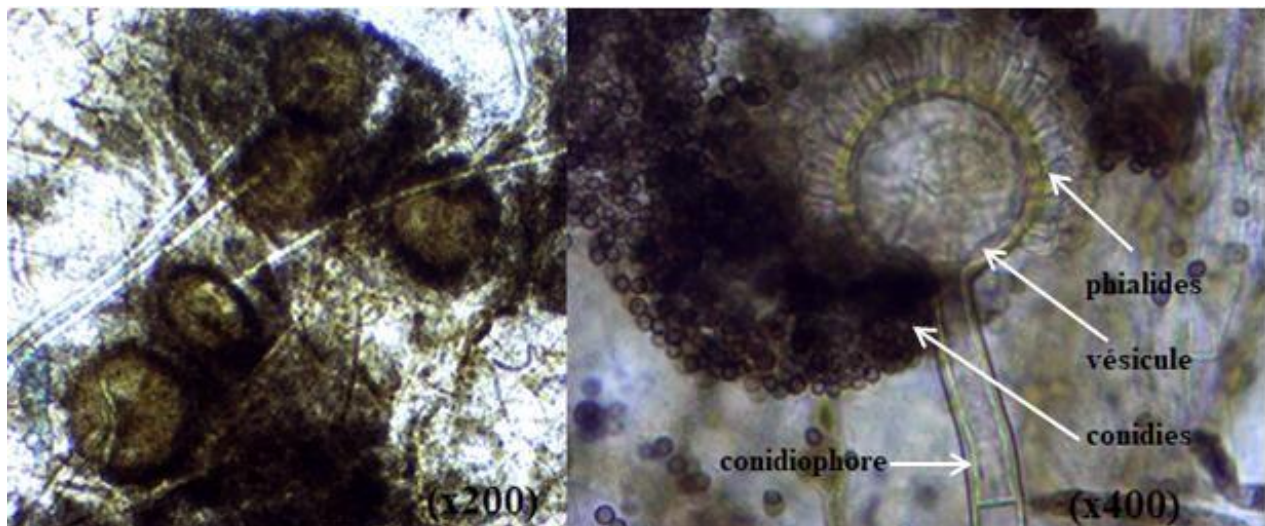
Le taux de croissance des colonies d'*Acremonium* est modérément rapide, mûrissant en 5 jours. Le diamètre de la colonie est de 1 à 3 cm, pendant une semaine. Sa texture est compacte, plate ou pliée et parfois surélevée au centre. Elle est glabre et veloutée. Une texture poudreuse peut également être observée. En vieillissant, la surface de la colonie peut devenir cotonneuse, en raison de la prolifération d'hyphes lâches. La couleur de la colonie est blanche, gris pâle ou rose pâle en surface. Le revers peut être incolore ; une production d'un pigment de couleur violette peut aussi être observée. Les hyphes sont hyalins et cloisonnés et généralement très fins et étroits. Des phialides non ramifiées, solitaires et dressées se forment directement sur les extrémités des hyphes. Les phialides sont séparées des hyphes par un septum et se rétrécissent vers leurs sommets, où se trouvent les conidies hyalines. Les conidies apparaissent généralement en grappes, en boules ou rarement en chaînes. Elles peuvent être simples ou multicellulaires, fusiformes et légèrement incurvées (Figure 46).



**Figure 46.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Acremonium*.

#### 4.1.3. *Aspergillus*

Les colonies sont à croissance rapide et sont de couleur jaune verdâtre et noirâtre. Les hyphes d'*Aspergillus* se caractérisent par une sporulation importante. Les têtes aspergillaires rayonnent généralement pour former des colonnes lâches : les phialides unisériées à bisériées naissent sur la vésicule, le conidiophore est à tige claire, généralement à parois épaisses et hyaline, les conidies sont piriformes, globuleuses à subglobuleuses, échinulées vert pâle, incolores. Le début de la sporulation des conidiophores est brun jaunâtre. Il se transforme rapidement en brun verdâtre (Figure 47).

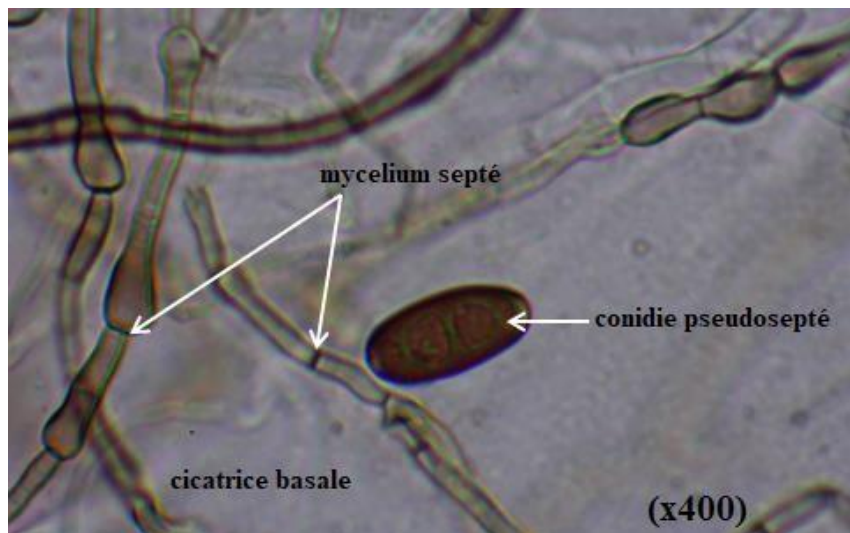


**Figure 47.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Aspergillus*.

#### 4.1.4. *Bipolaris*

Les colonies sont à croissance rapide et de couleur gris clair à gris foncé. Elles sont surélevées ou convexes, à surface papillaire, lobée ondulée, ou parfois à bord entier, immergée,

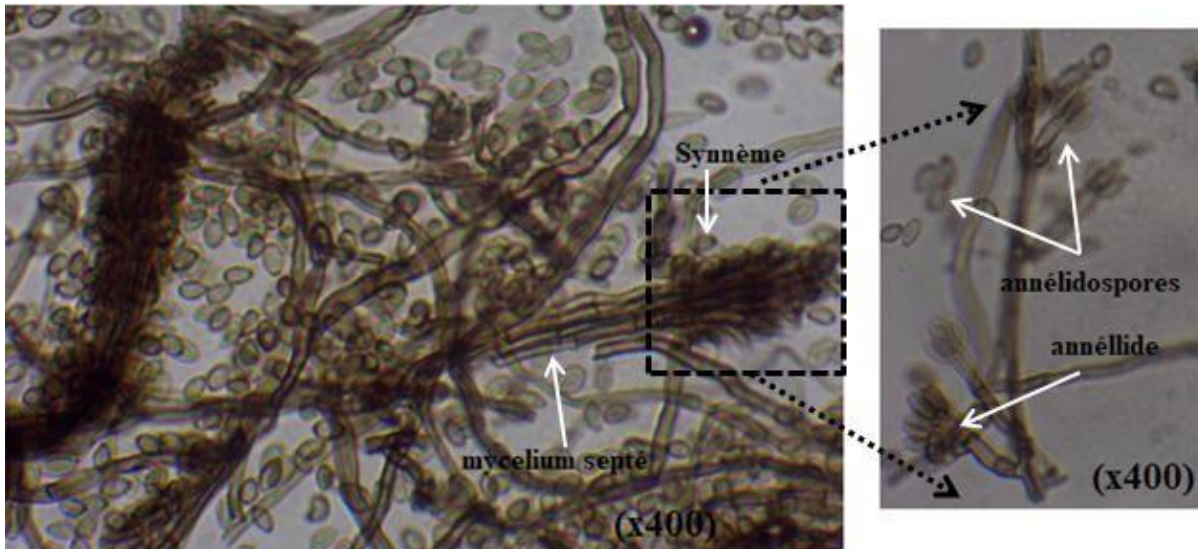
partiellement encastrée ou superficielle, le plus souvent globuleuse à ellipsoïdale, se formant sur le substrat dur, lisse ou recouvert de filaments végétatifs, ostiole central, souvent papillaire ou à col. Le mycélium aérien est duveteux ou cotonneux, hyalin, brun pâle, gris ou noir. Les conidiophores sont simples, ramifiés et parfois disposés en petits groupes, droits à flexueux et parfois genouillés. Les conidies sont le plus souvent incurvées, fusoïdes rarement droites, pseudoseptées, hyalines à olivacées profondes, germant par la production de deux tubes germinatifs polaires, l'un partant de l'apex et l'autre immédiatement de la cicatrice basale (Figure 48).



**Figure 48.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Bipolaris*.

#### 4.1.5. *Cephalotrichum*

Les colonies sont à croissance lente. Elles apparaissent veloutées, poudreuses, floconneuses, fasciculées, plates, blanches, devenant gris pâle à gris foncé. Elles se caractérisent par la production de conidies dans le basipète, à partir de cellules conidiogènes anellidiques, qui apparaissent sur la partie supérieure de synnèmes, à pigmentation foncée. Les hyphes sont subhyalins à brun foncé, minces et à parois lisses. Les conidiophores issus du mycélium aérien sont ramifiés, cloisonnés, lisses, souvent agrégés en synnèmes. Les cellules conidiogènes généralement disposées en pénicillaire, anellidiques, en forme de flacon sont subhyalines à brun foncé et à paroi lisse. Les conidies sont basipétales, carénées, uniloculaires, ovoïdes, ellipsoïdales, globuleuses à subglobuleuses, largement tronquées à la base, hyalines, à parois minces ou épaisses, lisses ou nettement verruqueuses. Les synnemata sont à stipe brun pâle à noir et fertile à la partie supérieure, formant une tête sporulante arrondie à cylindrique ; les soies stériles peuvent être formées à la partie supérieure des synnèmes, cloisonnées, longues, cylindriques, ramifiées, droites ou enroulées (Figure 49).



**Figure 49.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Cephalotrichum*.

#### 4.1.6. *Cladosporium*

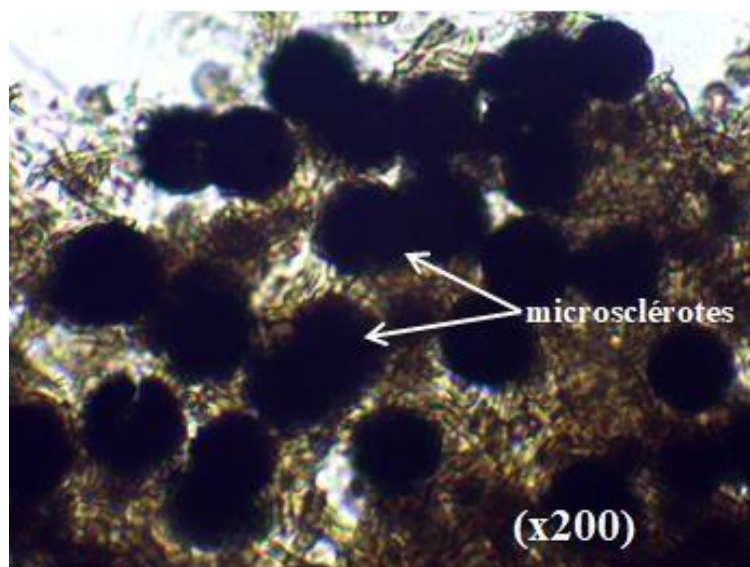
Les colonies ont une croissance relativement lente, atteignant jusqu'à 2 cm de diamètre en une semaine, épandues, opprimées au milieu, de couleur vert olive à brun olivâtre. Le mycélium immerge superficiellement, ses hyphes sont cloisonnés, principalement ramifiés, subhyalins à pigmentés et lisses. Les conidiophores macronémateux et micronémateux sont solitaires, en petits faisceaux lâchement à densément cespiteux, cloisonnés, dressés à non ramifiés ou ramifiés, pigmentés, à prolifération holoblastique, parfois entéroblastique, généralement sympodiaux. Les cellules conidiogènes sont intégrées, terminales ou intercalaires, monoblastiques ou polyblastiques, à prolifération sympodiale. Les conidies sont solitaires ou carénées, en longues chaînes ramifiées, de formes variables, généralement subglobuleuses, ovoïdes, ellipsoïdes, oblongues à cylindriques, aseptées ou à plusieurs septa, brun olivâtre pâle et le plus souvent lisses (Figure 50).



**Figure 50.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Cladosporium*.

#### 4.1.7. *Colletotrichum*

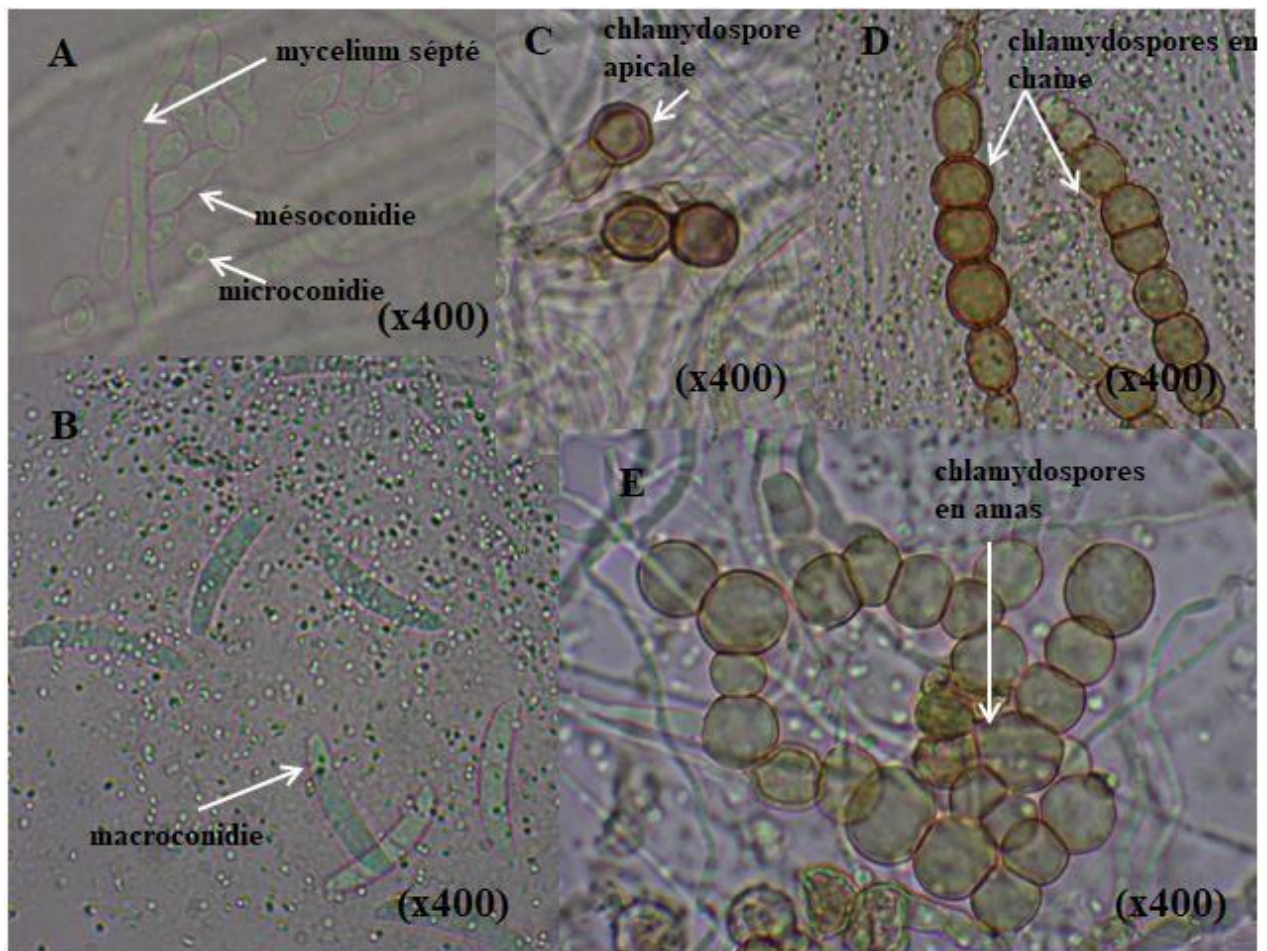
Les colonies sont de pigmentation foncée et contiennent une masse de microsclérotos noirs, à croissance lente, atteignant jusqu'à 7 cm de diamètre en une semaine. Les colonies sont duveteuses, cotonneuses, irrégulières, gris verdâtre et à revers gris brunâtre. Les isolats ont produit des acervules en forme de disque, avec des soies brunes, lisses, cloisonnées et effilées vers l'apex. Les conidiophores sont hyalins à bruns, cloisonnés, ramifiés seulement à la base, lisses, formés à partir des cellules supérieures des conidiomes. Les cellules conidiogènes sont phialidiques, hyalines, lisses et cylindriques. Les conidies sont hyalines, uniloculaires, droites, obtuses à l'apex et cylindriques (Figure 51).



**Figure 51.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Colletotrichum*.

#### 4.1.8. *Fusarium*

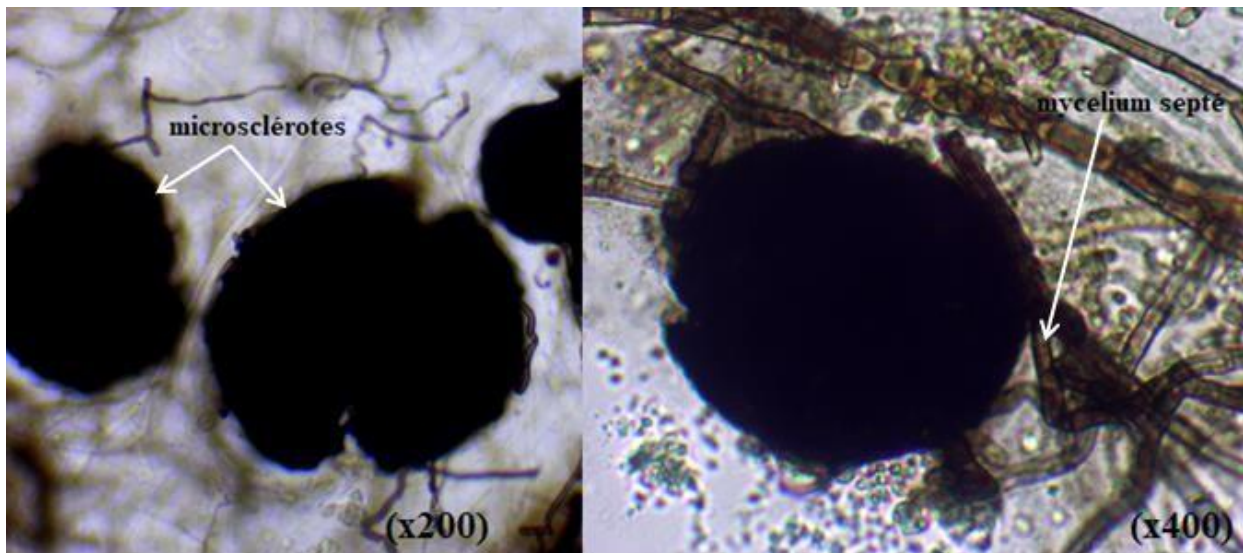
Les colonies atteignent jusqu'à 3 cm de diamètre en une semaine. Ce genre se caractérise par une croissance très rapide du mycélium feutré, rose à violet et de chlamydozoospores de couleur orange ou rouge foncé, avec des sporodochies discrètes ou abondantes. Les conidiophores sont simples à ramifiés verticalement, hyalins, lisses et phialidiques. Les macroconidies sont légèrement incurvées ou recourbées aux extrémités pointues, typiquement en forme de croissant, avec 3 à 5 septa, la cellule apicale légèrement incurvée. Les microconidies sont abondantes, à parois minces, ovoïdes à fusiformes, uniloculaires et hyalines. Les chlamydozoospores sont abondantes, intercalaires, globuleuses, à paroi mince, produites isolément, en chaînes ou en grappe (Figure 52).



**Figure 52.** Aspect microscopique de différentes structures fongiques (A, B, C, D et E) du genre *Fusarium*.

#### 4.1.9. *Macrophomina*

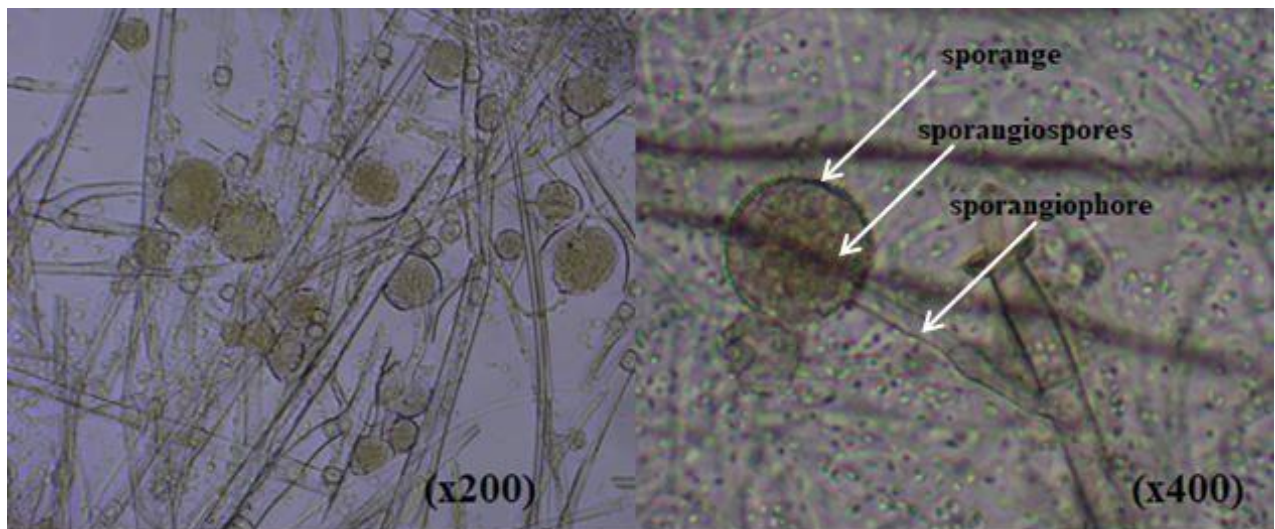
*Macrophomina* produit des colonies de couleur qui varient du brun au noir et qui deviennent foncées avec l'âge. Le mycélium aérien abondant est produit avec des sclérotés incrustés dans les hyphes, ou enfouis dans ou sur la surface du milieu PDA. De nombreux sclérotés de couleur brun foncé à noir sont visibles au revers des boîtes. Le mycélium est caractérisé par la formation de cellules monilides, ou en forme de tonneau et la formation de septum près de la ramification du mycélium. Les ramifications se produisent à angle droit par rapport aux hyphes primaires, mais les ramifications à angles aigus sont également courantes. Les hyphes sont initialement hyalins, devenant miel ou noir. Les microsclérotés sont d'une centaine de cellules hyphales, agrégées par la mélanine, qui donne leur couleur noire. Les microsclérotés sont irréguliers, à l'exception de quelques-unes qui sont rondes à oblongues (Figure 53).



**Figure 53.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Macrophomina*.

#### 4.1.10. *Mucor*

Les colonies sont à texture floconneuse, de couleur jaune. Leur croissance est rapide. Elles sont caractérisées par des sporangiophores simples ou ramifiés, des sporanges non apophysés et globuleux et une paroi sporangiale incrustée (Figure 54).

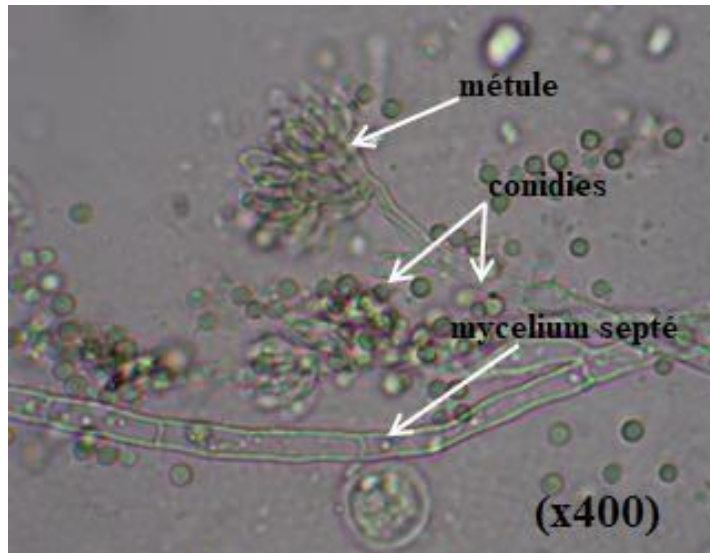


**Figure 54.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Mucor*.

#### 4.1.11. *Penicillium*

Les colonies sont modérément profondes, enfoncées au centre, planes, à marges modérément profondes, étroites et entières, blanches, à texture veloutée. La sporulation est moyennement dense et les conidies sont en masse vert-gris, vert-jaune et vert sombre. Les *Penicillium* se distinguent par leur organisation en pinceau. Le thalle est formé d'un mycélium septé et hyalin. Il porte des conidiophores simples ou ramifiés, avec des septa clairs et incolores, ramifiés aux extrémités, à forme capitulaire et produisant des spores, sous forme de phialides péciculés et parfois en forme de bouteille. Les phialides sont disposés en verticilles, à l'extrémité

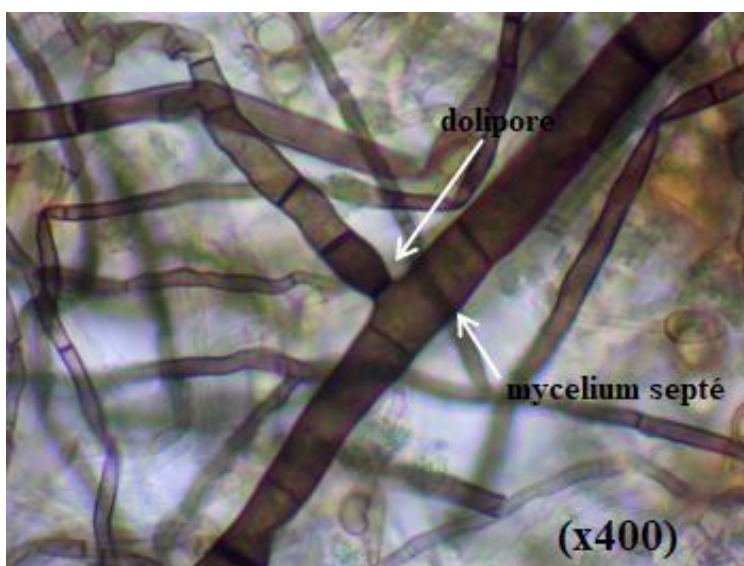
des conidiophores. Elles peuvent être insérées directement ou par l'intermédiaire d'une ou plusieurs rangées de métules. Elles donnent naissance à des conidies, qui sont des spores unicellulaires, globuleuses, elliptiques, cylindriques ou fusiformes, lisses ou rugueuses, hyalines, grisâtres ou verdâtres (Figure 55).



**Figure 55.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Penicillium*.

#### 4.1.12. *Rhizoctonia*

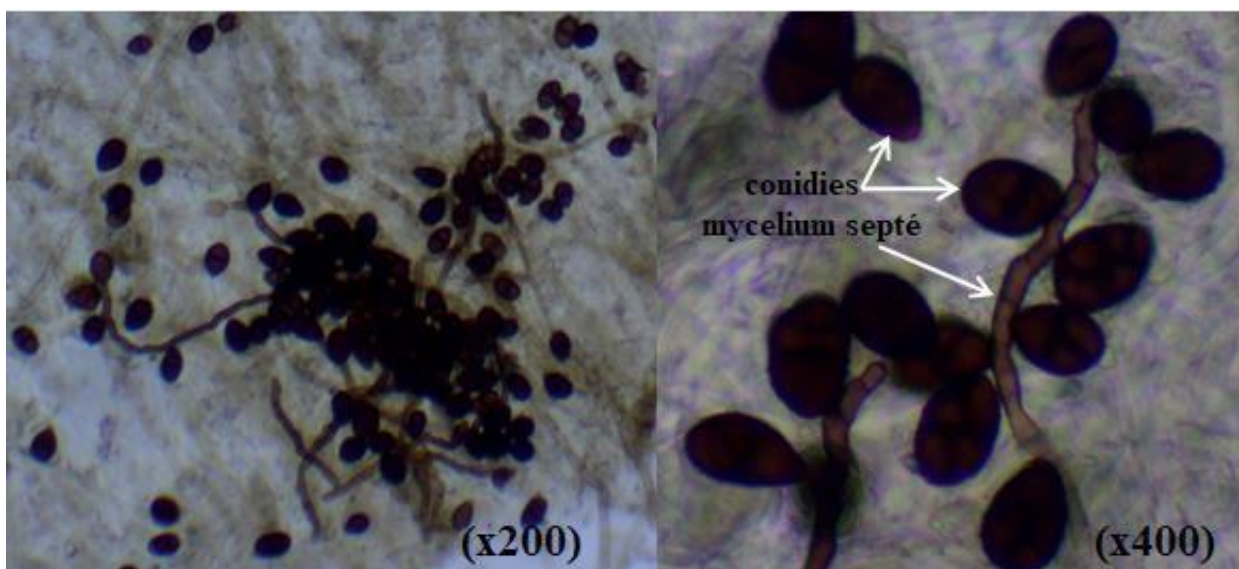
Les colonies se développent assez rapidement. Les jeunes colonies sont blanches, mais les plus anciennes ont des nuances de brun. Le mycélium est d'abord blanc et devient ensuite noir. Le diamètre des hyphes dans une colonie varie considérablement selon l'âge de la colonie. Les septa dolipores sont une caractéristique importante de ce genre. Les ramifications se produisent près du septum distal d'une cellule, dans les hyphes jeunes et en progression. Dans les hyphes plus âgés, la ramification peut se produire à n'importe quel endroit le long de la cellule. La constriction des hyphes des branches au point d'origine et la formation d'un septum à angle droit au point d'origine semblent être des caractéristiques stables et fiables de ce genre. La culture ne produit pas de spores, mais elle est composée d'hyphes et de sclérotés. Les cellules monilioïdes du mycélium sont longues et peuvent être hyalines ou brunes, en forme de tonneau, piriformes, irrégulières ou lobées, groupées de manière lâche ou étroitement serrée (Figure 56).



**Figure 56.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Rhizoctonia*.

#### 4.1.13. *Ulocladium*

Les colonies croissent généralement rapidement ; elles sont brun foncé à noir olivâtre, ou grisâtre et d'une texture floconneuse ou laineuse à cotonneuse. Le revers est noir. Elles se développent rapidement. Les hyphes sont septés et de couleur brun clair à brun foncé. Les conidiophores sont bruns dorés, simples ou parfois ramifiés, de 40 à 55  $\mu\text{m}$  de long et de 5 à 7  $\mu\text{m}$  de diamètre. Ils sont à parois lisses, fortement géniculés, donnant un aspect de zigzag. Les conidies sont en général de couleur brun foncé, pluricellulaires, ovoïdes et souvent à parois rugueuses (Figure 57).

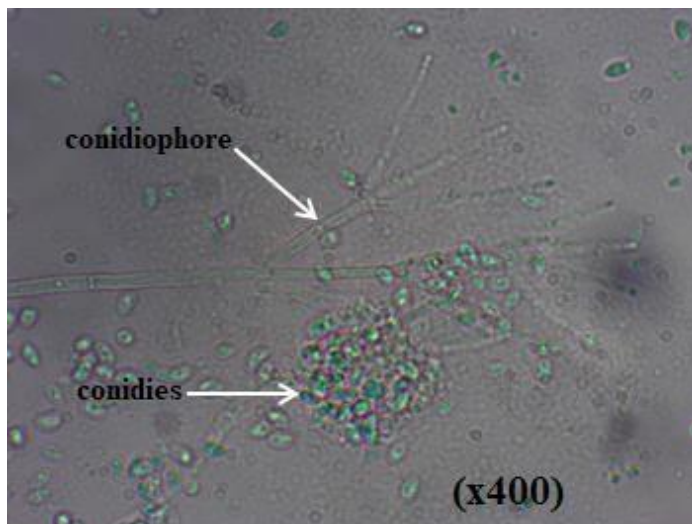


**Figure 57.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Ulocladium*.

#### 4.1.14. *Verticillium*

Les colonies sont à croissance lente, atteignant quelques millimètres de diamètre en une semaine, de couleur blanche à jaune pâle, veloutées à cotonneuses et à revers incolore ou jaune

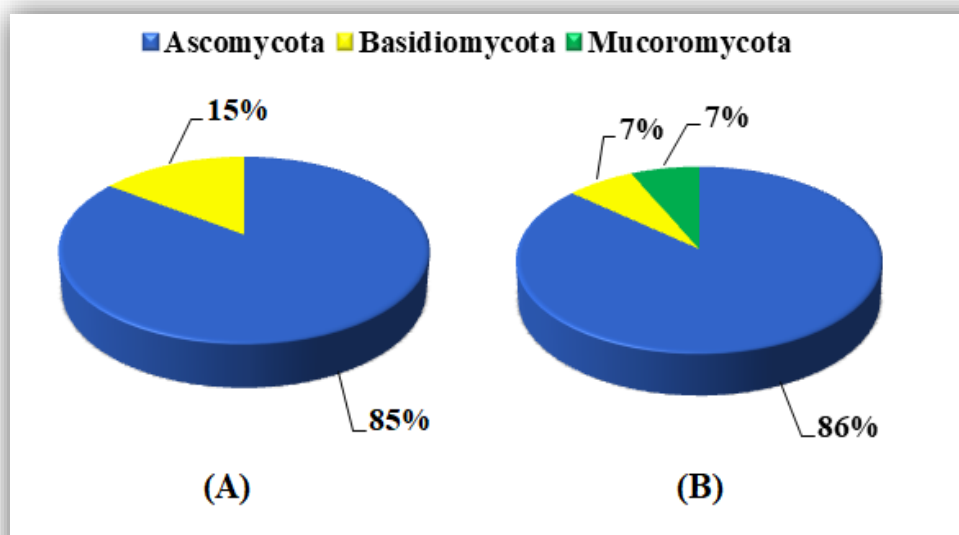
pâle. Les conidiophores sont peu différents du mycélium végétatif, plus ou moins ramifiés et à cellules conidiogènes soit solitaires, soit en verticilles de deux ou plus. Ils sont de taille variable. Les conidies sont ellipsoïdales à cylindriques, aux extrémités arrondies et de taille très variable. Les chlamydospores sont absentes (Figure 58).



**Figure 58.** Aspect microscopique des différentes structures fongiques du genre *Verticillium*.

#### 4.2. Mycodiversité

À partir de cette étude, nous avons identifié 14 isolats fongiques représentant le phylum des Ascomycota, trois provenant des Mucoromycota et un seul des Basidiomycota (Figure 59). Le phylum des Ascomycota serait le représentant le plus courant de la communauté mycoendophyte, lorsqu'il est isolé à l'aide d'un protocole d'isolement standard (He et *al.*, 2012 ; Koukol et *al.*, 2012). Ce même résultat a été noté dans notre étude. Des travaux antérieurs ont montré que le mycobiote se compose principalement d'Ascomycota et dans une moindre mesure de Basidiomycota et Mucoromycota (Sinclair et Cerkauskas, 1996 ; Giordano et *al.*, 2009 ; Sun et Guo, 2012 ; Muller et *al.*, 2016). Cela semble être une caractéristique générale du mycobiote endophyte des plantes ligneuses (Angelini et *al.*, 2012 ; Martins et *al.*, 2016). Il a été rapporté que les champignons du phylum des Basidiomycota dépendent de la méthode de culture (Crozier et *al.*, 2006), ce qui explique le petit nombre d'isolats dans cette étude. Des études comparatives ont également indiqué que seule une petite partie des microorganismes présents dans la nature pouvait être cultivée, en utilisant des techniques microbiologiques conventionnelles. Il existe de nombreux facteurs défavorables, qui pourraient affecter leur capacité à être cultivées dans des conditions de laboratoire. Parmi eux figurent le manque de connaissances sur leurs besoins nutritionnels et la nature exigeante des microorganismes, en particulier lorsqu'ils proviennent d'échantillons environnementaux (Amann et *al.*, 1995).

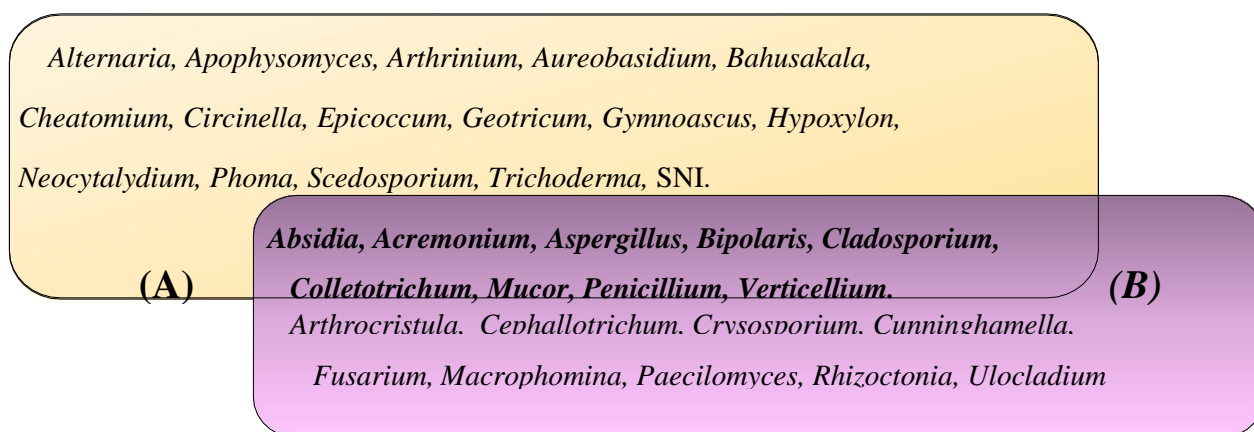


**Figure 59.** Abondances des phyla fongiques des racines échantillonnées des deux populations de *Pistacia atlantica* de dayate El Gouffa (A) et dayate Sâadi (B).

D'après Schoch et *al.* (2009), les Ascomycota représentent le plus grand phylum fongique. Ces espèces se trouvent dans de nombreuses niches écologiques et pratiquement dans toutes les espèces végétales et les écosystèmes. Ils peuvent décomposer des substrats organiques ou agir en tant que mutualistes, parasites ou agents pathogènes. Leur prédominance semble être une caractéristique générale des mycobiotés endophytes (Stone et *al.*, 2004 ; Morakotkarn et *al.*, 2006 ; Neubert et *al.*, 2006 ; Sánchez Márquez et *al.*, 2008). De plus, ils sont généralement le groupe fongique prédominant colonisant les racines (Porrás-Alfaro et Bayman, 2011 ; Wehner et *al.*, 2014). Les deux autres phyla qui suivent sont faiblement présents. Ce résultat suggère que ces champignons peuvent être rares dans les racines de *Pistacia atlantica*. La faible occurrence des Basidiomycota peut être attribuée à leur croissance lente et à leur échec de compétition avec d'autres mycoendophytes (Lindahl et Boberg, 2007). Quant aux Mucoromycota, il a été suggéré que cela pourrait être lié aux faibles préférences à l'hôte ou à l'organe colonisé. Cependant, Sieber (2007) et Persoh (2013) ont émis l'hypothèse que ce phylum se présente à l'état de repos dans les tissus végétaux et nécessite certains signaux pour devenir actif. En effet, il a été rapporté que les mycoendophytes appartenant aux phyla des Mucoromycota et Basidiomycota sont retrouvés beaucoup plus chez les plantes herbacées (Porrás-alfaro et Bamyán, 2011).

Divers Ascomycota, Basidiomycota et Mucoromycota habitent à la fois les parties rhizosphériques et phyllosphériques des plantes (Terhonen et *al.*, 2019). Cela est confirmé par nos résultats et ceux de Benfoddil (2015) (Figure 60) et Zareb et *al.* (2021) (Figure 61), qui ont travaillé sur la partie phyllosphérique de *Pistacia atlantica*. Des études antérieures ont montré que les différents compartiments végétaux hébergent des communautés fongiques différentes (Giordano et *al.*, 2009 ; Pinto et *al.*, 2014 ; Vepštaite-Monstavice et *al.*, 2018). Cela a été vérifié à

l'aide d'une enquête, qui a révélé que les structures de la communauté fongique diffèrent considérablement entre les organes végétaux, car chaque organe forme un microenvironnement distinctif (Ren et al., 2019). Dans cette étude, les mycoendophytes racinaires se sont avérés différents par rapport à ceux de la phyllosphère et avec une richesse et une diversité fongiques moins élevées. Dreyfuss et Petrini (1984) ont signalé que certains champignons sont confinés presque exclusivement aux racines, tandis que d'autres aux organes végétaux aériens. Par contre, Zakaria et al. (2010) ont rapporté que la présence de mycoendophytes dans différentes parties de la plante n'était pas spécifique à un tissu.



**Figure 60.** Souches en communs entre les deux compartiments : feuilles (A) et racines (B) de *Pistacia atlantica* isolés en saison printanière.



**Figure 61.** Souches en communs entre les deux compartiments : feuilles (A) et racines (B) de *Pistacia atlantica* isolés en saison printanière.

Sieber (2002) a postulé que 3000 à 4000 fragments racinaires doivent être échantillonnés pour détecter la totalité des espèces présentes dans une espèce végétale donnée. Cet auteur a estimé une vingtaine d'espèces de mycoendophytes pour une espèce hôte herbacée et de 30 à 40 espèces pour un hôte ligneux. D'ailleurs, une taille plus petite d'échantillon n'est pas suffisante pour faire une conclusion sur la spécificité végétale, organique ou tissulaire des mycoendophytes. De plus, la présence de certains champignons à croissance rapide, qui masque la présence d'autres

à croissance lente, peut également biaiser les résultats. Cependant, les résultats actuels indiquent définitivement la possibilité d'une spécificité des plantes, des organes et des mycoendophytes ; ce qui nécessite des études plus approfondies avec une plus grande taille d'échantillons, une dissection minutieuse, une culture et une analyse séparées des échantillons de différents organes (Desale, 2016).

La plupart des Ascomycota associés à *Pistacia atlantica* appartiennent aux classes des Sordariomycètes (42%), des Eurotiomycètes (22%) et des Dothidéomycètes (20%). Ce résultat est en accord avec celui de Porras-Alfaro et Bayman (2011), qui confirment que la plupart des Ascomycota associés aux plantes appartiennent à ces classes. La dominance mycoendophyte en particulier des Dothidéomycètes et Sordariomycètes chez certaines espèces semble être des phénomènes de coévolution (Arnold et al., 2007 ; Soltani, 2017). Nous suggérons que *Pistacia atlantica* pourrait-être un réservoir important pour les Sordariomycètes et Eurotiomycètes, souvent écologiquement et économiquement importants.

Il est supposé que les plantes peuvent avoir un impact actif sur la diversité et la composition du microbiote associé à leurs racines, grâce à un processus de sélection. La sélection initiale est souvent accomplie par rhizodéposition, qui médiate les changements induits par le substrat dans la structure de la communauté. Une sélection supplémentaire des mycoendophytes racinaires se produit, via des mécanismes induits par le génotype de l'hôte, limitant le nombre de microorganismes colonisant les tissus internes (Bulgarelli et al., 2013 ; Gallart et al., 2018 ; Cregger et al., 2018). En comparaison avec les sols rhizosphériques, les communautés endosphériques sont enrichies en champignons biotrophes mutualistes. En revanche, des indications ont montré que les types de sols sont les forces motrices principales, affectant les communautés microbiennes de la rhizosphère (Weinert et al., 2011 ; Gallart et al., 2018 ; Cregger et al., 2018). La composition du microbiote végétal est donc déterminée de manière synergique par le génotype de la plante et des facteurs environnementaux. La compréhension des facteurs biotiques et abiotiques influençant l'assemblage et la stabilité de la communauté microbienne végétale sera cruciale pour tout effort de gestion des microbiomes végétaux (Busby et al., 2017).

Sur la base du total des isolats fongiques identifiés à l'aide de la méthode morphologique, le genre *Fusarium* est principalement le plus fréquent dans les deux sites échantillonnés, constitué de 42,92% du total des isolats obtenus à partir de cette étude. Cela pourrait être lié au fait que le taux de croissance de ce genre est plus élevé que ceux de plusieurs espèces fongiques (Bekker et al., 2006 ; Raza et al., 2017). De plus, les espèces appartenant à ce genre sont bien connues pour produire plusieurs composés toxiques, qui limitent la croissance d'autres espèces fongiques et lui donnent ainsi l'aptitude de dominer (Crutcher et al., 2017 ; Luz et al., 2017). Notre résultat

est en accord avec les résultats de Hoffet *al.* (2004) et Busby et *al.* (2016), qui ont suggéré que les mycoendophytes sont fréquemment dominés par quelques taxons.

*Fusarium* est considéré parmi les endophytes racinaires les plus fréquents et les plus répandus, après les champignons endophytes fongés et septés (DSE) (Eshel et Beeckman, 2013). Ce genre est ubiquiste (Summerell et *al.*, 2001). La littérature révèle que sa diversité et sa dominance chez les espèces végétales est remarquable. Ses espèces se sont adaptées à un large éventail de sites géographiques, de conditions climatiques, d'habitats écologiques et de plantes hôtes (Backhouse et *al.*, 2001). D'ailleurs, plusieurs espèces de ce genre ont été documentées dans le monde entier (Summerell et *al.*, 2001).

Les espèces de *Fusarium* sont hémibiotrophes : elles infectent les tissus vivants sous forme de biotrophes, mais après une période de latence, elles peuvent entraîner la mort des tissus hôtes, auquel cas le champignon devient un saprotrophe. Certes, dans les situations où le stade saprotrophique est empêché, l'accumulation de mycotoxines pourrait être réduite (Bacon et Yates, 2006). Ces mycotoxines jouent un rôle important dans la stratégie de survie à long terme du champignon producteur. *Fusarium* non pathogène peut induire une résistance à l'hôte contre les champignons pathogènes (Yates et *al.*, 1997 ; Sieber, 2002). Une colonisation des racines de maïs et du pois par des souches avirulentes de *Fusarium* a réduit la maladie causée par des champignons pathogènes (Benhamou et Garand, 2001). La croissance du pathogène a été limitée aux couches cellulaires les plus externes par le dépôt accéléré de lignine, une barrière mécanique pour limiter la colonisation des organismes envahisseurs (Narisawa et *al.*, 2004). Des résultats similaires ont été obtenus à partir de *Fusarium oxysporum*, qui a inhibé *Verticillium* chez l'aubergine par compétition (Angelopoulou et *al.*, 2015). Les souches avirulentes de *Fusarium* ont consommé les sources de carbone plus efficacement que l'agent pathogène (Couteaudier et Alabouvette, 1990). Les champignons bénéfiques peuvent priver les agents pathogènes d'espace et de nutriments, en colonisant la niche écologique du pathogène (Ghorbanpour et *al.*, 2018). Le genre *Fusarium* joue un rôle important dans l'absorption des nutriments par les racines (Kuldau et Yates, 2000) et dans la tolérance des plantes hôtes aux conditions environnementales à fortes contraintes (Gonzalez-Teuber et *al.*, 2017).

Outre *Fusarium*, d'autres genres de champignons tels que *Acremonium*, *Aspergillus*, *Bipolaris*, *Cladosporium*, *Penicillium*, *Rhizoctonia* et *Ulocladium* seraient également des mycoendophytes prédominants dans les zones arides. Ils ont été précédemment signalés chez *Pistacia atlantica* (Zareb, 2014 ; Benfoddil, 2015 ; Zareb et *al.*, 2021) et même chez d'autres plantes poussant dans cet écosystème, telles que *Peganum harmala* (Ouzid, 2018) et *Limoniastrum feei* (Medjeber, 2019). Notre étude a également révélé des mycoendophytes moins

connus, à savoir : *Arthrocristula*, *Cephalotrichum*, *Chrysosporium*, *Cunninghamella* et *Paecilomyces*, en tant que membres de la communauté dans les racines de *Pistacia atlantica*.

Plusieurs microorganismes de différents groupes taxonomiques sont hébergés dans les racines. La capacité de certaines espèces spécifiques de croître et survivre dans des organes dépend de leur capacité à utiliser les nutriments disponibles et de concurrencer d'autres organismes, qui colonisent simultanément l'organe considéré (Leplat, 2012). Les premiers colonisateurs peuvent être des copiotrophes \*\*, qui peuvent être considérés comme des "stratège r", utilisant les sources de carbone facilement disponibles et maximisant leur taux de croissance intrinsèque, lorsque les ressources sont disponibles (Pianka, 1970). Les microorganismes qui colonisent la racine aux stades ultérieurs de la colonisation sont oligotrophes, qui peuvent être considérées comme des "stratège K". Par rapport aux "stratège r", les "stratège K" ont un taux de croissance lent, une meilleure capacité de dégrader et d'utiliser les substances organiques récalcitrantes et de meilleurs taux de survie, lorsque les ressources sont limitées (Bastian et al., 2009). En appliquant le concept de stratège "r et K" à la comparaison des différents mycoendophytes impliqués dans la colonisation de *Pistacia atlantica*, nous pourrions considérer le genre *Fusarium* comme un mycobiotte à "stratège r" pendant sa phase biotrophe, car il peut croître rapidement lorsque les nutriments sont disponibles. Cela pourrait être lié aux enzymes qu'il sécrète en présence des racines, telles que les xylanases, qui sont importantes au début de la colonisation (Amrita et al., 2012). Leur abondance pourrait diminuer rapidement, en maintenant les conditions à niveau élevé ou bas ce qui favorise l'activité des autres mycoendophytes.

#### 4.2.1. Dayate El Gouffa

##### 4.2.1.1. Richesse spécifique et abondance relative

Neuf genres de mycoendophytes ont été identifiés et répartis en deux phyla : Ascomycota (71,25%) et Basidiomycota (28,75%). Ces résultats montrent une dominance du genre *Fusarium* (43,96%), suivi des deux genres : *Rhizoctonia* et *Acremonium*, avec 28,75% et 10,83% respectivement. Le reste des mycoendophytes est moyennement à faiblement présent (Tableau 21). Nous notons la dominance du genre *Fusarium* chez la plupart des sujets et une dominance du genre *Rhizoctonia* chez les sujets EG1 et EG6. Enfin, une équirépartition des genres restants chez tous les sujets. La richesse la plus élevée est relevée chez le sujet EG2 et la plus faible est celle du sujet EG1 (Tableau 22).

\*\*

Le terme copiotrophe est employé pour désigner des organismes à croissance rapide dans un environnement riche en nutriments, en particulier en carbone.

**Tableau 21.** Abondances relatives (%) des mycoendophytes racinaires des sujets échantillonnés de *Pistacia atlantica* à dayate El Gouffa.

Genres	Moyenne (%) ± ES
<i>Acremonium</i>	10,83 ± 2,86
<i>Arthrocristula</i>	1,67 ± 0,83
<i>Bipolaris</i>	5,63 ± 1,49
<i>Cladosporium</i>	0,83 ± 0,26
<i>Fusarium</i>	43,96 ± 4,68
<i>Penicillium</i>	2,50 ± 1,02
<i>Rhizoctonia</i>	28,75 ± 6,67
<i>Ulocladium</i>	2,08 ± 0,82
<i>Verticillium</i>	3,75 ± 1,88

**Tableau 22.** Distribution des mycoendophytes racinaires dans les sujets de *Pistacia atlantica* de dayate El Gouffa.

Sujets Genres	EG1	EG2	EG3	EG4	EG5	EG6
<i>Acremonium</i>	-	++	+++	+	-	+
<i>Arthrocristula</i>	-	+	-	+	-	-
<i>Bipolaris</i>	-	+	+	+	+	-
<i>Cladosporium</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Fusarium</i>	+++	++	+++	+++	+++	+++
<i>Penicillium</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Rhizoctonia</i>	+++	+	-	+	++	+++
<i>Verticillium</i>	-	++	-	-	-	-
<i>Ulocladium</i>	-	+	-	-	+	+

+++ : dominant (> 60%), ++ : fréquent (25-60%), + : présent (< 25%), - absent.

#### 4.2.1.2. Diversité fongique

La diversité fongique des racines du pistachier de l'Atlas de dayate El Gouffa est estimée par l'indice de Shannon et l'indice de Simpson. Les valeurs de l'indice de Shannon varient de 1,02 bit, enregistré au niveau du sujet EG1, à 2 bit, noté au niveau du sujet EG2. Les autres sujets (EG3, EG4, EG5 et EG6) enregistrent des diversités moyennes. Ces fortes valeurs correspondent à une diversité générique élevée, associée à des abondances relativement homogènes entre les espèces. Les valeurs moyennes se traduisent par une diversité spécifique moyenne. Cependant, la valeur de l'indice de dominance est faible chez le sujet EG2 (0,13) et maximale chez le sujet EG4 (0,46). Des valeurs plus élevées reflètent proportionnellement la plus faible diversité d'espèces et vice-versa (Tableau 23).

**Tableau 23.** Indices écologiques de la mycodiversité des sujets de dayate El Gouffa (H' : indice de diversité de Shannon ; D : indice de Simpson).

	EG1	EG2	EG3	EG4	EG5	EG6
<b>H'</b>	1,02	<b>2,00</b>	1,66	1,17	1,40	1,43
<b>D</b>	0,32	0,13	0,18	<b>0,46</b>	0,29	0,23

#### 4.2.2. Dayate Sâadi

##### 4.2.2.1. Richesse spécifique et abondance relative

Dix-sept genres de mycoendophytes ont été identifiés et répartis en trois phyla : Ascomycota (77,08%), Basidiomycota (20%) et Mucoromycota (2,92%). Ces résultats montrent une dominance du genre *Fusarium* (41,88%), suivi du genre *Rhizoctonia* avec 20% et des genres *Penicillium* et *Cladosporium*, avec 8,33% et 7% respectivement. Le reste des mycoendophytes est moyennement à faiblement présent (Tableau 24). Nous notons la dominance du genre *Fusarium* chez les sujets HD2, HD4 et HD5 et une dominance du genre *Rhizoctonia* chez le sujet HD6. Enfin, une équirépartition des genres restants chez tous les sujets. La richesse la plus élevée est relevée chez le sujet HD3 et la plus faible est celle des sujets HD2 et HD4 (Tableau 25).

**Tableau 24.** Abondances relatives (%) des mycoendophytes racinaires des sujets échantillonnés de *Pistacia atlantica* de dayate Sâadi.

Genres	Moyenne (%) ± ES
<i>Absidia</i>	1,25 ± 0,42
<i>Acremonium</i>	3,96 ± 0,66
<i>Arthrocristula</i>	0,83 ± 0,28
<i>Aspergillus</i>	1,67 ± 0,28
<i>Cephalotrichum</i>	1,25 ± 0,42
<i>Chrysosporium</i>	4,58 ± 0,3
<i>Cladosporium</i>	<b>7,00 ± 0,86</b>
<i>Colletotrichum</i>	0,83 ± 0,28
<i>Cunninghamella</i>	1,25 ± 0,42
<i>Fusarium</i>	<b>41,88 ± 3,93</b>
<i>Macrophomina</i>	0,42 ± 0,14
<i>Mucor</i>	0,42 ± 0,14
<i>Paecilomyces</i>	0,42 ± 0,14
<i>Penicillium</i>	<b>8,33 ± 1,92</b>
<i>Rhizoctonia</i>	<b>20,00 ± 3,27</b>
<i>Ulocladium</i>	0,42 ± 0,14
<i>Verticillium</i>	6,67 ± 0,80

**Tableau 25.** Distribution des mycoendophytes racinaires dans les sujets de *Pistacia atlantica* de dayate Sâadi.

Sujets Genres	HD1	HD2	HD3	HD4	HD5	HD6
<i>Absidia</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Acremonium</i>	+	+	-	-	++	++
<i>Arthrocristula</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Aspergillus</i>	+	-	+	-	-	+
<i>Cephalotrichum</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Chrysosporium</i>	+	-	+	++	++	-
<i>Cladosporium</i>	+	+	++	++	+	-
<i>Colletotrichum</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Cunninghamella</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Fusarium</i>	++	+++	+++	+++	+++	+
<i>Macrophomina</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Mucor</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Paecilomyces</i>	-	-	-	-	+	+
<i>Penicillium</i>	+++	-	++	-	-	+
<i>Rhizoctonia</i>	++	+	+	++	+	+++
<i>Ulocladium</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Verticillium</i>	++	-	+	++	+	-

+++ : dominant (> 60%), ++ : fréquent (25-60%), + : présent (< 25%), - absent.

#### 4.2.2.2. Diversité fongique

La diversité fongique des racines du pistachier de l'Atlas de dayate Sâadi est estimée par l'indice de Shannon et l'indice de Simpson. Les valeurs de l'indice de Shannon varient de 1,28 bit, enregistré au niveau du sujet HD5, à 2,48 bit, noté au niveau du sujet HD3. Ces fortes valeurs correspondent à une diversité spécifique élevée associée à des abondances relativement homogènes entre les espèces. Les valeurs moyennes se traduisent soit par une diversité spécifique moyenne, soit par un assemblage dominé par une seule espèce. Cependant, les valeurs de l'indice de dominance sont élevées chez les sujets HD5 (0,43) et plus faible chez le sujet HD3 (0,07). Ces valeurs plus élevée reflétant proportionnellement la plus faible diversité d'espèces (Tableau 26).

**Tableau 26.** Indices écologiques de la diversité mycoendophytique de dayate Sâadi (H' : indice de diversité de Shannon, D : indice de Simpson).

	HD1	HD2	HD3	HD4	HD5	HD6
<b>H'</b>	2,40	2,13	2,48	1,72	1,28	1,49
<b>D</b>	0,10	0,16	0,07	0,22	0,43	0,34

#### 4.2.3. Analyse de variance (ANOVA)

L'identification des mycoendophytes recensés a permis de noter une répartition très hétérogène de ces isolats entre les deux populations échantillonnées. La comparaison des abondances relatives consignées a montré que dayate Sâadi comporte un nombre élevé de

mycoendophytes comparativement à dayate El Gouffa. Cependant, l'analyse de la variance (ANOVA) des abondances a révélé six genres avec des différences hautement significatives, deux genres avec des différences significatives et le reste (9 genres) ne montrent aucune différence significative. Les comparaisons multiples des moyennes ont révélé la formation d'un seul groupe homogène (A) (Tableau 27).

**Tableau 27.** Résultats de l'ANOVA des abondances en mycoendophytes des sujets des deux dayas échantillonnées.

<b>Mycoendophytes</b>	<b>Probabilité</b>	<b>Interprétation</b>
<i>Absidia</i>	<b>0,00</b>	***
<i>Acremonium</i>	<b>0,00</b>	***
<i>Arthrocristula</i>	0,52	Ns
<i>Aspergillus</i>	0,21	Ns
<i>Bipolaris</i>	<b>0,00</b>	***
<i>Cephalotrichum</i>	<b>0,04</b>	**
<i>Chrysosporium</i>	0,09	Ns
<i>Cladosporium</i>	0,10	Ns
<i>Colletotrichum</i>	0,45	Ns
<i>Cunninghamella</i>	0,45	Ns
<i>Fusarium</i>	<b>0,00</b>	***
<i>Macrophomina</i>	0,45	Ns
<i>Mucor</i>	0,45	Ns
<i>Paecilomyces</i>	0,45	Ns
<i>Penicillium</i>	<b>0,00</b>	***
<i>Rhizoctonia</i>	<b>0,00</b>	***
<i>Ulocladium</i>	0,16	Ns
<i>Verticillium</i>	<b>0,01</b>	**

ns: non significative ; \*\*: significative ; \*\*\* hautement significative ; au seuil  $p=0,05$

Les facteurs environnementaux peuvent façonner les communautés microbiennes et sélectionner les taxons dominants (Shade et Handelsman, 2012). Dans cette étude, nous avons identifié deux genres dominants : *Fusarium* et *Rhizoctonia*. Ces deux champignons constituaient ensemble 72,71% et 61,88% des endophytes respectivement dans les racines des sujets de dayate El Gouffa et dayate Sâadi. Ils représentent les deux tiers aux trois quarts du total des mycoendophytes des racines du pistachier de l'Atlas. *Fusarium* est connu par sa grande tolérance aux conditions où l'eau est limitée. En revanche, *Rhizoctonia*, très compétitif, lorsqu'il y avait suffisamment d'humidité, dominerait probablement la communauté d'endophytes racinaires pendant cette saison. On émet l'hypothèse que les microorganismes qui dominent leur communauté au sein d'un type d'habitat peuvent être une composante écologique critique de cet

habitat, contribuant aux fonctions écologiques clés de la communauté microbienne et des plantes hôtes qui soutiennent la plus grande communauté (Lundberg et *al.*, 2012 ; Shade et Handelsman, 2012).

D'après plusieurs études, *Fusarium* et *Rhizoctonia* se limitent dans la majorité des cas uniquement aux racines des plantes. La spécialisation tissu-dépendante dans les relations hôte-endophyte n'est pas inhabituelle et a été mise en évidence chez d'autres plantes. Cela peut provenir de la grande affinité des mycoendophytes à s'établir au sein d'une chimie ou d'une texture spécifique de différents tissus hôtes (Rodrigues, 1994 ; Photita et *al.*, 2001). Nous suggérons que ces deux genres sont bien établis en tant que mycoendophytes associés aux racines, comme il a été rapporté dans la littérature et ils sont donc peu susceptibles d'être considérés comme des contaminants environnementaux. Compte tenu de nos résultats et de la nature intime des relations entre le sol rhizosphérique et les racines des plantes, nous nous attendrions à ce que les mycoendophytes des racines du pistachier de l'Atlas des zones arides aideraient à fournir des réponses dynamiques aux fluctuations saisonnières et annuelles de la disponibilité en eau.

Nous avons noté une différence de la diversité et l'abondance des mycoendophytes entre les deux dayas échantillonnées. Cela pourrait être lié à des différences de position phytogéographique, du climat, de l'état et du type de sol. Plusieurs études ont rapporté que les conditions du site peuvent influencer une communauté fongique et la colonisation des tissus hôtes (Martín-Pinto et *al.*, 2004 ; Jia et *al.*, 2016). Les facteurs environnementaux, tels que la température, l'humidité et les niches écologiques peuvent affecter la variation des endophytes et avoir un rôle déterminant dans la propagation et le succès de la germination des spores de mycoendophytes (Shannon et Weaver, 1963). Cette variation spatiale des mycoendophytes est conforme aux rapports antérieurs (Guo et *al.*, 2008 ; Martins et *al.*, 2016). Une humidité élevée et une température basse favorisent la germination et la reproduction des spores fongiques, provoquant un taux d'infection élevé et l'établissement de champignons au printemps. Il existe une divergence concernant l'effet des saisons sur la colonisation fongique. Il a été rapporté que la colonisation endophyte la plus élevée s'est produite au printemps (Collado et *al.*, 1999 ; Guo et *al.*, 2008). En revanche, Helander et *al.* (1994) ont montré que la saison de prélèvement n'avait aucun effet sur la colonisation des mycoendophytes.

Un facteur climatique peut déterminer le succès de la propagation et de la germination des spores mycoendophytes (Schulthess et *al.*, 1998). De plus, l'emplacement à l'intérieur du site a également affecté l'abondance des espèces endophytes. Plusieurs études ont montré que des facteurs spécifiques aux sites, tels que la densité du couvert végétal et la sensibilité innée de l'hôte peuvent influencer le niveau d'infection fongique entre les sites (Naik et *al.*, 2008 ; Rudgers et Swafford, 2009).

La forte dominance de certains genres et la faible richesse de la communauté mycoendophyte à dayate El Gouffa peuvent être attribuées aux conditions environnementales extrêmement dures, telles que la sécheresse. Nous avons également observé une distribution spécifique à la localité de certains mycoendophytes. Les Mucoromycota étaient spécifiques de dayate Sâadi, *Absidia*, *Mucor* et *Cunninghamella* ont été exclusivement isolés dans ce site. La distribution spatiale limitée de ces taxons indique une structuration spatiale des communautés endophytes. La colonisation des mycoendophytes a également été influencée par la saison dans notre étude. La saison d'échantillonnage a affecté soit la fréquence de colonisation et la richesse en espèces, soit le type de taxons tout au long de la saison d'échantillonnage.

L'habitat végétal est un environnement dynamique, où de nombreux facteurs peuvent affecter la structure de la communauté microbienne (Hardoim et *al.*, 2015 ; Jia et *al.*, 2016). Les principaux facteurs affectant le microbiome végétal comprennent la température, la lumière, la disponibilité des nutriments et de l'eau et le pH du sol (Santoyo et *al.*, 2017). Les propriétés du sol (type, structure, pH et la disponibilité des nutriments) affectent les communautés microbiennes racinaires à la fois directement et indirectement, via leur effet sur le couvert végétal. Plusieurs études ont montré que pour une espèce végétale donnée, les propriétés du sol ont un effet plus important sur la composition des communautés microbiennes racinaires, qu'un génotype hôte (Weinert et *al.*, 2011 ; Gallart et *al.*, 2018 ; Cregger et *al.*, 2018). Cependant, la température, l'humidité et l'intensité lumineuse pourraient être des facteurs importants, qui façonnent la structure et la composition des communautés microbiennes de la phyllosphère, tandis que les communautés d'endosphères résidant dans les tissus végétaux pourraient être affectées par des facteurs environnementaux dans une moindre mesure, car elles peuvent bénéficier des conditions relativement stables de leur créneau de croissance (Santoyo et *al.*, 2017).

Les plantes et les sols ont une relation mutuelle très étroite. Une plante peut affecter la matière organique du sol, la disponibilité des éléments nutritifs du sol et la composition des communautés microbiennes du sol. Les influences sur les propriétés du sol entraînent des effets de rétroaction positifs ou négatifs nets, qui influencent la composition des plantes et de la communauté (Bezemer et *al.*, 2006) ; par exemple, le type et les propriétés du sol peuvent modifier le développement et l'exsudation des racines (Neumann et *al.*, 2014). Les communautés endophytes vivent et co-évoluent avec les arbres pendant une longue période, donc la structure peut être corrélée avec les propriétés du sol (Bezemer et *al.*, 2006 ; Muller et *al.*, 2016).

Une différence entre les trois classes d'âge du pistachier a été aussi notée. Sugiyama et *al.* (2014) ont indiqué que l'âge de plante et le stade de développement sont des facteurs importants, affectant la composition spécifique de la communauté mycoendophytique. Au cours des différents

stades de développement, les plantes produisent des composés chimiques distincts et semblent façonner les assemblages de communautés de microbiomes. Cette différenciation liée à l'âge pourrait être associée à la croissance, à la physiologie, à l'architecture, à la morphologie des racines, aux exsudats racinaires et à leur composition (Chaparro et *al.*, 2014). Il apparaît que l'ensemble des mycoendophytes en communs recensés entre les différentes classes d'âges des deux dayas ont une répartition géographique cosmopolite.

En ajoutant à l'âge des plantes, dans son étude, Goodwin (2022) explique qu'à mesure que les racines des plantes vieillissent, la diversité et l'abondance des espèces mycoendophytes augmentent. Au moins en partie, cela est dû à l'augmentation de certains agents pathogènes, même si les racines sont asymptomatiques et peut-être que ces champignons sont des agents pathogènes latents, plutôt que de véritables endophytes. Cela justifie les abondances élevées chez les sujets âgés à dayate El Gouffa.

Les indices de diversité ont révélé une diversité importante du microbiome fongique à dayate Sâadi. Cette diversité est nettement supérieure à celle de dayate El Gouffa, ce qui explique la stabilité de cette daya, en offrant des conditions favorables à l'installation et la survie d'une myriade de communautés fongiques équilibrées. Par contre, les valeurs faibles enregistrées à dayate El Gouffa sont un signe de spécialisation de certains genres précédemment cités. Dans cette communauté, il existe une disproportionnalité au niveau de la répartition des genres fongiques. Certains, tel *Fusarium* présentent de grands effectifs au détriment des autres. Les indices de Simpson faibles proches de 0, signifient que la diversité est maximale au niveau générique et que les mycoendophytes sont bien réparties dans les racines des sujets considérés. Une faible similitude de la composition en mycoendophytes entre les deux localités a été notée. Cela peut impliquer que de multiples composantes environnementales et écologiques à chaque site peuvent affecter le mycobiote et la susceptibilité à l'infection des plantes. De plus, les différences dans les génotypes des plantes peuvent influencer les espèces mycoendophytes ou les génotypes intraspécifiques qui peuvent provoquer des infections. L'importance du génotype des plantes et des champignons pour l'établissement d'une association symbiotique a été démontrée chez certains endophytes du genre *Colletotrichum* (Redman et *al.*, 2001).

Dans l'ensemble, nos résultats indiquent que les mycoendophytes du pistachier peuvent être affectés par le type de tissu, l'emplacement de la plante hôte et la saison. Bien qu'il s'agisse du premier travail sur les mycoendophytes racinaires de cet arbre et sur les facteurs pouvant structurer leurs communautés, des recherches supplémentaires sont nécessaires pour identifier l'importance fonctionnelle et écologique de ces mycoendophytes. Certaines des espèces identifiées ont été décrites comme ayant des caractéristiques antagonistes et des potentiels pour

favoriser la croissance des plantes. Par conséquent, une meilleure compréhension de ce réseau complexe d'interactions entre le pistachier et les mycoendophytes et la conséquence de ces interactions contribuerait à valoriser cette ressource naturelle.

#### 4.2.4. Matrice de corrélation et analyse en composantes principales (ACP)

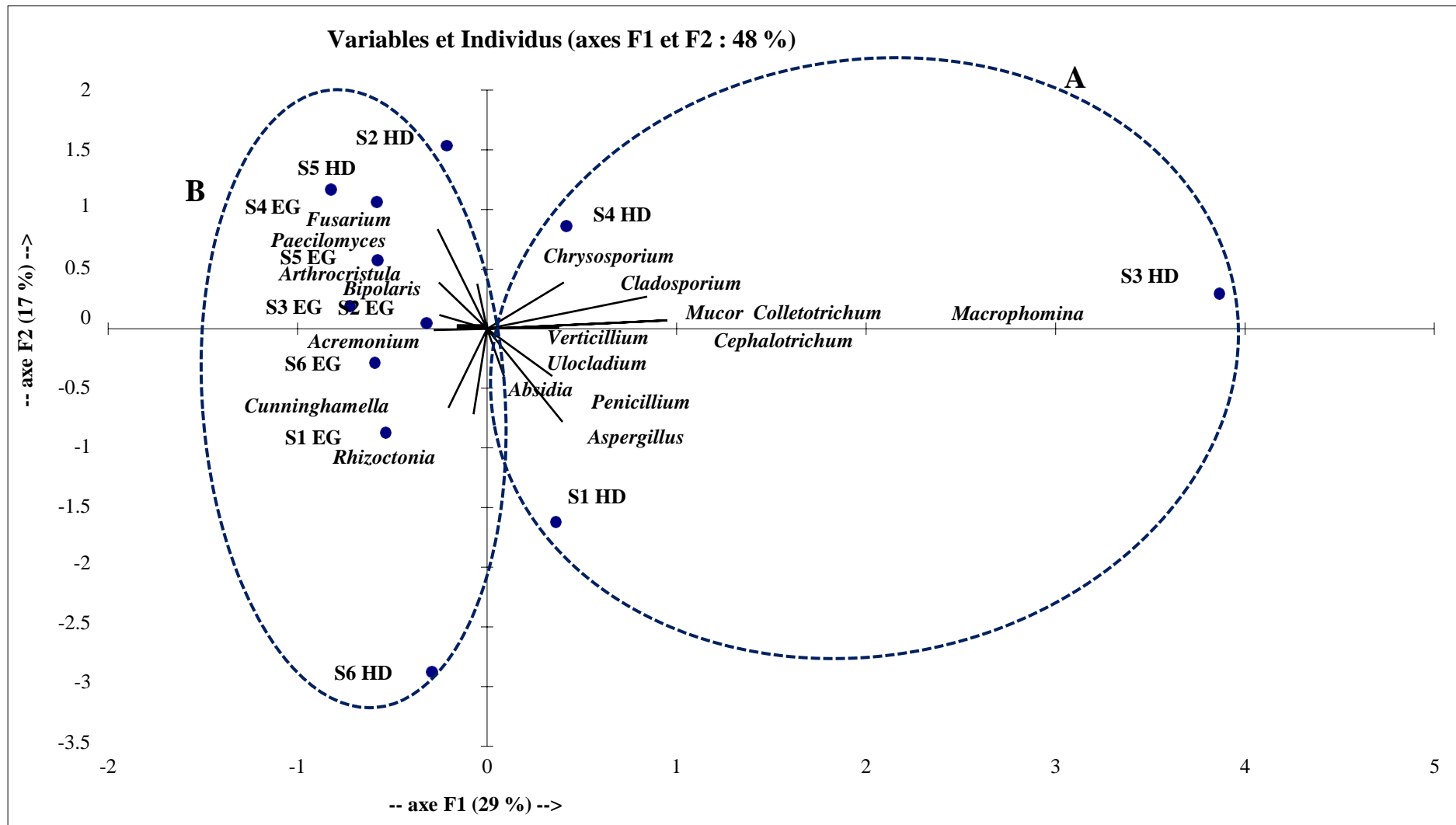
Les résultats de la matrice de corrélation de Pearson ont montré des corrélations significatives positives, mais aussi négatives entre les mycoendophytes racinaires (Tableau 28). Des corrélations significatives positives très fortes sont observées entre : *Cephalotrichum* et *Colletotrichum* (**1**), *Macrophomina* (**1**), *Mucor* (**1**), *Colletotrichum* et *Macrophomina* (**1**), *Mucor* (**1**), *Macrophomina* et *Mucor* (**1**). D'autres corrélations significatives positives moins fortes sont observées entre : *Acremonium* et *Bipolaris* (**0,91**), *Absidia* et *Penicillium* (**0,89**), *Aspergillus* et *Cunninghamella* (**0,81**), *Fusarium* (**0,61**), *Cephalotrichum* et *Cladosporium* (**0,73**), *Chrysosporium* et *Cladosporium* (**0,64**), *Paecilomyces* (**0,62**), *Cladosporium* et *Colletotrichum* (**0,73**), *Macrophomina* (**0,73**), *Mucor* (**0,73**). Une seule corrélation négative est noté entre le genre *Aspergillus* et *Fusarium* (**-0,61**).

Afin de visualiser la distribution des mycoendophytes en fonctions des sujets des deux dayas prospectées et pour mieux comprendre les corrélations entre eux, une analyse en composantes principales (ACP) a été élaborée (Figure 62). Le plan factoriel ½ exprime 48% de la variabilité globale. L'axe F1 contribue par 29%, tandis que l'axe F2 contribue par 17%. Il y a lieu de noter l'individualisation de deux groupes distincts. Le groupe A renferme la plupart des mycoendophytes recensés à savoir : *Absidia*, *Aspergillus*, *Cephalotrichum*, *Chrysosporium*, *Cladosporium*, *Colletotrichum*, *Macrophomina*, *Mucor*, *Penicillium*, *Verticillium* et *Ulocladium* et les sujets HD1, HD3 et HD4 de dayate Sâadi. Le groupe B rassemble tous les sujets de dayate El Gouffa qui sont étroitement liés et les sujets HD2, HD5 et HD6 et le reste de champignons recensés (*Acremonium*, *Arthrocristula*, *Bipolaris*, *Cunninghamella*, *Paecilomyces* et *Rhizoctonia*).

Tableau 28. Matrice de corrélation de Pearson appliqué aux variables et individus des deux dayas prospectées.

	<i>Absi.</i>	<i>Acrem.</i>	<i>Arthr.</i>	<i>Asper.</i>	<i>Ceph.</i>	<i>Chrys.</i>	<i>Clado.</i>	<i>Collet.</i>	<i>Macr.</i>
<i>Bipolaris</i>	ns	<b>0,91</b>	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Cladosporium</i>	ns	ns	Ns	ns	<b>0,73</b>	<b>0,64</b>	ns	ns	ns
<i>Colletotrichum</i>	ns	ns	Ns	ns	<b>1,00</b>	ns	<b>0,73</b>	ns	ns
<i>Cunninghamella</i>	ns	ns	Ns	<b>0,81</b>	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Fusarium</i>	ns	ns	<b>0,58</b>	<b>-0,61</b>	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Macrophomina</i>	ns	ns	Ns	ns	<b>1,00</b>	ns	<b>0,73</b>	<b>1,00</b>	<b>1,00</b>
<i>Mucor</i>	ns	ns	Ns	ns	<b>1,00</b>	ns	<b>0,73</b>	<b>1,00</b>	ns
<i>Penicillium</i>	<b>0,89</b>	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Paecilomyces</i>	ns	ns	Ns	ns	ns	<b>0,62</b>	ns	ns	ns

**Absi.** : *Absidia* ; **Acrem.** : *Acremonium* ; **Arthr.** : *Arthrocrustula* ; **Asper.** : *Aspergillus* ; **Ceph.** : *Cephalotrichum* ; **Chrys.** : *Chrysosporium* ; **Clado.** : *Cladosporium* ; **Collet.** : *Colletotrichum* ; **Macr.** : *Macrophomina*.



**Figure 62.** ACP de la répartition des communautés mycoendophytes racinaires des deux populations du pistachier de l'Atlas (HD : Hassi Delâa et EG : El Gouffa) en fonction des sujets échantillonnés.

Une différence entre les deux groupes (A et B) se voit nettement au niveau de l'analyse en composantes principales. L'ensemble des souches recensées dans le groupe A correspond à des genres ayant une forte pigmentation. Ces pigments sont des composés bioactifs, qui jouent un rôle important dans la diversification et l'adaptabilité des champignons dans diverses niches écologiques et même dans des conditions extrêmes (da Costa Souza et *al.*, 2016). Les pigments ont été accentués comme contributeurs aux activités biologiques cruciales (Premalatha et *al.*, 2012 ; Teixeira et *al.*, 2012 ; dos Reis Celestino et *al.*, 2014). Les champignons ont un aspect sombre et ils ont le pouvoir d'accumuler de la mélanine au niveau de leurs hyphes (Nosanchuk et Casadevall, 2006). Un rapport intéressant a indiqué que, sous rayonnement ionisant, les cellules fongiques mélanisées vivantes augmentent leur croissance, ce qui pourrait donner à ce champignon un avantage en terme de survie (Dadachova et *al.*, 2007). Les chercheurs ont suggéré que les champignons contenant de la mélanine pourraient absorber plus de lumière solaire et de tous les types de rayonnement. En fait, la mélanine a le même comportement que la chlorophylle (Dadachova et Casadevall, 2008). La présence de mélanine améliore aussi la physiologie fongique, en augmentant la rigidité des parois cellulaires, ce qui facilite leur pénétration dans les tissus végétaux (Bell et Wheeler, 1986). Les pigments sont produits en réponse à des conditions défavorables, ou pour protéger leurs ressources contre d'autres champignons (Tudor et *al.*, 2013). Dans des conditions naturelles, lorsque les approvisionnements en nutriments essentiels s'épuisent, des parties du mycélium fongique basculent leur activité biochimique vers les voies du métabolisme secondaire. Plutôt que de produire de nouveaux matériaux de construction fongiques, ces champignons commencent à produire des métabolites, qui se manifestent sous forme de pigmentation. La production des pigments pourrait résulter du mécanisme de défense des champignons, pour protéger leurs mycéliums contre l'hydrolyse par les enzymes produites par d'autres microbes (Isaac, 1994).

Nos résultats rejoignent ceux des études précédentes, qui ont isolés des champignons pigmentés de plusieurs plantes d'habitat aride (Suryanarayanan et *al.*, 2005 ; Gehlot et *al.*, 2008 ; Massimo et *al.*, 2015). *Aspergillus* s'est avéré être le genre dominant, tolérant aux températures élevées. Il a été supposé que les plantes poussant dans des habitats extrêmes abritent des champignons profondément pigmentés, comme stratégie d'adaptation contre les environnements stressants. Il est bien connu qu'une température élevée augmente la teneur en mélanine, ce qui leur permet une tolérance aux stress abiotiques tels que les températures élevées et la sécheresse (Butler et Day, 1998 ; Cockell et Knowland, 1999).

Parmi les mycoendophytes isolés, certains sont cosmopolites et ils sont considérés comme des champignons favorisant la croissance des plantes (PGPF), tels qu'*Aspergillus* et *Penicillium*

(Jogaiah et *al.*, 2013). Les PGPF ont la capacité d'induire une résistance systémique et contrôlent l'incidence des maladies, par le processus de lignification aux points de tentative de pénétration des agents pathogènes. En outre, plusieurs isolats de PGPF sont connus pour leur capacité à solubiliser les nutriments essentiels et les oligoéléments, qui jouent un rôle important dans la croissance, le développement et la résistance systémique des plantes (Elias et *al.*, 2016). La principale source de résistance induite par les plantes traitées au PGPF est associée à la biosynthèse d'enzymes liées à la défense, telles que la peroxydase et la glucanase et d'autres enzymes antioxydantes (Jogaiah et *al.*, 2013). *Aspergillus* et *Penicillium* sont connus aussi par leur capacité de biosynthèse des auxines et d'autres champignons, tels que *Cladosporium* et *Chrysosporium* synthétisent les gibbérellines (Hasan, 2002 ; Hamayun et *al.*, 2009a ; Hamayun et *al.*, 2009b). Ces phytohormones favorisent plusieurs processus physiologiques chez les plantes, telles que la régulation de la croissance des pousses et des racines, notamment les poils et le développement des plantes (Meena et Siddhardha, 2019).

La présence de plusieurs mycoendophytes dans ce groupe avec *Aspergillus* et *Penicillium* peut justifier leur rôle important dans un tel écosystème. Ces champignons sont connus comme des espèces xérophiles, à large répartition géographique, souvent associées aux régions à climat chaud (Tabuc, 2007). Ils peuvent croître sur des milieux à faible activité hydrique. Le genre *Aspergillus* a la capacité de produire de l'eau métabolique au cours de sa croissance, ce qui crée des niches écologiques, à conditions favorables pour les autres champignons moins xérophiles (Hubka et *al.*, 2013), tels que les *Fusarium* qui poussent dans des milieux où l'activité d'eau est élevée (Liorens et *al.*, 2004).

Cependant, le groupe B renferme une minorité de souches fongiques, avec une dominance remarquable des deux genres *Fusarium* et *Rhizoctonia*. *Fusarium* semble un fort compétiteur par rapport aux autres genres. Cela pourrait être lié à la compétence compétitive intrinsèque utilisée par ses différentes populations, pour exploiter efficacement les tissus racinaires (Leplat, 2012) et l'importance de la racine comme niche écologique pour ses espèces (Zakaria et Harn Ning, 2013). *Fusarium* fait partie des PGPF, qui favorisent la croissance des plantes ; il pourrait, en absence d'*Aspergillus* et de *Penicillium*, prendre le relais dans la production des phytohormones, particulièrement les auxines et les gibbérellines comme régulateurs de croissance. Dans une autre étude, il a été noté que les espèces de *Fusarium* des plantes médicinales sont des sources bien connues d'antibiotiques (Liang et *al.*, 2012). Le composé "Equisetin" extrait de ce genre était non seulement responsable d'activité antimicrobienne, mais il peut également aider la plante à résister avec succès à des conditions environnementale stressantes (Ratnaweera et *al.*, 2015). Conjointement à ces études, Lata et *al.* (2018) suggèrent que, en plus de leur capacité à maintenir le bon état phytosanitaire des plantes, les mycoendophytes *Fusarium* jouent également un rôle

impératif dans la préparation des plantes contre le stress abiotique, ainsi que l'amélioration de leur croissance et leur productivité. Les *Fusarium* ont été aussi étudiés pour leur potentiel nématocide ; ils peuvent inhiber divers nématodes parasites, à différents stades de leur développement (Bogner et al., 2016 ; Wang et al., 2018).

La totalité des interactions ont été positivement significatives entre les mycoendophytes recensés. Ces relations positives indiquent la présence des relations synergiques entre les différentes souches. Il est possible que ces champignons, en agissant entre eux en tant que communauté, soient capables d'effectuer de nombreuses fonctions bénéfiques à l'hôte, non détectables lorsque chaque souche est étudiée séparément (Fernando, 2014). En plus des interactions synergiques révélées dans cette étude, une seule corrélation significative négative a été notée entre *Aspergillus* et *Fusarium*. Cela pourrait être lié aux interactions antagonistes existant entre ces deux champignons. Nous avons noté une inhibition entre *Fusarium* et *Aspergillus*. Cela est bien visible au niveau des cultures fongiques par la formation des zones d'inhibition entre les souches antagonistes. Cette inhibition pourrait être due à la production d'enzymes hydrolytiques par les isolats fongiques, ou à la production d'antibiotiques par les antagonistes (Kamala et Indira, 2011). *Aspergillus* a inhibé la croissance de *Fusarium*, en rivalisant pour l'espace et les nutriments. La diffusion de *Fusarium* est en outre restreinte, lorsque le mycélium des deux champignons est entré en contact. On sait que les champignons aux propriétés antifongiques sécrètent certaines enzymes hydrolytiques, responsables de la dégradation de la paroi cellulaire du pathogène, limitant ainsi sa croissance (Sharon et al., 2001). Les résultats des travaux *in vitro* de Chakroune et al. (2008) et Dihazi et al. (2012) ont rapporté une répression significative du développement de l'agent causal du Bayoud (*Fusarium oxysporum*) et la résistance du palmier dattier, grâce à *Aspergillus fumigatus*. Cette inhibition a été expliquée par la sécrétion des substances antibiotiques et fongistatiques toxiques, lors de la phase de développement de ce champignon, qui ont un impact direct sur le pathogène (El Hassni et al., 2007). Dans une autre étude menée par Ouadhah et al. (2016) sur le palmier dattier, un test de confrontation direct entre deux souches : *Aspergillus niger* et *Fusarium* sp., a révélé un effet inhibiteur de la croissance mycélienne très marqué de 46% de *Fusarium* sp. Cette évaluation a clairement indiqué qu'*Aspergillus niger* est un antagoniste puissant et virulent.

## **Synthèse et discussion générale**

Les plantes sont étroitement associées aux microorganismes de divers règnes. Leur santé et leur trajectoire évolutive sont influencées par les interactions plante hôte-microorganismes et les interactions des microorganismes entre eux (Zhang et al., 2019 ; Vemuri et al., 2020 ; Rao et al., 2021). Au cours de la dernière décennie, le microbiome fongique a fait l'objet de recherches en raison de son impact sur la santé des plantes (Jiang et al., 2017 ; Nash et al., 2017 ; Paterson et al., 2017 ; Laforest-Lapointe et Arrieta, 2018 ; Bergelson et al., 2019 ; Forbes et al., 2019 ; Kapitan et al., 2019 ; Galloway-Peña et Kontoyiannis, 2020). Plusieurs études concluent que les espèces fongiques jouent un rôle clés dans la stabilisation et la facilitation des interactions dans les communautés microbiennes (Tipton et al., 2018 ; Bergelson et al., 2019 ; Kim et al., 2020 ; Lemoine et al., 2020). Dans la présente étude, nous nous sommes intéressés à la mise en évidence des symbiotes rhizosphériques et racinaires de deux dayas à *Pistacia atlantica* Desf. de Laghouat (dayate El Gouffa et dayate Sâadi), pour faire ressortir d'une part l'importance des principaux facteurs écologiques responsables de la diversité des différents symbiotes fongiques et d'autre part de confirmer l'importance de ces communautés associées au pistachier de l'Atlas dans un tel écosystème : un volet qui n'a pas déjà été traité pour cette espèce.

*Pistacia atlantica* est une espèce arborée peuplant les zones arides et semi-arides de l'Afrique du Nord, à fortes contraintes climatiques (Quézel et Santa, 1963 ; Belhadj 1999). C'est une espèce caractéristique des régions semi-arides et présahariennes et figure parmi les plantes protégées en Algérie (Benhassaini et Belkhodja, 2004). Elle est très rustique, à grande amplitude bioclimatique et nullement affectée par les longues périodes de sécheresse (El Oualidi et al., 2004 ; Belhadj et al., 2008). Le pistachier de l'Atlas a constitué, en outre, l'une des premières plantes thérapeutiques, d'où l'homme a trouvé des remèdes pour ses douleurs. Une caractérisation de cet arbre permettrait d'expliquer son adaptation à l'aridité du milieu dans lequel il vit. Malgré les conditions climatiques très rudes, particulièrement inadéquates à la survie spontanée des végétaux dans la région étudiée (Laghouat) et l'action anthropique, cet arbre arrive à y subsister par excellence et impressionne par sa beauté, sa résistance et sa longévité et cela par le développement de différentes stratégies d'adaptations spécifiques, telle l'association à une myriade de communautés fongiques racinaires et rhizosphériques.

Les dayas à *Pistacia atlantica*, connus comme points chauds de diversité biologique, ont une plus grande richesse en Glomeromycota. Nos résultats montrent que les deux sites prospectés sont des sources importantes pour la conservation de ces mycosymbiotes. Un nombre élevé d'espèces (214) a été enregistré dans la présente étude, représentant environ 62,31 % de la richesse spécifique mondiale de Glomeromycota. Cela confirme que ce biome, avec ses différentes formations végétales et son écosystème associé, est un habitat important pour un mycobiote AMF diversifié. Une diversité plus importante d'AMF pourrait encore être recensée, malgré

l'anthropisation progressive de cet habitat naturel. Une très forte similarité (85%) a été enregistrée entre les deux dayas. La proximité géographique entre ces deux sites a permis la dispersion des taxons et a probablement contribué au nombre élevé d'espèces partagées entre ces sites. Ces résultats étaient attendus, compte tenu des légères différences de conditions environnementales. En général, la répartition des espèces de Glomeromycota peut être affectée par plusieurs facteurs (Pereira *et al.*, 2018, 2019), notamment les caractéristiques du sol (Oehl *et al.*, 2017; Rodriguez-Echeverria *et al.*, 2017), la taille de la zone d'étude (Vannette *et al.*, 2016), le type de végétation (Martínez-García *et al.*, 2015) et les pratiques d'utilisation des terres (Moora *et al.*, 2014).

Dans ce biome, la saison sèche dure généralement toute l'année, la rareté des pluies et l'augmentation des températures peut se produire même pendant quelques années, ce qui pourrait être une contrainte majeure pour plusieurs espèces d'AMF, à cycles de vie plus longs de 2 à 3 mois. Une dominance des Glomeraceae et des Acaulosporaceae a été notée. Selon Öpik *et al.* (2013), les Glomeraceae ont été enregistrées dans tous les biomes et ils sont fréquemment signalés comme champignons dominants, en terme de richesse en genres et en espèces dans les inventaires mondiaux de la diversité des Glomeromycota, comme les forêts tropicales et les savanes (De Pontes *et al.*, 2017b), les sols cultivés (Baltruschat *et al.*, 2019), les forêts tempérées (Moora *et al.*, 2014) et les prairies semi-naturelles (Oehl *et al.*, 2017). Les Acaulosporaceae constituent la deuxième famille la mieux représentée en nombre d'espèces (Marinho *et al.*, 2018). Ils sont géographiquement répandus dans les écosystèmes à la fois naturels et anthropisés, dans les zones humides et semi-arides (Chaudhary *et al.*, 2014 ; Guadarrama *et al.*, 2014), ainsi que dans les environnements tempérés (Soteras *et al.*, 2015 ; Chaudhary *et al.*, 2017) et tropicaux chauds (Leal *et al.*, 2013, da Silva *et al.*, 2014). Ces champignons sont tolérants à diverses conditions environnementales, correspondant à leur stratégie de vie souvent saisonnière, caractérisée comme tolérante au stress (Chagnon *et al.*, 2013). Concernant les Gigasporaceae, ils sont plus fréquents dans les climats plus chauds (Stürmer *et al.*, 2018b ; Marinho *et al.*, 2018), avec une faible présence dans les sols agricoles (Oehl *et al.*, 2017), une abondance plus élevée dans les sols à pH acides (Oehl *et al.*, 2010) et dans les sols sableux (Lekberg *et al.*, 2007). Comme autres facteurs, la composition et la diversité des Glomeromycota peuvent varier selon l'habitat (Grilli *et al.*, 2012) et leur présence dans une biorégion particulière suggère que les caractéristiques environnementales (climatiques et édaphiques) influent la distribution de ces espèces (Da Silva *et al.*, 2017b). Les pratiques agricoles contribuent aussi aux modifications du microbiote du sol, affectant non seulement la richesse, mais aussi la composition des communautés d'AMF (Oehl *et al.*, 2009, 2010). La perturbation des sols peut sélectionner des morphotypes plus capables de supporter les changements et de favoriser la perte de celles qui sont rares et plus sensibles (Trejo *et al.*, 2016). La fragmentation et la perte progressive d'habitats peuvent entraîner des barrières de

dispersion pour les espèces de Glomeromycota, en raison des perturbations générées par l'action anthropique (Davison et *al.*, 2015).

La distribution de spores des Glomeromycota dans la rhizosphère de *Pistacia atlantica* est distincte de ceux rapportés auparavant. Chez les arbres âgés, la densité sporale a montré des tendances décroissantes avec le gradient de profondeur. Cela est en accord avec les résultats obtenus par Bellgrad (1993), Lovera et Cuenca (2007), Shukla et *al.* (2013) et Wang et *al.* (2018), qui ont noté que les spores AMF sont concentrées dans les premiers centimètres du sol et diminuent considérablement dans les couches les plus profondes. Certains chercheurs l'expliquent par la diminution substantielle des teneurs en carbone et les biomasses racinaires (Fontaine et *al.*, 2007 ; Eilers et *al.*, 2012). Des taux plus importants en argiles sont notés dans les sols de ces arbres, ce qui a augmenté leur compaction. De Paul et Bailly (2005) ont expliqué que dans tels sols, la disponibilité et la circulation de l'oxygène et de l'eau sont réduites. La dureté des couches compactées limite énormément l'expansion des racines ; ce qui se traduit par un faible développement de ces dernières et donc une mauvaise absorption des éléments nutritifs, une réduction de l'activité racinaire et des microorganismes associés (Herbauts et *al.*, 1998). A l'inverse, chez les arbres jeunes la communauté sporale a montré des tendances croissantes tout au long des profils. Les sols de ces individus sont riches en sables et limons ; ils sont meubles, poreux, aérés et donc moins rétenteurs en eau. Cela a favorisé la sporulation fongique (Shukla et *al.*, 2013). Leurs biomasses racinaires diminuent avec la profondeur, mais les racines fines mycorhizées s'étalent profondément et sporulent. Wang et *al.* (2018) confirment que la communauté fongique pourrait être affectée par la morphologie et la distribution des racines des plantes.

Cette étude a fourni des informations sur la riche diversité des espèces de Glomeromycota dans l'un des biomes algériens, qui pourront mettre en évidence leur grande contribution à la diversité globale de ces champignons. Il convient de mentionner que les deux environnements, perturbés et non perturbés, expliquent la grande quantité d'espèces de Glomeromycota détectées et que la conservation des différents types de végétation est un facteur clé pour assurer le maintien de ces symbiotes importants dans les écosystèmes. De nouvelles prospections dans d'autres zones permettront probablement de découvrir de nouveaux taxons de Glomeromycota. Des inventaires de cette nature sont pertinents pour la définition de politiques de conservation de la biodiversité, notamment pour cette portion invisible de la biodiversité des sols, responsable de l'équilibre des écosystèmes et du maintien des communautés végétales, soumises à la fragmentation des habitats et à de fortes menaces, telles que l'extinction des espèces.

Il est plutôt rare qu'une plante soit colonisée par un seul phylum fongique. De nombreux autres champignons non mycorhizogènes et distincts des Glomeromycota ont été isolés des racines du pistachier de l'Atlas. Nous avons identifié 14 isolats fongiques, avec une dominance des

Ascomycota. Ce phylum constitue le plus grand groupe et le plus diversifié des champignons existants (Schoch et *al.*, 2009). Il se retrouve dans de nombreuses niches écologiques et pratiquement dans toutes les espèces végétales et les écosystèmes et il est généralement le groupe prédominant colonisant les racines (Porrás-Alfaro et Bayman, 2011 ; Wehner et *al.*, 2014). Les deux autres phyla qui suivent les Ascomycota sont faiblement présents. Nous suggérons que ces champignons peuvent être rares dans les racines de *Pistacia atlantica*. Lindahl et Boberg (2007) expliquent la faible occurrence des Basidiomycota par leur croissance lente et leur échec de compétition avec d'autres mycoendophytes. Quant aux Mucoromycota, il a été suggéré que cela pourrait être lié à leur faible préférence à l'hôte ou à l'organe colonisé ou leur présence à l'état de repos dans les tissus végétaux, ce qui nécessite certains signaux pour qu'ils deviennent actifs (Sieber, 2007 ; Persoh, 2013). D'après Porrás-Alfaro et Bamyán (2011), ces deux phyla sont retrouvés beaucoup plus chez les plantes herbacées.

Une mycodiversité importante a été révélée à dayate Sâadi et qui est nettement supérieure à celle de dayate El Gouffa. Ceci explique la stabilité de cette daya, en offrant des conditions favorables à l'installation et la survie d'une myriade de communautés fongiques équilibrées. Par contre, les valeurs faibles sont un signe de spécialisation de certains genres, avec une répartition disproportionnelle des genres fongiques, dont *Fusarium* présente de grands effectifs au détriment des autres. Ce genre est le plus fréquent dans les deux sites échantillonnés. Il est connu par son taux de croissance plus élevé que plusieurs autres genres fongiques (Raza et *al.*, 2017). De plus, il peut produire plusieurs composés toxiques, qui limitent la croissance d'autres champignons et lui donnent ainsi l'aptitude de dominer (Crutcher et *al.*, 2017 ; Luz et *al.*, 2017). Il est considéré parmi les endophytes racinaires les plus répandus, après les champignons DSE (Eshel et Beeckman, 2013). Ce genre est ubiquiste et adapté à un large éventail de sites géographiques, de conditions climatiques, d'habitats écologiques et de plantes hôtes (Summerell et *al.*, 2001 ; Backhouse et *al.*, 2001). Ce genre est suivi par *Rhizoctonia*. Ces deux champignons représentent les deux tiers du total des mycoendophytes recensés. Il semble qu'ils sont des compétiteurs forts par rapport aux autres genres, ce qui leur facilite d'exploiter efficacement les tissus racinaires (Leplat, 2012). Lundberg et *al.* (2012) et Shade et Handelsman (2012) suggèrent que les microorganismes qui dominent leur communauté peuvent être une composante écologique critique de leur habitat, contribuant aux fonctions écologiques clés de la communauté microbienne et des plantes hôtes.

Une faible similitude de la composition en mycoendophytes a été notée entre les deux localités. Les multiples composantes environnementales et écologiques à chaque site peuvent affecter le mycobiote et la susceptibilité à l'infection des plantes. De plus, les différences dans les génotypes des plantes peuvent influencer les espèces de mycoendophytes ou les génotypes intra-spécifiques, qui peuvent provoquer des infections (Redman et *al.*, 2001).

Plusieurs interactions synergétiques et antagonistes ont été notées entre les souches fongiques recensées. En général, les mycoendophytes basculent entre ces interactions allant du mutualisme à l'antagonisme, en fonction des conditions environnementales et peuvent même devenir pathogènes de l'hôte selon les exigences de vie (Faeth et Sullivan, 2003 ; Vesterlund, 2011). Schulz et Boyle (2005) précisent que la stabilité de l'interaction asymptomatique dépend de nombreux facteurs, tels que le stress environnemental, la sénescence des hôtes, la virulence de l'endophyte et de la réponse de défense de l'hôte. Les relations positives entre champignons, en agissant entre eux en tant que communauté qui composent le microbiome végétal, sont impliquées dans nombreuses fonctions bénéfiques à leur hôte (Fernando, 2014). Cependant, les relations négatives inhibitrices sont dues à la production d'enzymes hydrolytiques ou des antibiotiques (Kamala et Indira, 2011), pour limiter la croissance d'autres microorganismes, en luttant pour l'espace et les nutriments (Sharon et *al.*, 2001 ; Dihazi et *al.*, 2012). Généralement, ces interactions sont sensibles à la disponibilité des ressources, le stress environnemental et l'hôte (Chen et *al.*, 2019 ; Ritter et *al.*, 2021). Ces facteurs peuvent influencer l'importance relative des interactions négatives et positives (Mittelbach et Mc Gill, 2019). Dans les environnements bénins, les interactions compétitives peuvent dominer, alors que, dans les environnements stressants, les interactions facilitatrices peuvent devenir plus importantes (Lee et *al.*, 2022).

L'ensemble des espèces fongiques recensées dans cette investigation a une répartition géographique cosmopolite. Elles ont été isolées éventuellement chez différentes plantes dans le monde. La majorité de ces champignons est d'origine tellurique et ont été sélectionné par le pistachier de l'Atlas pour faire partie de son rhizobiome. Il est supposé que les plantes peuvent influencer activement la sélection du microbiote associé à leurs racines. La sélection se produit via des mécanismes induits par le génotype de l'hôte, limitant le nombre de microorganismes colonisant les tissus internes (Gallart et *al.*, 2018 ; Cregger et *al.*, 2018). Certains genres sont fortement pigmentés. Cette pigmentation joue un rôle important dans l'adaptabilité et la survie des champignons dans diverses niches écologiques, ce qui leur permettra une tolérance aux stress abiotiques, tels que les températures élevées et la sécheresse (Cockell et Knowland, 1999 ; da Costa Souza et *al.*, 2016). D'autres sont considérés comme des champignons favorisant la croissance des plantes, tels qu'*Aspergillus* et *Penicillium* (Jogaiah et *al.*, 2013). Ces champignons sont à large répartition géographique, souvent associés aux régions à climat chaud. Ils ont la capacité d'induire une résistance et contrôlent l'incidence des maladies, la capacité à solubiliser les nutriments essentiels qui jouent un rôle important dans la croissance, le développement et la résistance systémique des plantes (Elias et *al.*, 2016) et par leur capacité de biosynthèse des phytohormones, favorisant plusieurs processus physiologiques chez les plantes, telles que la régulation de la croissance et le développement des plantes (Meena et Siddhardha, 2019).

# **Conclusion générale et perspectives**

Cette étude réalisée dans deux sites (dayate El Gouffa et dayate Sâadi) à Laghouat (Algérie) a porté sur les sols rhizosphériques et les racines du pistachier de l'Atlas (*Pistacia atlantica* Desf.). L'échantillonnage des sols et du matériel végétal a été effectué sous 12 arbres sains, de classes d'âges différentes et choisis aléatoirement. Il a eu lieu au mois d'avril des années 2016 et 2017. Le premier objectif a été d'apporter des connaissances supplémentaires à un sujet très peu exploité jusqu'à présent, à savoir la mycodiversité du microbiome endosphérique racinaire et du rhizobiome du pistachier de l'Atlas, en écosystème aride. Le second objectif est de comprendre les fonctions écologiques de tels microorganismes. L'intérêt porté à cette microflore relève surtout du fait que celle-ci doit permettre au pistachier de l'Atlas de développer des adaptations pour faciliter sa survie dans des conditions biotiques et abiotiques extrêmes. Nous tenons à souligner que les connaissances sur la microflore fongique de ces habitats sont limitées.

Nous avons choisi la méthode de tamisage humide pour l'isolement des spores de Glomeromycota des sols, mais aussi une approche culturale (étude dépendante de la culture) des mycoendophytes, dans le but d'améliorer la connaissance de la diversité générique des champignons dans cet écosystème. Ce travail a été effectué au laboratoire Ressources Naturelles de l'Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou. Après récupération des souches fongiques, nous avons effectué une identification macroscopique et microscopique. Au terme de ces analyses, nous avons pu révéler la présence de 18 souches fongiques à partir de 480 fragments racinaires, appartenant aux phyla des Ascomycota, Basidiomycota et Mucoromycota. La majorité des souches de mycoendophytes ont été retrouvées dans des études précédentes. Cela montre que ces habitats sont largement colonisés par les champignons omniprésents. L'approche culturale a permis de noter une dominance des Ascomycota. L'une des explications possibles peut provenir du fait que les organismes de ce phylum, isolés lors de cette étude s'adaptent plus facilement aux conditions de culture de laboratoire. Les analyses complémentaires réalisées sur le rhizobiome ont permis au total d'isoler 214 morphotypes appartenant aux Glomeromycota, à partir de nombreux échantillons de sols (72 échantillons). Pour ce phylum, certains morphotypes ont été recensés dans des travaux précédemment publiés, mais d'autres ont été notés pour la première fois dans notre étude. Les morphotypes isolés sont vraisemblablement ceux possédant les capacités adaptatives les plus développées : de tels organismes pourraient donc être endémiques, capables de s'adapter et de se développer dans des conditions extrêmes du milieu.

Ce travail a donc permis de mettre en lumière une mycodiversité importante dans ce biome, contrairement aux précédentes observations concluant à une faible diversité fongique dans ces environnements. Etant donné que de très nombreuses dayas restent à étudier en terme de diversité fongique, notre étude pionnière peut ouvrir la voie à une investigation plus approfondie de ce domaine peu étudié jusqu'à présent. Les écosystèmes arides pourraient ainsi constituer un réservoir

de biodiversité fongique, offrant l'espoir de découvrir de nombreux champignons indigènes et même spécifiques à ces habitats. Ceci nous permettrait de renforcer les connaissances sur la diversité globale des champignons et éventuellement de valoriser cette diversité en termes écologiques et mycotechnologiques (source potentielle majeure de composés bioactifs).

Notre étude a été basée uniquement sur l'identification morphologique. Cette approche est de plus en plus utilisée partout dans le monde et parfois même plus efficace que les approches moléculaires modernes. Cependant, elle pourrait ne pas être suffisante pour divulguer la diversité complète, compte tenu des difficultés d'identification telles que : le faible nombre de souches, des souches manquant d'informations taxonomiques suffisantes ou des spécimens ne sporulant pas dans les périodes de collecte. Les connaissances morphologiques sont importantes, également pour les chercheurs utilisant l'analyse moléculaire. La meilleure pratique serait de les associer à la fois pour l'étude. Une autre considération concernant le nombre, les répétitions et la taille des zones d'étude dans chaque biome, car les conditions de collecte et le nombre d'échantillons diffèrent selon les enquêtes, ainsi que les techniques d'examination. Avec une méthode de collecte simplifiée, il y a toujours un risque de perdre certains types de souches qui pourraient représenter des espèces supplémentaires dans une zone d'étude. Il convient également d'intensifier l'échantillonnage par site et tout au long de l'année car la stratégie de sporulation diffère entre les groupes fongiques, car certains dirigent plus d'énergie vers la reproduction, tandis que d'autres consacrent plus d'efforts à la croissance mycélienne, selon leur stratégie de vie. Ces méthodes peuvent encore avoir certaines limites. Considérant que ces champignons vivent dans le sol et dans les racines, l'utilisation de l'identification morphologique et moléculaire est importante et complémentaire, afin d'identifier les champignons dans les deux niches et d'obtenir une vision plus complète d'une communauté spécifique. De telles études complémentaires amplifient les connaissances sur la mycodiversité d'une région.

Ces mycosymbiotes représentent un système modèle dans l'écologie de régions très contraignantes à la survie des êtres vivants, comme les zones arides et semi-arides. Cette association explique parfaitement le rôle promoteur de ces champignons au sein des plantes, par le maintien de la santé végétale et l'équilibre écologique au niveau de cet écosystème. Par cette double interaction, le pistachier de l'Atlas est capable d'améliorer sa nutrition minérale, hydrique et sa tolérance à diverses contraintes biotiques et abiotiques. Il est alors important d'élargir ces axes de recherche, afin d'apporter plus d'informations concernant les mécanismes de résistance des plantes aux diverses contraintes abiotiques, en vue d'une valorisation surtout écologique. En perspectives de ces travaux de thèse, différents points peuvent être envisagés, aussi bien d'un point de vue fondamental que d'un point de vue appliqué.

- Une étude approfondie de la signalisation intracellulaire et intercellulaire au niveau racinaire.
- Une étude plus approfondie des gènes de défense induits chez le pistachier en réponse à l'infection fongique.
- Une caractérisation de composés phénoliques au niveau racinaire en réponse à l'infection fongique.
- Une identification spécifique des morphotypes de champignons Glomeromycota et des mycoendophytes isolés et établissement de leur phylogénie.
- Une identification spécifique des champignons Glomeromycota des niveaux plus profonds du sol (> de 40 cm) et des taxons mycoendophytes des racines à des diamètres supérieurs à 0,5 mm.
- Une amplification des études sur plusieurs arbres, saisons, année, dayas et région pour mieux voir les effets spatio-temporels, saisonnalité, bioclimats et autres facteurs édaphiques sur la diversité des communautés fongiques et afin d'établir une cartographie de la distribution spatiale du microbiome fongique du pistachier de l'Atlas.
- Une étude de la synergie et de la compétitivité entre les souches mycoendophytes et vis-à-vis des Glomeromycota.
- Une détermination de l'impact de la diversité des cortèges fongiques recensés sur le fonctionnement et la structure des peuplements indigènes de *Pistacia atlantica* Desf.
- Une extraction, purification et identification des substances bioactives produites par les mycoendophytes, afin de tester leurs potentielles activités biologiques.
- Définir de façon plus précise l'écologie des différents taxons fongiques recensés.

A decorative horizontal border with a scroll-like appearance, featuring rounded ends and a slight shadow effect.

## **Références bibliographiques**

## A

- Abbaspour H., Saeidi-Sar S., Afshari H., Abdel-Wahhab MA. 2012.** Tolerance of mycorrhiza infected pistachio (*Pistacia vera* L.) seedling to drought stress under glasshouse conditions. *Journal of Plant Physiology*. 169 (7) : 704-709.
- Abbott LK. & Robson AD. 1991.** Factors influencing the occurrence of vesicular arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 35 (2-3): 121-150.
- Abdel-Azeem AM., Abdel-Azeem MA., Abdul-Hadi SY., Darwish AG. 2019.** *Aspergillus*: Biodiversity, Ecological Significances, and Industrial Applications. in A. N. Yadav et al. (eds.), *Recent Advancement in White Biotechnology Through Fungi*. *Fungal Biology*. 121- 179.
- Abdelfattah A., Tack AJM., Wasserman B., Liu J., Berg G., Norelli J., Droby S., Wisniewski M. 2022.** Evidence for host-microbiome co-evolution in apple. *New Phytologist*. 234: 2088-2100.
- Abdelhameed RE. & Metwally RA. 2019.** Alleviation of cadmium stress by arbuscular mycorrhizal symbiosis. *International Journal of Phytoremediation*. 21 (7) : 663-671.
- Abdelkrim H. 1986.** Les dayates de l'Atlas saharien (Algérie). Colloque phytosociologie végétale et géomorphologie. Eds. Cramer Stuttgart. Bailleul : 361-371.
- Abdelkrim H. 1992.** Un joyau floristique : l'Oued idikel ; Oued à *Pistacia atlantica* et à *Myrtus nivellei* dans le Hoggar. *Doc. Phytosociologie*. 14: 211-218.
- Abousalim A. & Khalli EM. 1992.** Délimitation des zones à vocation pistachier au Maroc. *Rev. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride*. 4 : 33-39.
- Adams P., De-Leij FAAM., Lynch JM. 2007.** *Trichoderma harzianum* Rifai 1295-22 mediates growth promotion of crack willow (*Salix fragilis*) saplings in both clean and metal-contaminated soil. *Microbiol Ecology*. 54: 306-313.
- Adrangi S. & Faramarzi MA. 2013.** From bacteria to human: a journey into the world of chitinases. *Biotechnology Advances*. 31: 1786-1795.
- Agler MT., Ruhe J., Kroll S., Morhenn C., Kim ST., Weigel D. et al. 2016.** Microbial Hub Taxa Link Host and Abiotic Factors to Plant Microbiome Variation. *PLOS Biology*. 14: e1002352.
- Ahmad I., Ansari MI., Aqil F. 2006.** Biosorption of Ni, Cr and Cd by metal tolerant *Aspergillus niger* and *Penicillium* sp using single and multi-metal solution. *Indian Journal of Experimental Biology*. 44 : 73-76.
- Ahmed MMM., Mazen MBED., Nafady NA., Monsef OA. 2017.** Bioavailability of cadmium and nickel to *Daucus carota* L. and *Corchorus olitorius* L. treated by compost and microorganisms. *Soil and Environment*. 36 (01) : 01-12.
- Ait El Mokhtar M., Laouane RB., Anli M., Boutasknit A., Wahbi S., Meddich A. 2019.** Use of mycorrhizal fungi in improving tolerance of the date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedlings to salt stress. *Scientia Horticulturae*. 253 : 429-438.
- Ait Radi A. 1979.** Multiplication par voie végétative et par semis de *Pistacia atlantica* Desf. et de *Ailantus altissima*. Thèse Ingénieur. INA El Harrach. 40 p.
- Ait Saïd S. 2011.** Stratégies adaptatives de deux espèces du genre *Pistacia* (*P. lentiscus* et *P. atlantica* Desf.) aux conditions d'altitude, de salinité et d'aridité : Approche morpho- anatomiques, phytochimiques et écophysiologicals. Thèse de Doctorat en Sciences Biologiques. Faculté des

Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques. UMMTO. 160p.

**Ait Saïd S., Fernandez C., Greff S., Derridj A., Gauquelin T., Mevy JP. 2011.** Inter-population variability of leaf morpho-anatomical and terpenoid patterns of *Pistacia atlantica* Desf. ssp. *atlantica* growing along an aridity gradient in Algeria. *Flora*. 206: 397-405.

**Albrechtsen BR., Witzell J., Robinson KM., Wulff S., Luquez VMC., Ågren R. et al. 2010.** Large scale geographic clines of parasite damage to *Populus tremula* L. *Ecography*. 33: 483- 493.

**Al-Hmoud G. & Al Momany A. 2017.** Effect of four mycorrhizal products on squash plant growth and its effect on physiological plant elements. *Advances in Crop Science and Technology*. 5: 260.

**Ali AH., Radwan U., El-Zayat S., El-Sayed MA. 2018.** Desert Plant-Fungal Endophytic Association : The Beneficial Aspects to their Hosts. *Biological Forum. An International Journal*. 10 (1): 138-145.

**Aljawasim BD., Khaeim HM., Manshood MA. 2020.** Assessment of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus spp.*) as potential biocontrol agents against damping-off disease *Rhizoctonia solani* on cucumber. *Journal of Crop Production*. 9 (1): 141-147.

**Allegrucci N., Velazquez M. S., Russo ML., Perez E., Scorsetti AC. 2017.** Endophytic colonisation of tomato by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*: the use of different inoculation techniques and their effects on the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Lepidoptera : Gelechiidae). *Journal of Plant Protection Research*. 57 (4): 205-211.

**Allen EB., Allen MF., Egerton-Warburton L., Corkidi L., Gómez-Pompa A. 2003.** Impacts of early and late seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, México. *Ecological Applications*. 13: 1701-1717.

**Allsup CM., Lankau RA., Paige KN. 2021.** Herbivory and Soil Water Availability Induce Changes in Arbuscular Mycorrhizal Fungal Abundance and Composition. *Microbiology Ecology*. 84 (1): 141-152.

**Almeida MN., Guimaraes VM., Bischoff KM., Falkoski DL., Pereira OL., Goncalves DSPO., de rezende ST. 2011.** Cellulases and hemicellulases from endophytic *Acremonium* species and its application on sugarcane bagasse hydrolysis. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 165: 594-610.

**Álvarez-Sánchez J., Sánchez-Gallen I., Hernández Cuevas L., Hernández-Oro L., Meli P. 2017.** Diversidad Abundancia y variación estacional en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en la selva Lacandona, Chiapas, México. *Scientia Fungorum*. 45:37-51.

**Alvear-Daza JJ., García-Barco A., Osorio-Vargas P., Gutiérrez-Zapata HM., Sanabria J., Rengifo-Herrera JA. 2021.** Resistance and induction of viable but non culturable states (VBNC) during inactivation of *E. coli* and *Klebsiella pneumoniae* by addition of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> to natural well water under simulated solar irradiation. *Water Research*. 188:116499.

**Aly AH., Debbab A., Kjer J., Proksch P. 2010.** Fungal endophytes from higher plants: a prolific source of phytochemicals and other bioactive natural products. *Fungal Diversity*. 41 : 1-16.

**Alyafi D. 1978.** Approche systématique et écologiques du genre *Pistacia* de la région méditerranéenne. Thèse de doctorat 3<sup>ème</sup> cycle. Faculté de Saint-Jérôme. Marseille. 130p.

**Alyafi J. 1979.** Approche systématique et écologique du genre *Pistacia* dans la région méditerranéenne. Thèse 3<sup>ème</sup> cycle. Faculté des Sciences et Techniques St Jérôme, Marseille. 42p.

- Amanifar S., Khodabandeloo M., Fard EM., Askari MS., Ashrafi M. 2019.** Alleviation of salt stress and changes in glycyrrhizin accumulation by arbuscular mycorrhiza in liquorice (*Glycyrrhiza glabra*) grown under salinity stress. *Environmental and Experimental Botany*. 160: 25-34.
- Amann RI., Ludwig W., Schleifer KH. 1995.** Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 59: 143-169.
- Amrita R., Nancy K., Namrata P., Sourav B., Arijit D., Subbaramiah SR. 2012.** Enhancement of protease production by *Pseudomonas aeruginosa* isolated from dairy effluent sludge and determination of its fibrinolytic potential. *Asian Pacific Journal Tropical Biomedicine*. 2 (3): 1845-1851.
- Anderson RC., Liberta AE., Dickman LA. 1984.** Interaction of vascular plants and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi across a soil moisture-nutrient gradient. *Oecologia*. 64:111-117.
- Andrade-Linares DR., Anja Müller A., Fakhro A., Schwarz D., Franken P. 2013.** Impact of *Piriformospora indica* on tomato. In: Varma A (ed) *Piriformospora indica*, soil biology, vol 33. Springer, Berlin. pp 107-117.
- Angelini P., Rubini A., Gigante D., Reale L., Pagiotti R., Venanzoni R. 2012.** The endophytic fungi communities associated with the leaves and roots of the common reed (*Phragmites australis*) in lake Trasimeno (Perugia, Italy) in declining and healthy stands. *Fungal Ecology*. 5 : 683-693.
- Angelopoulou DJ. Naska EJ., Paplomatas EJ., Tjamos SE. 2015.** Biological control agents (BCAs) of *Verticillium* wilt : influence of application rates and delivery method on plant protection, triggering of host defence mechanisms and rhizosphere population of BCAs,”. *Plant pathology*. 63 (5): 1062-1069.
- Anitha D., Vijaya T., Pragathi D., Reddy NV., Mouli KC., Venkateswarulu N., Bhargav DS. 2013.** Isolation and characterization of endophytic fungi from endemic medicinal plants of *Tirumala Hills*. *International journal of life sciences biotechnology and pharma research*. 2 (3) : 367-373.
- Anonyme 1. 1998.** Présentation du secteur forestier de la wilaya de Laghouat, 33 p.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group) 2003.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 141: 399- 436.
- Archana A. & Jaitly AK. 2015.** Mycoremediation: utilization of fungi for reclamation of heavy metals as their optimum remediation conditions. *Biolife*. 3 (1): 77-81.
- Arivudainambi UE., Anand TD., Shanmugaiah V., Karunakaran C., Rajendran A. 2011.** Novel bioactive metabolites producing endophytic fungus *Colletotrichum gloeosporioides* against multidrug-resistant *Staphylococcus aureus*. *FEMS Immunology and Medical Microbiology*. 61: 340-345.
- Arnold AE. 2007.** Understanding the diversity of foliar endophytic fungi: progress, challenges, and frontiers. *Fungal Biology Reviews*. 21 (2-3): 51-66.
- Arnold AE., Henk DA., Eells RL., Lutzoni F., Vilgalys R. 2007.** Diversity and phylogenetic affinities of foliar fungal endophytes in loblolly pine inferred by culturing and environmental PCR. *Mycologia*. 99: 185-206.

- Aroca R., Ferrante A., Vemieri P., Chrispeels MJ. 2006.** Drought, abscisic acid and transpiration rate effects on the regulation of PIP aquaporin gene expression and abundance in *Phaseolus vulgaris* plants. *Annals of Botany*. 98: 1301-1310.
- Aroca R., Porcel R., Ruiz-Lozano JM. 2007.** How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *New phytologist*. 173: 808-816.
- Aroca R., Vemieri P., Ruiz-Lozano JM. 2008.** Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Lactuca sativa* plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery. *Journal of Experimental Botany*. 59: 2029-2041.
- Arora J. & Ramawat KG. 2017.** An Introduction to Endophytes. *In*: D.K. Maheshwari (ed.), *Endophytes: Biology and Biotechnology, Sustainable Development and Biodiversity* 15. pp. 1-16. Switzerland: Springer International Publishing AG.
- Avalos J., Pardo-Medina J., Parra-Rivero O., Ruger-Herreros M., Rodríguez Ortiz R., Hornero-Méndez D. et al. 2017.** Carotenoid biosynthesis in *Fusarium*. *Journal Fungi (Basel)*. 3: 39.
- Averill C., Bhatnagar JM., Dietze MC., Pearse WD., Kivlin SN. 2019.** Global imprint of mycorrhizal fungi on whole-plant nutrient economics. *Proction National Academic Science USA*. 116: 23163-8.
- Azad K. & Kaminskyj S. 2016.** A fungal endophyte strategy for mitigating the effect of salt and drought stress on plant growth. *Symbiosis*. 68 (1): 73-78.
- Azcon-Aguilar C., Barea J. 2015.** Nutrient cycling in the mycorrhizosphere. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 25 (2): 372-396.

## B

- Bååth E., Nilsson LO., Goransson H., Wallander H. 2004.** Can the extent of degradation of soil fungal mycelium during soil incubation be used to estimate ectomycorrhizal biomass in soil? *Soil Biology and Biochemistry*. 36 (12) : 2105-2109.
- Backhouse D., Burgess LW., Summerell BA. 2001.** Biogeography of *Fusarium*. *In*: Summerell, B.A., Leslie, J.F, Backhouse, D., Bryden, W.L, Burgess, L.W., (eds.). *Fusarium*. Paul, E., Nelson Memorial Symposium APS Press, St. Paul, MN. pp.122-137.
- Bacon CW. & White J. 2000.** Microbial Endophytes. New York, NY: CRC.
- Bacon CW. & White J. 2000.** Physiological Adaptations in the Evolution of Endophytism in the Clavicipitaceae. *Microbial Endophytes Part III*. (10) : 237-259.
- Bacon CW. & Yates IE. 2006.** Endophytic root colonization by *Fusarium* species: histology, plant interactions, and toxicity. *In*: Schulz B, Boyle C, Sieber T (eds) *Microbial root endophytes*. Springer, Heidelberg, pp 9 : 133-152.
- Baffi MA., Romo-Sanchez S., Ubeda-Iranzo J., Briones-Perez AI. 2012.** Fungi isolated from olive ecosystems and screening of their potential biotechnological use. *New Biotechnology*. 29: 451-456.
- Bagde US., Prasad R., Varma A. 2014.** Impact of culture filtrate of *Piriformospora indica* on biomass and biosynthesis of active ingredient aristolochic acid in *Aristolochia elegans* Mart. *International Journal of Biology*. 1 (6) : 29-37.

- Bagnouls F. & Gaussen H. 1953.** Sèche et indice xéothermique. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. 88: 193-240.
- Bago B., Vierheilig H., Piche Y., Azcon Aguilar C. 1996.** Nitrate depletion and pH changes induced by the extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown in monoxenic culture. New phytologist. 133 : 273-280.
- Bai C., He X., Tang H., Shan B., Zhao L. 2009.** Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi, glomalin and soil enzymes under the canopy of *Astragalus adsurgens* Pall. in the Mu Us sandland, China. Soil Biology and Biochemistry. 41 (5) : 941-947.
- Bai G., Bao Y., Du G., Qi Y. 2013.** Arbuscular mycorrhizal fungi associated with vegetation and soil parameters under rest grazing management in a desert steppe ecosystem. Mycorrhiza. 23 : 289-301.
- Bainard LD., Bainard JD., Hamel C., Gan Y. 2014.** Spatial and temporal structuring of arbuscular mycorrhizal communities is differentially influenced by abiotic factors and host crop in a semi-arid prairie agroecosystem. FEMS Microbiology Ecology. 88: 333-344.
- Bais HP., Weir TL., Perry LG., Gilroy S., Vivanco JM. 2006.** The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. Annual Review Plant Biology. 57 : 233-266.
- Baize D. 2000.** Guide des analyses en pédologie. 2<sup>nd</sup> édition. INRA, Paris. 375p.
- Baldrian P. 2006.** Fungal laccases-occurrence and properties. FEMS Microbiology Reviews. 30 : 215-242.
- Baltruschat H., Santos VM., da Silva DKA., Schellenberg I., Deubel A., Sieverding E., Oehl F. 2019.** Unexpectedly high diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in fertile Chernozem croplands in Central Europe. Catena. 182: 104-135.
- Bamisile BS., Dash CK., Akutse KS., Keppanan R., Wang L. 2018.** Fungal Endophytes : Beyond Herbivore Management. Frontiers in Microbiology. 9 (544): 1-11.
- Banerjee S., Schlaeppli K., Heijden MG. 2018.** Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. Nature Reviews Microbiology. 1.
- Barea JM., Pozo MJ., Azcon R., Azcon-Aguilar C. 2005.** Microbial co-operation in the rhizosphere. Journal of Experimental Botany. 56 (417): 1761-1778.
- Barrow JR. & Osuna P. 2002.** Phosphorus solubilization and uptake by dark septate fungi in fourwing saltbush, *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. Journal of Arid Environments. 51 (3): 449-459.
- Bastian F., Bouziri L., Nicolardot B., Ranjard L. 2009.** Impact of wheat straw decomposition on successional patterns of soil microbial community structure. Soil Biology and Biochemistry. 41 (2): 262-275.
- Basyal B. & Emery SM. 2021.** An arbuscular mycorrhizal fungus alters switchgrass growth, root architecture, and cell wall chemistry across a soil moisture gradient. Mycorrhiza. 31 : 251-258.
- Baur X. 2005.** Enzymes as occupational and environmental respiratory sensitizers. International Archives of Occupational and Environmental Health. 78 : 279-286.
- Becerra A., Bartoloni N., Cofré N., Soteras F., Cabello M. 2014.** Arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils: Vertical distribution at different soil depth. Brazilian Journal of Microbiology. 45: 585-594.

- Bekker TF., Kaiser C., Merwe RVD., Labuschagne N. 2006.** *In-vitro* inhibition of mycelial growth of several phytopathogenic fungi by soluble potassium silicate. *South African Journal of Plant and Soil*. 23: 169-172.
- Belhadj S. 1999.** Pistachio situation in Algeria. *Nucis Newsletter* ; 8 : 29-30.
- Belhadj S. 2001.** Les pistacheraies algériennes : état actuel et dégradation. *Cahiers Options Méditerranéennes*. 56 : 107-109.
- Belhadj S. 2002.** Geographical distribution of *Pistacia atlantica* Desf. in Algeria. *Acta Horticulturae*. (ISHS). 591: 499-503.
- Belhadj S. 2007.** Etude écobotanique de *Pistacia atlantica* Desf. (Anacardiaceae) en Algérie, préalable à la conservation des ressources génétiques de l'espèce et à sa valorisation. Thèse de Doctorat en Sciences Agronomiques. 185 p.
- Belhadj S., Derridj A., Auda Y., Gers C. et Gauquelin T. 2008.** Analyse de la variabilité morphologique chez huit populations spontanées de *Pistacia atlantica* en Algérie. *Canadian Journal of Botany*. 86: 520-532.
- Belhadj S., Derridj A., Moriana A., Gijon MDC., Mevy JP., Gauquelin T. 2011.** Comparative analysis of stomatal characters in eight wild atlas pistachio populations (*Pistacia atlantica* Desf. Anacardiaceae). *International Research Journal of Plant Science*. 2 (3): 2141- 5447.
- Bell AA. & Wheeler MH. 1986.** Biosynthesis and functions of melanines. *Annual Review of Phytopathology*. 24: 411-451.
- Bellefontaine R., Eltobi M., Mhirit O. 2005.** Les « ligneux urbains et agro-sylvopastoraux » des zones sèches arides à faible couvert ligneux. *Sécheresse*. 16 : 306-8.
- Bellefontaine R., Petit S., Pain-Orcet M., Deleporte P., Bertault JG. 2001.** Les arbres hors forêt : vers une meilleure prise en compte. Rome, Italie, FAO, *Cahiers FAO Conservation*.35 : 231 p.
- Bellgrad SE. 1993.** The top soil as the major store of propagules of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in southeast Australian sandstone soils. *Mycorrhiza*. 3: 19-24.
- Benaradj A., Bouazza M., Boucherit H. 2012.** Diversité floristique du peuplement à *Pistacia atlantica* Desf. dans la région de Béchar (Sud-ouest algérien). *Mediterranea Serie. De Estudios Biológicos. Época II N° 23*. Université Abou Bekr Belkaid-Tlemcen.
- Benaradj A., Bouazza M., Boucherit H. 2015.** Phytodiversity the group to *Pistacia atlantica* Desf. in the Saharan Atlas (Bechar-Algeria). *Energy Procedia*. 74 : 258-264.
- Benfoddil O. 2015.** Inventaire des champignons endophytes des feuilles de *Pistacia atlantica* Desf. de dayate El Guouffa (Laghouat, Algérie). Mémoire de Magister en Sciences Biologiques. Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques. UMMTO. Algérie. 147p.
- Benhamou N. & Garand C. 2001.** Cytological analysis of defense-related mechanisms induced in pea root tissues in response to colonisation by nonpathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47. *Phytopathology*. 91 : 730-740.
- Benhassaini H. & Belkhodja M. 2004.** Le pistachier de l'Atlas en Algérie : entre survie et disparition. *La feuille et l'aiguille*. 54 : 1-2.
- Benhassaini H., Mehdadi Z., Hamel L. Belkhodja M., 2007a.** Phytoécologie de *Pistacia atlantica* Desf. subsp. *atlantica* dans le nord-ouest Algérien. *Sécheresse*. 18(3): 199-205.

- Benhassaini H., Bendahmane M., Benchalgo N. 2007b.** The chemical composition of fruits of *Pistacia atlantica* Desf. Subsp. *atlantica* from Algeria. *Chemistry of Natural Compounds*.2 (43): 103-105.
- Bensaci OA., Daoud H., Lombarkia N., Rouabah K. 2015.** Formulation of the endophytic fungus *Cladosporium oxysporum* Berk. & M.A. Curtis, isolated from *Euphorbia bupleuroides* subsp. *luteola*, as a new biocontrol tool against the black bean aphid (*Aphis fabae* Scop.). *Journal of Plant Protection Research*. 55 (1): 80-87.
- Bento FM., de Oliveira Camargo FA., Okeke BC., Frankenberger WT. 2005.** Diversity of biosurfactant producing microorganisms isolated from soils contaminated with diesel oil. *Microbiological Research*. 160 : 249-255.
- Berg G., Rube M., Schloter M., Smalla K. 2014.** Unraveling the plant microbiome: looking back and future perspectives. *Frontiers Microbiology*. 5: 1-7.
- Bergelson J., Mittelstrass J., Horton MW. 2019.** Characterizing both bacteria and fungi improves understanding of the Arabidopsis root microbiome. *Scientific Reports*. 9, 24.
- Bert V., Lounes-Hadj Sahraoui A., Leyval C., Fontaine J., Ouvrard S. 2012.** Les phytotechnologies appliquées aux sites et sols pollués. ADEME/INERIS. Ed Sciences.
- Bertin C., Yang X., Weston LA. 2003.** The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant Soil*. 256: 67-83.
- Bever JD., Schultz PA., Pringle A., Morton JB. 2001.** Arbuscular Mycorrhizal Fungi: More Diverse than Meets the Eye, and the Ecological Tale of Why : The high diversity of ecologically distinct species of arbuscular mycorrhizal fungi within a single community has broad implications for plant ecology. *BioScience*. 51: 923-931.
- Bezemer TM., Lawson CS., Hedlund K., Edwards AR., Brook AJ., Igual JM., Mortimer SR., Van Der Putten WH. 2006.** Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology*. 94 (5): 893-904.
- Bezerra JD., Santos GS., Svedese VM., Lima DM., Fernades MJ., Paiva LM., Souza-otta CM. 2012.** Richness of endophytic fungi isolated from *Opuntia ficus indica* mill. (Cactaceae) and preliminary screening for enzyme production. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 28 (5): 1989-1995.
- Bhagobaty RK. & Joshi SR. 2012.** Enzymatic activity of fungi endophytic on five medicinal plant species of the pristine sacred forests of Meghalaya, India. *Biotechnology and Bioprocess Engineering*. 17: 33-40.
- Bhar Lt-CH. & Balouk CNE. A. 2011.** Les Plantes aromatiques et médicinales ces plantes odorantes qui soulagent la douleur ! Le jardin d'expérimentation de l'INPMA. *L'espace Marocain* 68 (2).
- Binet MN., Sage L., Malan C., Clément JC., Redecker D., Wipf D. et al. 2013.** Effects of mowing on fungal endophytes and arbuscular mycorrhizal fungi in subalpine grasslands. *Fungal Ecology*. 6 (4): 248-55.
- Binod P., Sukumaran RK., Shirke SV., Rajput JC., Pandey A. 2007.** Evaluation of fungal culture filtrate containing chitinase as a biocontrol agent against *Helicoverpa armigera*. *Journal of Applied Microbiology*. 103: 1845-1852.

- Bischoff KM., Wicklow DT., Jordan DB., de Rezende ST., Liu S., Hughes SR., Rich JO. 2009.** Extracellular Hemicellulolytic Enzymes from the Maize Endophyte *Acremonium zeae*. *Current Microbiology*. 58: 499-503.
- Blackwell M. 2011.** The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? *American Journal of Botany*. 98: 426-438.
- Blaszkowski J., Kozłowska A., Crossay T., Symanczik S., Alyahya'eI MN. 2017.** A new family, Pervetustaceae with a new genus, *Pervetustus*, and *P. simplex* sp. nov. (Paraglomerales), and a new genus, *Innospora* with *I. majewskii* comb. nov. (Paraglomeraceae) in the Glomeromycotina. *Nova Hedwigia*. 105 (3-4) : 397- 410.
- Blaszkowski J., Niezgoda P., Goto B. T., Dalpé Y. 2018a.** A new genus, *Oehlia* with *Oehlia diaphana* comb. nov. and an emended description of *Rhizoglosum vesiculiferum* comb. nov. in the glomeromycotina. *Nova Hedwigia*. 107 : 501-518.
- Blaszkowski J., Niezgoda P., Goto B. T., Kozłowska A. 2018b.** *Halonatospora* gen. nov. with *H. pansihalos* comb. nov. and *Glomus bareae* sp. nov. (Glomeromycota; *Glomeraceae*). *Botany*. 96: 737-748.
- Blaszkowski J., Niezgoda P., De Paiva JN., Da Silva KJG., Theodoro RC., Jobim K., Goto BT. 2019.** *Sieverdingia* gen. nov., *S. tortuosa* comb. nov., and *Diversispora peloponnesiaca* sp. nov. in the Diversisporaceae (Glomeromycota). *Mycological Progress*. 18 (11): 1363-1382.
- Blaszkowski J., Jobim K., Niezgoda P., Meller E., Malinowski R., Milczarski P., Zubek S., Magurno F., Casieri L., Bierza W., Blaszkowski T., Crossay T., Goto BT. 2021a.** New Glomeromycotan Taxa, *Dominikia glomerocarpica* sp. nov. and *Epigeocarpum crypticum* gen. nov. et sp. nov. from Brazil, and *Silvaspora* gen. nov. from New Caledonia. *Frontiers in Microbiology*. 12: 655910.
- Blaszkowski J., Niezgoda P., Meller E., Milczarski P., Zubek S., Malicka M., Uszok S., Casieri L., Goto BT., Magurno F. 2021b.** New taxa in Glomeromycota: *Polonosporaceae* fam. nov., *Polonospora* gen. nov., and *P. polonica* comb. nov. *Mycological Progress*. 20: 941-951.
- Bogner CW., Kamdem RS., Sichtermann G., Matthäus C., Hölscher D., Popp J., Proksch P., Grundler FMW. Schouten A. 2016.** Bioactive secondary metabolites with multiple activities from a fungal endophyte. *Microbial Biotechnology*. 10 (1):175-188.
- Bonfante P., Genre A. 2010.** Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications*. 1: 48.
- Bonfante P., Requena N. 2011.** Dating in the dark: how roots respond to fungal signals to establish arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*. 14: 451-457.
- Bonfim JA., Rlf V., Stürmer SL., Cardoso EJBN. 2013.** Arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian Atlantic forest: a gradient of environmental restoration. *Applied Soil Ecology*. 71: 7-14.
- Bonito G., Reynolds H., Robeson MS., Nelson J., Hodkinson BP., Tuskan G. et al. 2014.** Plant host and soil origin influence fungal and bacterial assemblages in the roots of woody plants. *Molecular Ecology*. 23:3356-70.
- Bouamri R., Dalpe Y., Serrhini MN., Bennani A. 2006.** Arbuscular mycorrhizal fungi species associated with rhizosphere of *Phoenix dactylifera* L. in Morocco. *African Journal of Biotechnology*. 5: 510-516.

- Bouaouina S., Zid E., Hajji M. 2000.** Tolérance à la salinité, transports ioniques et fluorescence chlorophyllienne chez le blé dur (*Triticum turgidum* L.). CIHEAM-Options Méditerranéennes : 239-243.
- Boubrima A. 2014.** Diversité architecturale du système racinaire du pistachier de l'Atlas en fonction du sol sous-jacent dans deux dayas de la région de Laghouat (Algérie) : dayate Saadi, Hassi Delâa et dayate Aïat, Timzerth. Mémoire de Magister en Sciences Biologiques. Université Amar Telidji de Laghouat, Algérie. 302p.
- Boudouaya M., Benhassaini H., Bendimered-Mouri FZ., Mothe F., Fournier M. 2015.** Évaluation de la durabilité naturelle du bois de *Pistacia atlantica* Desf. du Nord de l'Algérie. Bois et forêts des tropiques. 325 (3) : 49-58.
- Boudy P. 1952.** Guide forestier en Afrique du Nord. Edition La Maison Rustique. Paris. 509p.
- Boudy P. 1955.** Économie forestière nord-africaine. Tome III. Paris : éditions Larose.
- Bouffaud ML., Poirier MA., Muller D., Moenne-Loccoz Y. 2014.** Root microbiome relates to plant host evolution in maize and other Poaceae. Environmental Microbiology. 16: 2804-2814.
- Boutaj H., Meddich A., Wahbi S., Moukhli A., El Alaoui-Talibi Z., Douira A., Filali- Maltouf A., El Modafar C. 2019.** Effect of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on *Verticillium wilt* development of olive trees caused by *Verticillium dahliae*. Research Journal of Biotechnology. 14 (8) : 79-88.
- Brady NC. & Weil RR. 1996.** The nature and properties of soils. Upper Saddle River: Prentice-Hall Inc. 740 p.
- Brearley FQ., Elliott DR., Iribar A. 2016.** Arbuscular mycorrhizal community structure on co-existing tropical legume trees in French Guiana. Plant and Soil. 403: 253-265.
- Bright M. & Bulgheresi S. 2010.** A complex journey: transmission of microbial symbionts. Nature Review Microbiology. 8 (3): 218-230.
- Brito I., Goss MJ., de Carvalho M., Chatagnier O., van Tuinen D. 2012.** Impact of tillage system on arbuscular mycorrhiza fungal communities in the soil under Mediterranean conditions. Soil and Tillage Research. 121: 63-67.
- Brown PH., Zhang Q. Fergusson L. 1994.** Influence of rootstock on nutrient. Acquisition by Pistachio. Journal of plant nutrition. 17: 1137-1148.
- Brundrett MC. 2006.** Understanding the roles of multifunctional mycorrhizal and endophytic fungi. In: Schulz, B.J.E., Boyle, C.J.C., Sieber, T.N. (Eds.), Microbial Root Endophytes. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 281-298.
- Brzezinska MS. & Jankiewicz U. 2012.** Production of antifungal chitinase by *Aspergillus niger* LOCK 62 and its potential role in the biological control. Current Microbiology. 65: 666-672.
- Brzezinska MS., Jankiewicz U., Burkowska A., Walczak M. 2014.** Chitinolytic microorganisms and their possible application in environmental protection. Current Microbiology. 68: 71-81.
- Bubici G., Kaushal M., Prigigallo MI., Gómez-Lama Cabanás C., Mercado-Blanco J. 2019.** Biological Control Agents against *Fusarium Wilt* of Banana. Plant Pathogen Interactions. 10: 616.
- Bucking H. Shachar-Hill Y. 2005.** Phosphate uptake, transport and transfer by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is stimulated by increased carbohydrate availability. New phytologist. 165: 899-912.

- Bulgarelli D., Rott M., Schlaeppi K., van Themaat EVL., Ahmadinejad N., Assenza F. et al., 2012.** Revealing structure and assembly cues for Arabidopsis root-inhabiting bacterial microbiota. *Nature*. 488: 91.
- Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S., Ver Loren van Themaat E., Schulze-Lefert P. 2013.** Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual Review of Plant. Biology*. 64: 807-838.
- Bultman TL. & Murphy JC. 2000.** Do fungal endophytes mediate wound-induced resistance? *In*: Bacon CW, White JF (eds) *Microbial endophytes*. Dekker, New York, pp : 421-455.
- Busby PE., Peay KG., Newcombe G., 2016.** Common foliar fungi of *Populus trichocarpa* modify *Melampsora* rust disease severity. *New Phytologist*. 209 (4): 1681-1692.
- Busby PE., Soman C., Wagner MR., Friesen ML., Kremer J., Bennett A., Morsy M., Eisen JA., Leach JE., Dangl JL. 2017.** Research priorities for harnessing plant microbiomes in sustainable agriculture. *PLOS Biology*. 15: e2001793.
- Butler MJ. & Day AW. 1998.** Fungal melanins: a review. *Canadian Journal of Microbiology*. 44 (12) : 1115-1136.

### C

- Cai XB., Peng YL., Yang MN., Zhang T., Zhang Q. 2014.** Grassland degradation decrease the diversity of Arbuscular mycorrhizal fungi species in Tibet plateau. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici*. 42 (2): 333-339.
- Cai F., Pang G., Miao YZ., Li RX., Li R., Shen QR. et al. 2017.** The nutrient preference of plants influences their rhizosphere microbiome. *Applied Soil Ecology*. 110: 146.
- Calvo-Polanco M., Sánchez-Castro I., Cantos M., García JL., Azcón R., Ruiz-Lozano JM., Beuzón CR., Aroca R. 2016.** Effects of different arbuscular mycorrhizal fungal backgrounds and soils on olive plants growth and water relation properties under well- watered and drought conditions. *Plant, Cell & Environment*. 39 (11): 2498-2514.
- Cameron KC., Di HJ., Moir JL. 2013.** Nitrogen losses from the soil/plant system: A review. *Annals of Applied Biology*. 162 (2): 145-173.
- Cao R., Liu X., Gao K., Mendgen K., Kang Z., Gao J., Dai Y., Wang X. 2009.** Mycoparasitism of endophytic fungi isolated from reed on soilborne phytopathogenic fungi and production of cell wall-degrading enzymes in vitro. *Current Microbiology*. 59: 584-592.
- Carballar-Hernández S., Palma-Cruz FJ., Hernández-Cuevas L., Robles C. 2013.** Arbuscular mycorrhizal potential and mycorrhizal fungi diversity associated with *Agave potatorum* Zucc. in Oaxaca Mexico. *Ecological Research*. 28: 217-226.
- Cardoso IM., Boddington C., Janssen BH., Oenema O., Kuyper TW. 2003.** Distribution of mycorrhizal fungal spores in soils under agroforestry and monocultural coffee systems in Brazil. *Agroforestry Systems*. 58: 33-43.
- Cardoso IM., Kuyper TW. 2006.** Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 116 (1-2): 72-84.
- Cardoza RE., Hermosa MR., Vizcaino JA., González F., Llobell A., Monte E., Gutiérrez S. 2007.** Partial silencing of a hydroxy-methylglutaryl-CoA reductase-encoding gene in *Trichoderma harzianum* CECT 2413 results in a lower level of resistance to lovastatin and lower antifungal

activity. *Fungal Genetics Biology*. 44 : 269-283.

**Caro Y., Venkatachalam M., Lebeau J., Fouillaud M., Dufossé L. 2017.** “Pigments and colorants from filamentous fungi,” in *Fungal Metabolites*, eds J.- M. Mérillon and K. G. Ramawat (Springer International Publishing). 499-568.

**Carroll G. & Petrini O. 1983.** Patterns of substrate utilization by some fungal endophytes from coniferous foliage. *Mycologia* 75: 53-63.

**Carroll G. 1988.** Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecology*. 69: 2-9.

**Castellanos-Morales V., Villegas J., Wendelin S., Vierheilig H., Eder R., Cardenas- Navarro R. 2010.** Root colonization by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* alters the quality of strawberry fruits (*Fragaria x ananassa* Duch.) at different nitrogen levels. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 90: 1774-1782.

**Castillo CG., Rubio R., Rouanet JL., Borie F. 2006a.** Early effects of tillage and crop rotation on arbuscular mycorrhizal fungal propagules in an Ultisol. *Biology and Fertility of Soils*. 43: 83-92.

**Cavagnaro TR., Bender SF., Asghari HR., van der Heijden MGA. 2015.** The role of arbuscular mycorrhizas in reducing soil nutrient loss. *Trends Plant Science*. 20 (5) : 283-290.

**Chaba B., Chraa O. Khichane M. 1991.** Germination, morphogenèse racinaire et rythmes de croissance du Pistachier de l’Atlas. In *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*, Groupe d’Etude de l’Arbre. 465-472.

**Chagnon PL., Bradley RL., Maherali H., Klironomos JN. 2013.** A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends Plant Science*. 18: 484-491.

**Chakroune K., Bouakka M., Lahlali R., Hakkou A. 2008.** Suppressive Effect of Mature Compost of Date Palm By-Products on *Fusarium oxysporum* f.sp. *albedinis*. *Journal of Plant Pathology*. 7 : 148-154.

**Chaparro JM, Badri DV, Vivanco JM. 2014.** Rhizosphere microbiome assemblage is affected by plant development, *Isme Journal*. 8: 790-803.

**Chaudhary VB., O’Dell TE., Rillig MC., Johnson NC. 2014.** Multiscale patterns of arbuscular mycorrhizal fungal abundance and diversity in semiarid shrublands. *Fungal Ecology*. 12: 32-43.

**Chaudhary VB., Cuenca G., Johnson NC. 2018.** Tropical-temperate comparison of landscape-scale arbuscular mycorrhizal fungal species distributions. *Diversity and Distributions*. 24: 116-128.

**Chaves MM., Maroco JP., Pereira JS. et al. 2003.** Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*. 30: 239-264.

**Chen GD., Chen Y., Gao H., Shen LQ., Wu Y., Li XX., Li Y., Guo LD., Cen YZ., YaoXS. 2013.** Xanthoquinodins from the endolichenic fungal strain *Chaetomium elatum*. *Journal of Natural Products*. 76: 702-709.

**Chen XW., Wu FY., Li H., Chan WF., Wu C., Wu SC., Wong MH. 2013.** Phosphate transporters expression in rice (*Oryza sativa* L.) associated with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) colonization under different levels of arsenate stress. *Environmental and Experimental Botany*. 87: 92-99.

- Chen Y., Wang HW., Li L., Dai CC. 2013.** The potential application of the endophyte *Phomopsis liquidambari* to the ecological remediation of long-term cropping soil. *Applied Soil Ecology*. 67: 20-26.
- Chen L., Hu X., Yang W., Xu Z., Zhang D., Gao S. 2015.** The Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on sex-specific responses to Pb pollution in *Populus cathayana*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 113: 460-468.
- Chen M., He S., Li J., Hu W., Ma Y., Wu L. et al. 2019.** Co-occurrence patterns between bacterial and fungal communities in response to a vegetation gradient in a freshwater wetland. *Canadian Journal of Microbiology*. 65 : 722-737.
- Chen XW., Wu L., Luo N., Mo CH., Wong MH., Li H. 2019.** Arbuscular mycorrhizal fungi and the associated bacterial community influence the uptake of cadmium in rice. *Geoderma*. 337: 749-757.
- Chen K., Kleijn D., Scheper J., Fijen TPM. 2021.** Additive and synergistic effects of arbuscular mycorrhizal fungi, insect pollination and nutrient availability in a perennial fruit crop. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 325: 107742.
- Cheng Y., Ma W., Li X., Miao W., Zheng L., Cheng B. 2012.** Polyamines stimulate hyphal branching and infection in the early stage of *Glomus etunicatum* colonization. *World Journal of Microbiology et Biotechnology*. 28 : 1615-1621.
- Chhipa H. & Deshmukh SK. 2019.** Fungal Endophytes: Rising Tools in Sustainable Agriculture Production. *Endophytes and Secondary Metabolites*. 1-24.
- Chief R. 1982.** Les plantes médicinales. *Solor*. 2276-2277.
- Chinnusamy V., Schumaker K., Zhu JK. 2005.** Molecular genetics perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signalling in plants. *Journal of Experimental Botany*. 55 (395): 225-236.
- Cicczazzo S., Esposito A., Rolli E., Zerbe S., Daffonchio D., Brusetti L. 2014.** Different pioneer plant species select specific rhizosphere bacterial communities in a high mountain environment. *Springer Plus*. 3 (1): 391.
- Clapp J., Young J., Merryweather J., Fitter A., 1995.** Diversity of fungal symbionts in arbuscular mycorrhizas from a natural community. *New Phytologist*. 130: 259-265.
- Clapp JP., Helgason T., Daniell TJ., Young JPW. 2002.** Genetic studies of the structure and diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *In: van der Heijden MGA, Sanders IR (eds) Mycorrhizal ecology*. Springer, Heidelberg. pp 201-224.
- Clark R. & Lee SH. 2016.** Anticancer properties of capsaicin against human cancer. *Anticancer Research*. 36: 837-843.
- Clay K. & Holah J. 1999.** Fungal endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. *Science*. 285: 1742-1744.
- Clay K. & Schardl C. 2002.** Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *American Naturalist*. 160: 99-127.
- Cockell CS. & Knowland J. 1999.** Ultraviolet radiation screening compounds. *Biology Reviews*. 74 (3): 311-345.

- Cofré MN., Ferrari AE., Becerra A., Domínguez L., Wall LG., Urcelay C. 2017.** Effects of cropping systems under no-till agriculture on arbuscular mycorrhizal fungi in Argentinean Pampas. *Soil Use and Management*. 33: 364-378.
- Coleman-Derr D., Desgarenes D., Fonseca-Garcia C., Gross S., Clingenpeel S., Woyke T., et al., 2016.** Plant compartment and biogeography affect microbiome composition in cultivated and native *Agave* species. *New Phytologist*. 209: 798-811.
- Collado J., Platas G., Gonzalez I. Pelaez F. 1999.** Geographical and seasonal influences on the distribution of fungal endophytes in *Quercus ilex*. *New Phytologist*. 144 : 525-532.
- Corazon-Guivin MA., Cerna-Mendoza A., Guerrero-Abad JC., Vallejos-Tapullima A., Carballar-Hernández S., da Silva GA. et al. 2019a.** *Microkamienskia* gen. nov. and *Microkamienskia peruviana*, a new arbuscular mycorrhizal fungus from western amazonia. *Nova Hedwigia*. 109: 355-368.
- Corazon-Guivin MA., Cerna-Mendoza A., Guerrero-Abad JC., Vallejos-Tapullima A., Carballar-Hernández S., da Silva GA., et al. 2019b.** *Nanoglomus plukenetiae*, a new fungus from peru, and a key to small-spored *Glomeraceae* species, including three new genera in the “*Dominikia* complex/clades”. *Mycological Progress*. 18: 1395-1409.
- Corazon-Guivin MA., Mendoza AC., Guerrero-Abad JC., Vallejos-Tapullima A., Carballar-Hernández S., da Silva GA., et al. 2019c.** *Funneliglomus* gen. nov., and *Funneliglomus sanmartinensis*, a new arbuscular mycorrhizal fungus from the amazonia region in peru. *Sydowia*. 71: 17-24.
- Corazon Guivin MA., Mendoza AC., Guerrero-Abad JC., Vallejos-Tapullima A., Ríos-Ramírez O., Vallejos-Torres G., de la Sota Ricaldi AM et al. 2020.** *Paraglomus occidentale*, a new arbuscular mycorrhizal fungus from the sources of the Amazon river in Peru, with a key to the Paraglomeromycetes species. *Sydowia*. 72 : 85-94.
- Cord-Landwehr S., Melcher RLJ., Kolkenbrock S., Moerschbacher BM., 2016.** A chitin deacetylase from the endophytic fungus *Pestalotiopsis* sp. efficiently inactivates the elicitor activity of chitin oligomers in rice cells. *Scientific Reports*. 6: 38018-38018.
- Cosme M., Stout MJ., Wurst S. 2011.** Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus intraradices*). *Mycorrhiza*. 21: 651-658.
- Courty PE., Smith P., Koegel S., Redecker D., Wipf D. 2015.** Inorganic nitrogen uptake and transport in beneficial plant root-microbe interactions. *Critical Reviews in Plant Sciences*.34 (1-3): 4-16.
- Couteaudier Y. & Alabouvette C. 1990.** “Quantitative comparaison of *Fusarium oxysporum* competitiveness in relation to carbon utilization”. *FEMS Microbiology Letters*. 74(4): 261-267.
- Cregger MA., Veach AM., Yang ZK., Crouch MJ., Vilgalys R., Tuskan GA., Schadt CW. 2018.** The *Populus* holobiont: Dissecting the effects of plant niches and genotype on the microbiome. *Microbiome*. 6, 31.
- Crete P. 1965.** Le bioclimat méditerranéen, caractères généraux, modes de classification. *Vegetation*. 34: 1-20.
- Crozier J., Thomas SE., Aime MC., Evans HC., Holmes KA. 2006.** Molecular characterization of fungal endophytic morphospecies isolated from stems and pods of *Theobroma cacao*. *Plant Pathology*. 55: 783-791.

- Crutcher FK., Puckhaber LS., Stipanovic RD., Bell AA., Nichols RL., Lawrence KS., Liu J. 2017.** Microbial Resistance Mechanisms to the Antibiotic and Phytotoxin Fusaric Acid. *Journal of Chemical Ecology*. 43: 996-1006.
- Cruz AF., Ishii T. 2012.** Arbuscular mycorrhizal fungal spores host bacteria that affect nutrient biodynamics and biocontrol of soil-borne plant pathogens. *Biology Open*. 1 (1): 52- 57.
- Cruz-Hernández A., Tomasini-Campocoso A., Pérez-Flores LJ., Fernández-Perrino FJ., Gutiérrez Rojas M. 2013.** Inoculation of seed-borne fungus in the rhizosphere of *Festuca arundinacea* promotes hydrocarbon removal and pyrene accumulation in roots. *Plant Soil*. 362: 261-270.
- Cuenca G., De Andrade Z., Escalante G. 1998.** Diversity of Glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 30: 711-719.
- Cuenca G. & Lovera M. 2010.** Seasonal variation and distribution at different soil depths of arbuscular mycorrhizal fungi spores in a tropical sclerophyllous shrubland. *Botany*. 88: 54-64.
- Currie AF., Wearn J., Hodgson S., Wendt H., Broughton S., Jin L. 2014.** Foliar fungal endophytes in herbaceous plants: a marriage of convenience? *In: Advances in endophytic research*. 61-81.

## D

- da Costa Souza PN., Grigoletto TL., de Moraes LA., Abreu LM., Guimarães LH., Santos C., et al. 2016.** Production and chemical characterization of pigments in filamentous fungi. *Microbiology*. 162 : 12-22.
- Da Silva IR., De Souza FA., Da Silva DKA., Oehl F., Maia LC. 2017b.** Patterns of arbuscular mycorrhizal fungal distribution on mainland and island sandy coastal plain ecosystems in Brazil. *Microbial Ecology*. 74: 654-669.
- Dadachova E., Bryan RA., Huang X., Moadel T., Schweitzer AD., Aisen P., Nosanchuk JD., Casadevall A. 2007.** Ionizing radiation changes the electronic properties of melanin and enhances the growth of melanized fungi. *PLOS One* 2: e457.
- Dadachova E. & Casadevall A. 2008.** Ionizing radiation: how fungi cope, adapt, and exploit with the help of melanin. *Current opinion in microbiology*. 6: 525-531.
- Dai C., Tian L., Zhao Y., Chen Y., Xie H. 2010.** Degradation of phenanthrene by the endophytic fungus *Ceratobasidium stevensii* found in *Bischofia polycarpa*. *Biodegradation*. 21: 245-255.
- Dai M., Bainard LD., Hamel C., Gan Y., Lynch D. 2013.** Impact of Land Use on Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities in Rural Canada. *Applied and Environmental Microbiology*. 79 (21) : 6719-6729.
- Dajoz R. 1975.** Précis d'Ecologie (4<sup>ème</sup> édn.) Gauthiers-Villars : Paris ; 503p.
- Dandan Z., Zhiwei Z. 2007.** Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the hot-dry valley of the Jinsha river, southwest China. *Applied Soil Ecology*. 37 (1-2): 118-128.
- Daniell TJ., Husband R., Fitter AH., Young JPW. 2001.** Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising arable crops. *FEMS Microbiology Ecology*. 36: 203-209.

- Dar ZM., Masood A., Asif M., Malik MA. 2018.** Review on arbuscular mycorrhizal fungi: An approach to overcome drought adversities in plants. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 7 (3): 1040-1049.
- Dastogeer KMG., Li H., Sivasithamparam K., Jones MGK., Wylie SJ. 2017.** Host specificity of endophytic mycobiota of wild *Nicotiana* plants from arid regions of northern Australia. *Microbial Ecology*.
- Dastogeer KM., Li H., Sivasithamparam K., Jones MG., Wylie SJ. 2018.** Fungal endophytes and a virus confer drought tolerance to *Nicotiana benthamiana* plants through modulating osmolytes, antioxidant enzymes and expression of host drought responsive genes, *Environmental and Experimental Botany*. 149: 95-108.
- Davet P. 1995.** Vie microbienne du sol et production végétale. INRA. 378p.
- Davies JFT., Potter JR., Linderman RG. 1993.** Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P concentration-response in gas exchange and water relations. *Physiologia Plantarum*. 87 : 45-53.
- Davis EC., Franklin J., Shaw A., Vilgalys R. 2003.** Endophytic *Xylaria* (Xylariaceae) among liverworts and angiosperms: phylogenetics, distribution, and symbiosis. *American Journal of Botany*. 90 (11): 1661-1667.
- Davison J., Moora M., Öpik M., Adholey A., Ainsaar A., Bâ A., Burla S., Diedhiou AG., Hiiesalu I., Jairus I. et al. 2015.** Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science*. 349: 970-973.
- de Andrade SAL., Domingues AP., Mazzafera P. 2015.** Photosynthesis is induced in rice plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi and are grown under arsenate and arsenite stress. *Chemosphere*. 134 : 141-149.
- de Assis CF., Araújo NK., Pagnoncelli MGB., da Silva Pedrini MR., de Macedo GR., dos Santos ES. 2010.** Chitooligosaccharides enzymatic production by *Metarhizium anisopliae*. *Bioprocess and Biosystems Engineering*. 33 : 893-899.
- de Assis DMA., de Melo MAC., da Silva DKA., Oehl F., da Silva GA. 2018.** Assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical humid and dry forests in the northeast of Brazil. *Botany*. 96: 859-871.
- De Bary A. 1866.** Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten, und Myxomyceten. Germany: Hofmeister's Handbook of Physiological Botany. 2.
- De Paul MA., Bailly M. 2005.** La compaction des sols forestiers, définition et principes du phénomène. *Forêt wallonne*. 76: 39-47.
- de Pontes JS., Oehl F., Pereira CD., Machado CTT., Coyne D., da Silva DKA., Maia LC. 2017b.** Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian's Cerrado and in soybean under conservation and conventional tillage. *Applied Soil Ecology*. 117-118: 178-189.
- De Sá CSB., Campos MAS. 2020.** Arbuscular mycorrhizal fungi decrease *Meloidogyne enterolobii* infection of Guava seedlings. *Journal of Helminthology*. 94 : e183.
- de Souza FA. 2007.** Sistema reprodutivo e troca de material genético em fungos micorrízicos arbusculares. *In: V Congresso Brasileiro de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife*. 112-121.

- de Souza FA., da Silva ICL., Berbara RLL. 2008.** Fungos micorrízicos arbusculares: muito mais diversos do que se imaginava. *In:* Moreira FMS, Siqueira JO, Brussard L, eds. Biodiversidade do Solo em Ecossistemas Brasileiros. Lavras, Brazil: UFLA. 483-536.
- de Souza TA., Rodriguez-Echeverria S., de Andrade LA., Freitas H. 2016.** Arbuscular mycorrhizal fungi in *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir from Brazilian semi-arid. *Brazilian Journal of Microbiology.* 47: 359-366.
- Debeljak M., van Elteren JT., Špruk A., Izmer A., Vanhaecke F., Vogel-Mikuš K. 2018.** The role of arbuscular mycorrhiza in mercury and mineral nutrient uptake in maize. *Chemosphere.* 212: 1076-1084.
- Deng Z., Zhang R., Shi Y., Tan H., Cao L. 2014.** Characterization of Cd-, Pb-, Zn-resistant endophytic *Lasiodiplodia sp.* MXSF31 from metal accumulating *Portulaca oleracea* and its potential in promoting the growth of rape in metal-contaminated soils. *Environmental Science and Pollution Research.* 21: 2346-2357.
- Denison RF., Kiers ET. 2011.** Life histories of symbiotic rhizobia and mycorrhizal fungi. *Current Biology.* 21 (18): 775-785.
- Desale MG. 2016.** Bioprospecting of endophytic fungi from certain medicinal plants. PhD in Microbiology. Bharati Vidyapeeth Deemed University Yashwantrao Mohite College, Pune. 119p.
- Dickie AI., Alexander I., Lennon S., Opik M., Selosse M., Marcel HAG., Martin MF. 2015.** Evolving insights to understanding mycorrhizas. *New Phytologist.* 205 (4): 1369-1374.
- Diedhiou PM., Hallmann J., Oerke EC. 2003.** Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and a non-pathogenic *Fusarium oxysporum* on *Meloidogyne incognita* infestation of tomato. *Mycorrhiza.* 13: 199-204.
- Dihazi A., Jaitia F., Taktakb W., kilani Fekib O., Jaouaf S., Driouichd A., Baaziz M., Daayfe F., Serghinic MA. 2012.** Use of two bacteria for biological control of Bayoud disease caused by *Fusarium oxysporum* in date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry.* 55: 7-15.
- Diop TA., Gueye M., Dreyfus BL., Plenchette C., Strullu DG. 1994.** Indigenous arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Acacia albida* Del. in different areas of Senegal. *Applied and Environmental Microbiology.* 60 (9): 3433-3436.
- Diop I., Kane A., Krasova-Wade T., Sanon KB., Houngnandan P., Neyra M., Noba K. 2013.** Impacts des conditions pédoclimatiques et du mode cultural sur la réponse du niébé (*Vigna unguiculata* L. Walp.) à l'inoculation endomycorhizienne avec *Rhizophagus irregularis*. *Journal Applied Biosciences.* 69: 5465-5474.
- Dissanayake RK., Ratnaweera PB., Williams DE., Wijayarathne CD., Wijesundera RL., Andersen RJ., de Silva ED. 2016.** Antimicrobial activities of endophytic fungi of the SriLankan aquatic plant *Nymphaea nouchali* and chaetoglobosin A and C, produced by the endophytic fungus *Chaetomium globosum*. *Mycology.* 7: 1-8.
- dos Reis Celestino J., de Carvalho LE., da Paz Lima M., Lima AM., Ogusku MM., de Souza JVB. 2014.** Bioprospecting of Amazon soil fungi with the potential for pigment production. *Process Biochemistry.* 49: 569-575.

- Dou Y., Wang X., Jiang D., Wang H., Jiao Y., Lou H., Wang X. 2014.** Metabolites from *Aspergillus versicolor*, an endolichenic fungus from the lichen *Lobaria retigera*. *Drug Discoveries & Therapeutics*. 8: 84-88.
- Dreyfuss M. & Petrini O. 1984.** Further investigations on the occurrence and distribution of endophytic fungi in tropical plants. *Botanica Helvetica*. 94: 33-40.
- Du J., Yan P., Dong Y. 2010.** The progress and prospects of nebkhas in arid areas. *Journal of Geographical Sciences*. 20: 712-728.
- Dubey A., Singh PK., Mishra MK., Vyas D. 2008.** Occurrence of AM fungi at varying stages of growth of rice plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India*. 78: 45-48.
- Dufossé L., Fouillaud M., Caro Y., Mapari SAS., Sutthiwong N. 2014.** Filamentous fungi are large-scale producers of pigments and colorants for the food industry. *Current Opinion in Biotechnology*. 26: 56-61.
- Dumbrell AJ., Nelson M., Helgason T., Dytham C., Fitter AH. 2010.** Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *ISME Journal*. 4: 337- 345.
- Duo-Chuan L., Hang SH., Liu KQ., Lu J. 2004.** Purification and partial characterization of a chitinase from the mycoparasitic fungus *Trichothecium roseum*. *Journal of General and Applied Microbiology*. 50 : 35.
- Durán N., Teixeira MF., De Conti R., Esposito E. 2002.** Ecological-friendly pigments from fungi. *Critical Reviews in Food Science*. 42 : 53-66.

### E

- Edwards J., Johnson C., Santos-Medellín C., Lurie E., Podishetty NK., Bhatnagar S., et al., 2015.** Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice, *Proceedings of the National Academy of Sciences*. *Plant Biology*. 112 (8) : E911-E920.
- Eilers KG., Debenport S., Anderson S., Fierer N. 2012.** Digging deeper to find unique microbial communities: The strong effect of depth on the structure of bacterial and archaeal communities in soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 50 : 58-65.
- Eisenman HC. & Casadevall A. 2012.** Synthesis and assembly of fungal melanin. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 93 : 931-940.
- Eke P., Adamou S., Fokom R., Dinango Nya V., Tsouh Fokou PV., Nana Wakam L., Nwaga D., Fekam Boyom F. 2020.** Arbuscular mycorrhizal fungi alter antifungal potential of lemongrass essential oil against *Fusarium solani*, causing root rot in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Heliyon*. 6 : e05737.
- El Hassni M., El Hadrami A., Daayf F., Chérif M., Ait Barka E., El Hadrami I. 2007.** Biological control of Bayoud disease in date palm : Selection of microorganisms inhibiting the causal agent and inducing defense reactions. *Environmental and Experimental Botany*. 59 : 224-234.
- El Maati Y., Msanda F., El Mousadik., El Hamdaoui A., El Mrabet S. Ouahmane L. 2015.** Contribution to the characterization of mycorrhizae in the south west of Morocco and their effect on growth parameters of *Argania spinosa*. *The American Journal of Innovative Research and Applied Sciences*. 1 (7) : 235-243.

**El Oualidi J., Ater M., Taleb A. 2004.** Conception, essai et évaluation des meilleures pratiques de conservation in-situ d'espèces végétales sauvages d'importance économique. Rapport National du Projet Régional. EP/INT/204/GEF (Commandité par la FAO).

**El-Bondkly AMA., El-Gendy MMA. 2012.** Cellulase production from agricultural residues by recombinant fusant strain of a fungal endophyte of the marine sponge *Latrunculia corticata* for production of ethanol. Antonie Van Leeuwenhoek. 101 : 331-346.

**El-Gendy MM. 2010.** Keratinase production by endophytic *Penicillium spp.* Morsy 1 under solid state fermentation using rice straw. Applied Biochemistry and Biotechnology. 162: 780- 794.

**Elias F., Woyessa D., Muleta D. 2016.** Phosphate Solubilization Potential of Rhizosphere Fungi Isolated from Plants in Jimma Zone, Southwest Ethiopia. International Journal of Microbiology.

**El-Zayat SA. 2008.** Preliminary Studies on Laccase Production by *Chaetomium globosum* an Endophytic Fungus in *Glinus lotoides*. American Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Science. 3 : 86-90.

**Engelmoer DJP., Kiers ET. 2015.** Host diversity affects the abundance of the extraradical arbuscular mycorrhizal network. New Phytologist. 205 : 1485-1491.

**Erbert C., Lopes AA., Yokoya NS., Furtado NA., Conti R., Pupo MT., Lopes JLC., Deboni HM. 2012.** Antibacterial compound from the endophytic fungus *Phomopsis longicolla* isolated from the tropical red seaweed *Bostrychia radicans*. Botanica Marina. 55 : 435-440.

**Eshel A. & Beeckman T. 2013.** Plant roots: the hidden half. 4<sup>th</sup> eds. CRC Press.

**Estrada C., Wcislo WT., Van Bael SA. 2013.** Symbiotic fungi alter plant chemistry that discourages leaf-cutting ants. New Phytologist. 198 : 241-251.

**Evelin H., Devi TS., Gupta S., Kapoor R. 2019.** Mitigation of Salinity Stress in Plants by Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis: Current Understanding and New Challenges. Frontiers Plant Science. 10 : 470.

**Eyberger AL., Dondapati R., Porter JR. 2006.** Endophyte fungal isolates from *Podophyllum peltatum* produce podophyllotoxin. Journal of Natural Products. 69 : 1121- 1124.

## F

**Faeth SH., Sullivan TJ. 2003.** Mutualistic asexual endophytes in a native grass are usually parasitic. American Naturalist. 16 : 310-325.

**Fariás-Rodríguez R., Mellor RB., Arias C., Peña Cabriaes JJ. 1998.** The accumulation of trehalose in nodules of several cultivars of common bean (*Phaseolus vulgaris*) and its correlation with resistance to drought stress. Physiologia Plantarum. 102 (3) : 353-359.

**Feng G., Zhang X., Li X., Tian C., Tang C., Rengel Z. 2002.** Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. Mycorrhiza. 12 (4) : 185-190.

**Fernandes MRV., Costa e Silva TA., Pfenning LH., Da Costa-Neto CM., Heinrich TA., De Alencar SM., De Lima MA., Kegaki M. 2009.** Biological activities of the fermentation extract of the endophytic fungus *Alternaria alternata* isolated from *Coffea arabica* L. Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences. 45: 678-685.

- Fernando DA., Thiago G. Ademir D. 2014.** Exploring interactions of plant microbiomes. *Scientia Agricola*. 71 (6) : 528-539.
- Ferreira PAA., Ceretta CA., Tiecher T., Facco DB., Garlet LP., Soares CRFS., Soriani HH. et al. 2018.** *Rhizophagus clarus* and phosphorus in *Crotalaria Juncea*: Growth, glomalin content and acid phosphatase activity in a copper-contaminated soil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*. 42 : e0170245.
- Firag MA. & Al-Nusarie ST. 2014.** Production, optimization, characterization and antifungal activity of chitinase produced by *Aspergillus terreus*. *African Journal of Biotechnology*. 13 (14) : 1567-1578.
- Firakova S., Sturdikova M., Muckova. 2007.** Bioactive secondary metabolites produced by microorganisms associated with plants. *Biologia*. 62 (3) : 251-257.
- Fitzpatrick CR., Copeland J., Wang PW., Guttman DS., Kotanen PM., Johnson MT. 2018.** Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species, *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 115 : E1157-E65.
- Flowers TJ., Munns R., Colmer TD. 2015.** Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. *Annals of Botany*. 115 (3) : 419-431.
- Fomina M., Charnock J., Bowen AD., Gadd GM. 2007.** X-ray absorption spectroscopy (XAS) of toxic metal mineral transformations by fungi. *Environmental Microbiology*. 9 : 308-321.
- Fontaine S., Barot S., Barre P., Bdioui N., Mary B., Rumpel C. 2007.** Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*. 450 : 277-280.
- Fontana A., Reichelt M., Hempel S., Gershenson J., Unsicker S. 2009.** The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on direct and indirect defense metabolites of *Plantago lanceolata* L. *Journal of Chemical Ecology*. 35 (7) : 833-843.
- Forbes JD., Bernstein CN., Tremlett H., Van Domselaar G., Knox NC. 2019.** A fungal world: could the gut mycobiome be involved in neurological disease? *Frontiers in Microbiology*. 9:3249.
- Fortin JA., Plenchette C., Piché Y. 2008.** Les mycorhizes. *La nouvelle révolution verte*. MultiMonde Quae. (Eds.), Québec, 131 p.
- François PT., Melanie DJ., Ian AD. 2019.** Dual-mycorrhizal plants: their ecology and relevance. *New Phytologist*. 255: 1835-1851.
- Franklin J., Serra-Diaz JM., Syphard AD., Regan HM. 2016.** Global change and terrestrial plant community dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 113: 3725-3734.
- Fraustro Da Silva JJR. Williams RJP. 1991.** *The biological chemistry of the elements: the inorganic chemistry of life*. Oxford: Clarendon Press.
- Friesen ML., Porter SS., Stark SC., von Wettberg EJ., Sachs JL., Martinez-Romero E. 2011.** Microbially mediated plant functional traits. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 42: 23-46.
- Frosi G., Barros VA., Oliveira MT., Santos M., Ramos DG., Maia LC., Santos MG. 2016.** Symbiosis with AMF and leaf Pi supply increases water deficit tolerance of woody species from seasonal dry tropical forest. *Journal of Plant Physiology*. 207 : 84-93.

**Fu J., Zhou Y., Li HF., Ye YH., Guo JH. 2011.** Antifungal metabolites from *Phomopsis* sp. By254, an endophytic fungus in *Gossypium hirsutum*. *A Journal of Microbiology Research*. 5: 1231-1236.

## G

**Gallart M., Adair KL., Love J., Meason DF., Clinton PW., Xue J., Turnbull MH. 2018.** Host Genotype and Nitrogen Form Shape the Root Microbiome of *Pinus radiata*. *Microbial Ecology*. 75 : 419-433.

**Galloway-Peña JR., Kontoyiannis DP. 2020.** The gut mycobiome: The overlooked constituent of clinical outcomes and treatment complications in patients with cancer and other immunosuppressive conditions. *PLOS Pathog.*

**Gama PBS., Inanaga S., Tanaka K., Nakazawa R. 2007.** Physiological response of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings to salinity stress. *African Journal of Biotechnology*. 6 (2) : 079-088.

**Gan Z., Yang J., Tao N., Liang L., Mi Q., Li J., Zhang KQ. 2007.** Cloning of the gene *Lecanicillium psalliotae* chitinase Lpch1 and identification of its potential role in the biocontrol of root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 76 : 1309-1317.

**Garg N. & Singh S. 2018.** Arbuscular mycorrhiza *Rhizophagus irregularis* and silicon modulate growth, proline biosynthesis and yield in *Cajanus cajan* L. Millsp. (*Pigeonpea*) genotypes under cadmium and zinc stress. *Journal of Plant Growth Regulation*. 37 : 46-63.

**Garner W., Steinberger Y. 1989.** A proposed mechanism for the formation of fertile islands in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*. 16: 257-262.

**Gawas D., Tilvi S., Naik C., Parameswaran P. 2002.** "Fungal metabolites: tetrahydroauroglaucin and isodihydroauroglaucin from the marine fungus, *Eurotium* sp," in *Proceedings of the National Conference on Utilization of Bioresources - NATCUB-2002*, eds A. Sree, Y.R. Rao, B. Nanda, V.N. Misra (Bhubaneswar: Regional Research Laboratory), 453-457.

**Gehlot P., Bohra N., Purohit D. 2008.** Endophytic mycoflora of inner bark of *Prosopis cineraria* a key stone tree species of Indian desert. *American and European Journal of Botany*.1: 01-04.

**Genre A., Chabaud M., Faccio A., Barker DG., Bonfante P. 2008.** Prepenetration apparatus assembly precedes and predicts the colonization patterns of arbuscular mycorrhizal fungi within the root cortex of both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*. *The Plant cell*. 20 (5) : 1407-1420.

**Gerdemann JW. & Nicolson TH. 1963.** Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*. 46: 235-244.

**Gerhardt KE., Huang XD., Glick BR., Greenberg BM. 2009.** Phytoremediation and rhizoremediation of organic soil contaminants: potential and challenges. *Plant Science*. 176 : 20-30.

**Germana C. 1997.** The response of pistachio trees to water stress as affected by two different rootstocks. *Acta Horticulturae (ISHS)*. 449 : 513-519.

**Gessler N., Egorova A., Belozerskaya T. 2013.** Fungal anthraquinones. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 49 : 85-99.

- Ghanem BR. & Benhassaini H. 2008.** Etude des phytostéroïdes et acides gras de pistachier de l'Atlas et vrai. *Revue des régions arides*. 21 : 250-254.
- Ghannoum O., Conroy JP., Driscoll SP., Paul MJ., Foyer CH., Lawlor DW. et al. 2003.** Non-stomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C4 grasses. *New Phytologist*. 159 : 835-844.
- Ghorbanpour M., Omidvari M., Abbaszadeh-Dahaji P., Omidvar R., Kariman K. 2018.** "Mechanisms underlying the protective effects of beneficial fungi against plant diseases". *Biological Control*. 117 : 147-157.
- Ghori NH., Ghori T., Hayat MQ., Imadi SR., Gul A., Altay V., Ozturk M. 2019.** Heavy metal stress and responses in plants. *International Journal of Environmental Science and Technology*. 16 (3) : 1807-1828.
- Giambattista RD., Federici F., Petruccioli M., Fence M. 2001.** The chitinolytic activity of *Penicillium janthinellum* P9: purification, partial characterization and potential application. *Journal of Applied Microbiology*. 91 : 498-505.
- Gianinazzi S., Gollotte A., Binet M.N., Tuinen D., Redecker D., Wipf D. 2010.** Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza*. 20 : 519-530.
- Gillet F. 2000.** La Phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique. Université de Neuchâtel, Institut de botanique, Suisse, Documents du Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie. 68 p.
- Giordano L., Gonthier P., Varese GC., Miserere L., Nicolotti G. 2009.** Mycobiota inhabiting sapwood of healthy and declining Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in the Alps. *Fungal Diversity*. 38 : 69-83.
- Giordano L., Gonthier P., Varese GC., Miserere L., Nicolotti G. 2009.** Mycobiota inhabiting sapwood of healthy and declining Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in the Alps. *Fungal Diversity*. 38 : 69-83.
- Giron D., Frago E., Glevarec G., Pieterse CM., Dicke M. 2013.** Cytokinins as key regulators in plant-microbe-insect interactions: connecting plant growth and defence. *Functional Ecology*. 27 (3) : 599-609.
- Godefroid S. & Koedam N. 2003.** Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biological Conservation*. 119 : 207-217.
- Goettel MS., Koike M., Kim JJ., Aiuchi D., Shinya R., Brodeur J. 2008.** Potential of *Lecanicillium* spp. for management of insects, nematodes and plant diseases. *Journal of Invertebrate Pathology*. 98 : 256-261.
- Goldbeck R., Ramos MM., Pereira GAG., Maugeri-Filho F. 2013.** Cellulase production from a new strain *Acremonium strictum* isolated from the Brazilian Biome using different substrates. *Bioresource Technology*. 128 : 797-803.
- Golldack D., Li C., Mohan H., Probst N. 2014.** Tolerance to drought and salt stress in plants: Unraveling the signaling networks. *Frontiers Plant Science*. 5 : 151.
- Gomathy M., Sabarinathan KG., Thangaraju M., Subramanian KS., Sivashankari Devi T., Ananthi K. 2011.** The effect of mycorrhizae inoculated maize root exudates in alleviation of chromium toxicity in chromium polluted environments. *Insight Microbiology*. 1 : 20-30.

- Gonçalves R., Lisboa H., Pombeiro-Sponchiado S. 2012.** Characterization of melanin pigment produced by *Aspergillus nidulans*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 28 : 1467-1474.
- Gonzalez-Guerrero M., Melville LH., Ferrol N., Lott JNA., Azcon-Aguilar C., Peterson RL. 2008.** Ultrastructural localization of heavy metals in the extraradical mycelium and spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Canadian journal of Microbiology*. 54 : 103-110.
- González V. & Tello ML. 2011.** The endophytic mycota associated with *Vitis vinifera* in central Spain. *Fungal Diversity*. 47 : 29-42.
- González-Teuber M., Vilo C., Bascuñán-Godoy L. 2017.** Molecular characterization of endophytic fungi associated with the roots of *Chenopodium quinoa* inhabiting the Atacama Desert, Chile. *Genomics Data*. 11 : 109-112.
- Goodwin PH. 2022.** The Endosphere Microbiome of Ginseng. *Plants*. 11 (3), 415.
- Gortari MC. & Hours RA. 2008.** Fungal chitinases and their biological role in the antagonism onto nematode eggs. A review. *Mycological Progress*. 7 : 221-238.
- Gourinea N., Ibrahim S., Emile MG., Mohamed Y. 2011.** Chemical Composition of the Essential Oil of Unripe Galls of *Pistacia atlantica* Desf. from Algeria. *The Natural Products Journal*. 1: 125-127.
- Goverde M., van der Heijden MGA., Wiemken A., Sanders IR., Erhardt A. 2000.** Arbuscular mycorrhizal fungi influence life history traits of a lepidopteran herbivore. *Oecologia*. 125 : 362-369.
- Goyal S., Ramawat K., Mérillon J. 2016.** Different shades of fungal metabolites: an overview. *In: Merillon JM, Ramawat K (eds) Fungal metabolites. Reference series in phytochemistry. Springer, Cham. pp 1-29.*
- Grilli G., Urvelay C., Galetto L. 2012.** Forest fragment size and nutrient availability: complex responses of mycorrhizal fungi in native-exotic hosts. *Plant Ecology*. 213 (1) : 155- 165.
- Grünig CR., Duò A., Sieber TN., Holdenrieder O. 2008.** Assignment of species rank to six reproductively isolated cryptic species of the *Phialocephala fortinii* s. l.-*Acephala applanata* species complex. *Mycologia*. 100 : 47-67.
- Grünig CR., Queloz V., Sieber TN., Holdenrieder O. 2008.** Dark septate endophytes (DSE) of the *Phialocephala fortinii* s.l. *Acephala applanata* species complex in tree roots: classification, population biology, and ecology. *Botany*. 86 (12) : 1355-1369.
- Gryndler M., Hr selová H., Sudová R., Gryndlerová H., Rezáková V., Merhautová V. 2005.** Hyphal growth and mycorrhiza formation by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus claroideum* BEG 23 is stimulated by humic substances. *Mycorrhiza*. 15 : 483-488.
- Guadarrama P., Argüero S., Ramos-Zapata J., Hernández Cuevas LV., Camargo- Ricalde SL. 2014.** Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiologia*. 57: 87-95.
- Guillén A., Serrano-Tamay FJ., Peris JB., Arrillaga I. 2020a.** *Diversispora valentina* (Diversisporaceae), a new species of arbuscular mycorrhizal fungi from the Mediterranean sand dunes of Spain. *Phytotaxa*. 468 (1) : 62-74.

- Guillén A., Serrano-Tamay FJ., Peris JB., Arrillaga I. 2020b.** *Glomus ibericum*, *Septoglomus mediterraneum*, and *Funneliformis pilosus*, three new species of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia*. 1-10.
- Gundel PE., Maseda PH., Vila-aiub MM., Ghera CM., Benech Arnold R. 2006.** Effects of Neotyphodium fungi on *Lolium multiflorum* seed germination in relation to water availability. *Annals of Botany*. 97 : 571-577.
- Guo B., Wang Y., Sun X., Tang K. 2008.** Bioactive Natural Products from Endophytes: A Review Applied Biochemistry and Microbiology. 44 : 136-142.
- Guo LD., Huang GR., Wang Y. 2008.** Seasonal and tissue age influences on endophytic fungi of *Pinus tabulaeformis* (Pinaceae) in the dongling mountains, Beijing. *International Journal of Plant Biology*. 50 (8) : 997-1003.
- Gupta VK., Sreenivasaprasad S., Mach RL. 2015.** Fungal bio-molecules: sources, applications and recent developments. 1st edn. WileyBlackwell, India. pp 117-136.
- Gupta S., Chaturvedi P., Kulkarni MG., Van Staden J. 2019.** A critical review on exploiting the pharmaceutical potential of plant endophytic fungi. *Biotechnology Advances*. 107462.
- Gutjahr C., Paszkowski U. 2013.** Multiple control levels of root system remodeling in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Frontiers Plant Science*. 4 : 204.

## H

- Hacquard S., Wang E., Slater H., Martin F. 2022.** Impact of global change on the plant microbiome. *New Phytologist*. 234: 1907-1909.
- Haichar FEZ., Marol C., Berge O., Rangel-Castro JL., Prosser JL., Balesdent J. et al. 2008.** Plant host habitat and root exudates shape soil bacterial community structure. *ISME Journal*. 2(12) : 1221-1230.
- Hallmann J. & Sikora RA. 1996.** Toxicity of fungal endophyte secondary metabolites to plant-parasitic nematodes and soil-borne plant-pathogenic fungi. *European Journal of Plant Pathology*. 102 : 155-162.
- Hamayun M., Khan SA., Ahmad N., Tang DS., Kang SM., Na CL., Sohn EY., Hwang YH., Shin DH., Lee BH. 2009a.** *Cladosporium sphaerospermum* as a new plant growth- promoting endophyte from the roots of *Glycine max* (L.) Merr. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 25 : 627-632.
- Hamayun M., Khan SA., Khan AL., Rehman G., Sohn EY., Shah AA., Kim SK., Joo GJ., Lee IJ. 2009b.** *Phoma herbarum* as a new gibberellin-producing and plant growth- promoting fungus. *Journal of Microbiology and Biotechnology*. 19 : 1244-1249.
- Hamayun M., Khan SA., Khan MA., Khan AL., Kang SM., Kim SK., Joo GJ., Lee IJ. 2009c.** Gibberellin production by pure cultures of a new strain of *Aspergillus fumigatus*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 25 : 1785-1792.
- Hamayun M., Khan SA., Khan AL., Rehman G., Kim YH., Iqbal I., Hussain J., Sohn EY., Lee IJ. 2010.** Gibberellin production and plant growth promotion from pure cultures of *Cladosporium* sp. MH-6 isolated from cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Mycologia*. 102 : 989- 995.
- Hamel C. 1996.** Prospects and problems pertaining to the management of arbuscular mycorrhizae in agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 60 (2-3): 197-210.

- Hamel C. 2007.** Extraradical arbuscular mycorrhizal mycelia: shadowy figures in the soil, *in*: C. Hamel, C. Plenchette (Eds.), *Arbuscular Mycorrhizae in Crop Production* vol. 1, Haworth's Food Products Press, Binghamton. New York. 1-36.
- Hamitouche F. 2016.** Influence des propriétés physico-chimiques du sol sur l'architecture racinaire de *Pistacia atlantica* Desf. de dayate El Gouffa, commune Ain Madhi, W. Laghouat. Mémoire de Magister en Sciences Biologiques. Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques. UMMTO, Algérie. 140p.
- Hardoim PR., van Overbeek LS., Berg G., Pirttila AM., Compant S., Campisano A., Döring M. & Sessitsch A. 2015.** The hidden world within plants: Ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews.* 79 : 293-320.
- Harighi MJ., Motallebi M., Zamani MR. 2006.** Purification of chitinase 42 from *Trichoderma atroviride* PTCC5220. *Iranian Journal of Biology.* 19 : 203-214.
- Harmsen G. & Jager G. 1963.** Determination of the quantity of carbon and nitrogen in the rhizosphere of young plants, J Doeksen and J van der Drift, North Holland Amsterdam. 245- 251.
- Harnpicharnchai P., Champreda V., Sornlake W., Eurwilaichitr L. 2009.** A thermotolerant betaglucosidase isolated from an endophytic fungi, *Periconia sp.*, with a possible use for biomass conversion to sugars. *Protein Expression and Purification.* 67 (2) : 61-69.
- Harper JK., Arif AM., Ford EJ., Strobel GA., Porco JA., Tomer DP., O'Neill KL., Heider EM., Grant DM. 2003.** Pestacin: a 1, 3-dihydro isobenzofuran from *Pestalotiopsis microspora* possessing antioxidant and antimycotic activities. *Tetrahedron.* 59 : 2471-2476.
- Harrison AF. 1987.** Soil organic phosphorus: a review of world literature. Walingford, CAB International.
- Hart MM., Reader RJ. 2002.** Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist.* 153: 335-344.
- Hasan H. 2002.** Gibberellin and auxin-indole production by plant root-fungi and their biosynthesis under salinity-calcium interaction. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica.* 49 : 105-118.
- Hassan S., Mathesius U. 2012.** The role of flavonoids in root-rhizosphere signalling: opportunities and challenges for improving plant-microbe interactions. *Journal of Experimental Botany.* 63 : 3429-3444.
- Hatimi A., Tahrouch S. 2007.** Caractérisation chimique, botanique et microbiologique du soldes dunes littorales du Souss-Massa. *Biomatec. Echo.* 2 (5): 85-97.
- Hawkes CV., Bull JJ., Lau JA. 2020.** Symbiosis and stress: how plant microbiomes affect host evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences.* 375: 20190590.
- Hawkins HJ., Johansen A., George E. 2000.** Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil.* 226 : 275-285.
- He X., Han G., Lin Y., Tian X., Xiang C., Tian Q., et al. 2012.** Diversity and decomposition potential of endophytes in leaves of a *Cinnamomum camphora* plantation in China. *Ecological Research.* 27 : 273-284.

- Helander ML., Sieber TN., Petrini O., Neuvonen S. 1994.** Endophytic fungi in Scots pine needles: spatial variation and consequences of simulated acid rain. *Canadian Journal of Botany*. 72 (8) : 1108-1113.
- Helgason T. & Fitter AH. 2009.** Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota). *Journal of Experimental Botany*. 60 :2465-2480.
- Hepper CM. 1984.** Isolation and culture of VA mycorrhizal (VAM) fungi. *In: Powell C.L., Bagyaraj D.J. (eds), VA Mycorrhizae, CRC Press, Florida, USA. 95-112.*
- Herbauts J., El Bayad J., Gruber W. 1998.** L'impact de l'exploitation forestière mécanisée sur la dégradation physique des sols : le cas des sols limoneux acides de la Forêt de Soignes (Belgique). *Revue Forêtère Française*. 50: 124-137.
- Higgins KL., Arnold AE., Miadlikowska J., Sarvate SD., Lutzoni F. 2007.** Phylogenetic relationships, host affinity, and geographic structure of boreal and arctic endophytes from three major plant lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 42 (2) : 543-55.
- Hijri I., Sýkorova Z., Oehl F., Ineichen K., ader PM, Wiemken A., Redecker D. 2006.** Communities of arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils are not necessarily low in diversity. *Molecular Ecology*. 15 (8): 2277-2289.
- Hirt H. 2012.** Des microbes bénéfiques peuvent aidés des plantes à acquérir une tolérance au stress environnementaux. Groupe de travail sur les potentiels de la science pour l'avenir de l'agriculture, de l'alimentation et de l'environnement. Académie d'agriculture de France. Pp : 1-8.
- Hodgson S., de Cates C., Hodgson J., Morley NJ., Sutton BC., Gange AC. 2014.** Vertical transmission of fungal endophytes is widespread in forbs. *Ecology and Evolution*. 4 (8) : 199- 208.
- Hoff JA., Klopfenstein NB., McDonald GI., Tonn JR., Kim MS., Zambino PJ., Hessburg, PF., Rogers JD., Peever TL., Carris LM. 2004.** Fungal endophytes in woody roots of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and ponderosa pine (*Pinus ponderosa*). *Forest Pathology*. 34 (4) : 255-271.
- Hoffman AM., Mayer SG., Strobel GA., Hess WM., Sovocool GW., Grange AH., Harper JK., Arif AM., Grant DM., Kelley-Swift EG. 2008.** Purification, identification and activity of phomodione, a furandione from an endophytic *Phoma* species. *Phytochemistry*. 69 : 1049- 1056.
- Hoffmann D., Vierheilig H., Schausberger P. 2011.** Arbuscular mycorrhiza enhances preference of ovipositing predatory mites for direct prey-related cues. *Physiological Entomology*. 36 : 90-95.
- Horner NR., Grenville-Briggs LJ., Van West P. 2012.** The oomycete *Pythium oligandrum* expresses putative effectors during mycoparasitism of *Phytophthora infestans* and is amenable to transformation, *Fungal Biology*.116 : 24-41.
- Howe GA. & Jander G. 2008.** Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*. 59 : 41-66.
- Hsu YW., Hsu LC., Liang YH., Kuo YH., Pan TM. 2011.** New bioactive orange pigments with yellow fluorescence from *Monascus*-fermented dioscorea. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 59 : 4512-4518.
- Hu L., Robert CAM., Cadot S., Zhang XI., Ye M., Li B., Manzo D., Chervet N., Steinger T., van der Heijden MGA. 2018.** Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nature Communications*. 9: 2738.

**Huang AC., Jiang T., Liu YX., Bai YC., Reed J., Qu B., Goossens A., Nutzmann HW., Bai Y., Osbourn A. 2019.** A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota. *Science* 364: eaau6389.

**Huang CH., Pan JH., Chen B., Yu M., Huang HB., Zhu X. et al. 2011.** Three bianthraquinone derivatives from the mangrove endophytic fungus *Alternaria sp.* ZJ9-6B from the South China Sea. *Marine Drugs*. 9 : 832-843.

**Hussain SS., Mehnaz S., Siddique KHM. 2018.** Harnessing the Plant Microbiome for Improved Abiotic Stress Tolerance. In: *Plant Microbiome: Stress Response. Microorganisms for Sustainability*. 5 : 21-43.

### I

**Ifticene-Habani N. & Messaoudène M. 2016.** Croissance radiale et sensibilité au climat du pistachier de l'Atlas. *Pistacia atlantica* Desf., en Algérie. *Bois et forêts des tropiques*. 329 (3) : 3-15.

**Ingleby K., Diagne O., Deans JD., Lindley DK., Neyra M., Ducouso M. 1997.** Distribution of roots, arbuscular mycorrhizal colonisation and spores around fast-growing tree species in Senegal. *Forest Ecology and Management*. 90: 19-27.

**Isaac S. 1994.** Mycology answers. Many fungi are brightly coloured; does pigmentation provide any advantage to those species? *Mycologist*. 8 (4) : 178-179.

**Ismail AM., Horie T. 2017.** Genomics, physiology, and molecular breeding approaches for improving salt tolerance. *Annual Review of Plant Biology*. 68 : 405-434.

### J

**Jaber LR. & Enkerli J. 2017.** Fungal entomopathogens as endophytes: can they promote plant growth? *Biocontrol Science and Technology*. 27 : 28-41.

**Jacott CN., Murray JD., Ridout CJ. 2017.** Trade-offs in arbuscular mycorrhizal symbiosis: disease resistance, growth responses and perspectives for crop breeding. *Agronomy*. 7: 75.

**Jahromi F., Aroca R., Porcel R., Ruiz-Lozano J.M. 2008.** Influence of salinity on the in vitro development of *Glomus intraradices* and on the in vivo physiological and molecular responses of mycorrhizal lettuce plants. *Microbial Ecology*. 55 (1) : 45-53.

**Jain P. & Pundir RK. 2017.** Potential Role of Endophytes in Sustainable Agriculture-Recent Developments and Future Prospects. In: D. K. Maheshwari (ed.), *Endophytes: Biology and Biotechnology, Sustainable Development and Biodiversity*. 15 : 145-160.

**Jalgaonwala RE. & Mahajan RT. 2014.** Production of anticancer enzyme asparaginase from endophytic *Eurotium sp.* isolated from rhizomes of *Curcuma longa*. *European Journal of Experimental Biology*. 4 : 36-43.

**Janouskova M., Pavlikova D., Vosatka M. 2006.** Potential contribution of arbuscular mycorrhiza to cadmium immobilisation in soil. *Chemosphere*. 65 : 1959-1965.

**Jansa J., Mozafar A., Anken T., Ruh R., Sanders IR., Frossard E. 2002.** Diversity and structure of AMF communities as affected by tillage in a temperate soil. *Mycorrhiza*. 12 : 225-234.

- Javot H., Penmetsa RV., Terzagui N., Cook DR. Harrison MJ. 2007a.** A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. Proceedings of the National Academy of Sciences. 104 : 1720-1725.
- Javot H., Pumplin N., Harrison MJ. 2007b.** Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. Plant Cell and Environment. 30 : 310- 322.
- Jefwa JM., Mung'atu J., Okoth P., Muya E., Roimen H., Njuguni S. 2009.** Influence of land use types on occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in the high altitude regions of Mt. Kenya. Tropical and Subtropical Agroecosystems. 11: 277-290.
- Jennifer Mordue A., Simmonds MS., Ley SV., Blaney WM., Mordue W., Nasiruddin M., Nisbet AJ. 1998.** Actions of azadirachtin, a plant allelochemical, against insects. PesScience. 54 : 277-284.
- Ji BM., Bencivenga SP., Casper BB. 2010.** Evidence for ecological matching of whole AM fungal communities to the local plant-soil-environment. Ecology. 91 (10) : 3037-3046.
- Jia M., Chen L., Xin HL., Zheng CJ., Rahman K., Han T., Qin LP. 2016.** A friendly relationship between endophytic fungi and medicinal plants: a systematic review. Frontiers in Microbiology. 7 : 906-906.
- Jia-Dong H., Tao D., Hui-Hui W., Zou YN., Wu QS., Kamil K. 2019.** Mycorrhizas induce diverse responses of root TIP aquaporin gene expression to drought stress in trifoliate orange. Scientia Horticulturae. 243 (3) : 64-69.
- Jiang TT., Shao TY., Ang WGX., Kinder JM., Turner LH., Pham G., et al. 2017.** Commensal fungi recapitulate the protective benefits of intestinal bacteria. Cell Host Microbe 22 : 809-816.e4.
- Jiang YN., Wang WX., Xie QJ., Liu N., Liu LX., Wang DP. et al. 2017.** Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. Science. 356 : 1172-1175.
- Jiménez Zacarías JJ., Altamirano-Hernández J., Peña Cabriales JJ. 2004.** Nitrogenase activity and trehalose content of nodules of drought-stressed common beans infected with effective (Fix+) and ineffective (Fix-) rhizobia. Soil Biology and Biochemistry. 36 (12) : 1975-1981.
- Jobbagy EG., Jackson RB. 2001.** The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants. Biogeochemistry. 53: 51-77.
- Jobim K., Błaszowski J., Niezgoda P., Kozłowska A., Zubek S., Mleczko P., et al. 2019.** New sporocarpic taxa in the phylum Glomeromycota: *Sclerocarpum amazonicum* gen. et sp. nov. in the family *Glomeraceae* (Glomerales) and *Diversispora sporocarpia* sp. nov. in the *Diversisporaceae* (Diversisporales). Mycological Progress. 18 : 369-384.
- Jogaiah S., Abdelrahman M., Tran LSP., Shin-Ichi I. 2013.** Characterization of rhizosphere fungi that mediate resistance in tomato against bacterial wilt disease. Journal of Experimental Botany. 64 : 3829-3842.
- Jogawat A., Saha S., Bakshi M., Dayaman V., Kumar M., Dua M., Varma A., Oelmüller R., Tuteja N., Johri AK. 2013.** *Piriformospora indica* rescues growth diminution of rice seedlings during high salt stress. Plant Signaling and Behavior. 8:e26891-1-6.
- Johansson JF., Paul LR., Finlay RD. 2004.** Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. FEMS Microbiology Ecology. 48 (1) : 1-13.

- Johnson JM., Alex T., Oelmüller R. 2014.** *Piriformospora indica*: The versatile and multifunctional root endophytic fungus for enhanced yield and tolerance to biotic and abiotic stress in crop plants. *Journal of Tropical Agriculture*. 52 (2): 103-122.
- Jolly WM, Cochrane MA, Freeborn PH, Holden ZA, Brown TJ, Williamson GJ, et al., 2015.** Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013, *Nature communications*. 6 : 7537.
- Joner EJ., Briones R., Leyval C. 2000.** Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant and Soil*. 226 : 227-234.
- Jones JD., Dangl JL. 2006.** The plant immune system. *Nature*. 444 (7117) : 323-329.
- Joseph E., Cario S., Simon A., Wörle M., Mazzeo R., Junier P., Job D. 2012.** Protection of metal artifacts with the formation of metal-oxalates complexes by *Beauveria bassiana*. *Frontiers in Microbiology*. 2 : 270.
- Jumpponen A. & Trappe JM. 1998.** Dark septate endophytes: A review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytologist*. 140 : 295-310.
- Jung SC., Martinez-Medina A., Lopez-Raez JA., Pozo MJ. 2012.** Mycorrhiza-induced resistance and priming of plant defenses. *Journal of Chemical Ecology*. 38 (6) : 651-664.
- Juniper S., Abbott L. 2006.** Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. 16 : 371-379.

### K

- Kadi-Bennane S., Ait Said S., Smail Saadoun N. 2005.** Etude adaptative de trois populations de *Pistacia atlantica* Desf. sub sp *atlantica* (Ain Oussera-Messaad-Taïssa), par le biais du complexe stomatique. *Options Méditerranéennes Série A*. 63: 365-368.
- Kafil M., Boroomand Nasab S., Moazed H., Bhatnagar A. 2019.** Phytoremediation potential of vetiver grass irrigated with wastewater for treatment of metal contaminated soil. *International Journal of Phytoremediation*. 21 : 92-100.
- Kageyama SA., Mandyam KG., Jumpponen A. 2008.** Diversity, Function and Potential Applications of the Root Associated Endophytes. In: A. Varma (edn.), *State of the Art, Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics, Mycorrhiza*.
- Kalra R., Conlan XA., Goel M. 2020.** Fungi as a Potential Source of Pigments: Harnessing Filamentous Fungi. *Frontiers in Chemistry*. 8 : 369.
- Kamala T. & Indira S. 2011.** Evaluation of indigenous *Trichoderma* isolates from Manipur as biocontrol agent against *Pythium aphanidermatum* on common beans. *3 Biotech*. 1 : 217- 225.
- Kameo S., Iwahashi H., Kojima Y., Satoh H. 2000.** Induction of metallothioneins in the heavy metal resistant fungus *Beauveria bassiana* exposed to copper or cadmium. *Analysis*. 28(5) : 382-385.
- Kapitan M., Niemiec MJ., Steimle A., Frick JS., Jacobsen ID. 2019.** Fungi as part of the microbiota and interactions with intestinal bacteria. *Current Topics in Microbiology and Immunology*. 422 : 265-301.

- Kavamura VN. & Esposito E. 2010.** Biotechnological strategies applied to the decontamination of soils polluted with heavy metals. *Biotechnology Advances*. 28 (1) : 61-69.
- Keller NP., Turner G., Bennett J.W. 2005.** Fungal secondary metabolism-from biochemistry to genomics. *Nature Reviews Microbiology*. 3 : 937-947.
- Kembel SW., O'Connor TK., Arnold HK., Hubbell SP., Wright SJ., Green JL. 2014.** Relationships between phyllosphere bacterial communities and plant functional traits in a neotropical forest, *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 111 : 13715-20.
- Khade SW., Rodrigues BF. 2010.** Spatio-temporal variations of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi associated with *Carica papaya* L. in agro-based ecosystem of Goa, India, *Archives of Agronomy and Soil Science*. 56 (3): 237-263.
- Khalifié T. 1959.** Recherche sur la culture du pistachier en Syrie. Thèse PhD. Université Sciences Agronomiques. Gembloux. Belgique. 237p.
- Khalvati MA., Hu Y., Mozafar A., Schmidhalter U. 2008.** Quantification of water uptake by arbuscular mycorrhizal hyphae and its significance for leaf growth, water relations, and gas exchange of barley subjected to drought stress. *Plant Biology*. 7 : 706-712.
- Khambay BPS., Bourne JM., Carmeron S., Kerry BR., Zaki MJ. 2000.** A nematicidal metabolite from *Verticillium chlamyosporium*. *Pest Manage Science*. 56: 1098-1099.
- Khan A., Williams KL., Nevalainen HKM. 2004.** Effects of *Paecilomyces lilacinus* protease and chitinase on the eggshell structures and hatching of *Meloidogyne javanica* juveniles. *Biology Control*. 31 : 346-352.
- Khan SA., Hamayun M., Yoon H., Kim HY., Suh SJ., Hwang SK., Kim JM., Lee IJ., Choo YS., Yoon UH. 2008.** Plant growth promotion and *Penicillium citrinum*. *BMC Microbiology*.
- Khan SA., Hamayun M., Kim HY., Yoon HJ, Lee IJ., Kim JG. 2009a.** Gibberellin production and plant growth promotion by a newly isolated strain of *Gliomastix murorum*. *W Journal of Microbiology and Biotechnology*. 25 : 829-833.
- Khan AL., Hamayun M., Ahmad N., Waqas M., Kang SM., Kim YH., Lee IJ. 2011a.** *Exophiala* sp. LHL08 reprograms *Cucumis sativus* to higher growth under abiotic stresses. *Physiology Plant*. 143 : 329-343.
- Khan AL., Hamayun M., Kim YH., Kang SM., Lee IJ. 2011b.** Ameliorative symbiosis of endophyte (*Penicillium funiculosum* LHL06) under salt stress elevated plant growth of *Glycine max* L. *Plant Physiology and Biochemistry*. 49 : 852-861.
- Khan AL., Shinwari ZK., Kim Y., Waqas M., Hamayun M., Kamran M., Lee IJ. et al. 2012.** Role of endophyte *Chaetomium globosum* Ik4 in growth of *Capsicum annuum* by production of gibberellins and indole acetic acid. *Pakistan Journal of Botany*. 44 : 1601-1607.
- Khan SA., Hamayun M., Khan AL., Shinwari ZK. 2012.** Isolation of plant growth promoting endophytic fungi from dicots inhabiting coastal sand dunes of Korea. *Pakistan Journal of Botany*. 44 (4) : 1453-1460.
- Khan AL., Waqas M., Lee IJ. et al. 2014.** Resilience of *Penicillium resedanum* LK6 and exogenous gibberellin in improving *Capsicum annuum* growth under abiotic stresses. *Journal of Plant Research*. 128 (2) : 259-268.

- Khan AL., Hussain J., Al-Harrasi A., Al-Rawahi A., Lee IJ. 2015.** Endophytic fungi: resource for gibberellins and crop abiotic stress resistance. *Critical Reviews in Biotechnology*. 35 : 62-74.
- Khare E., Mishra J., Arora NK. 2018.** Multifaceted Interactions Between Endophytes and Plant: Developments and Prospects. *Frontiers in Microbiology*. 9 (2732) : 1-12.
- Khelil A. & Kellel A. 1980.** Possibilité de culture et délimitation des zones à vocation pistachier en Algérie. *Fruits*. 35 : 177-185.
- Khiralla A., Spina R., Yagi S., Mohamed L., Laurain-Mattar D. 2016.** Endophytic Fungi: Occurrence, Classification, Function and Natural Products. *In: E. Hughes (ed.). Endophytic fungi: diversity, characterization and biocontrol*. New York, USA: Nova Science Publisher. pp. 1-19.
- Kim S., Shin DS., Lee T., Oh KB. 2004.** Periconicins, two new fusicoccane diterpenes produced by an endophytic fungus *Periconia sp.* with antibacterial activity. *Journal of Natural Products*. 67 : 448-450.
- Kim H., Lee KK., Jeon J., Harris WA., Lee YH. 2020.** Domestication of *Oryza* species eco-evolutionarily shapes bacterial and fungal communities in rice seed. *Microbiome* 8, 20.
- Kirk P., Cannon PF., Minter DW., Stalpers JA. 2008.** 10a ed. *Dictionary of Fungi*. CABI Publishing, Wallingford. 771p.
- Kjer J., Wray V., Edrada-Ebel R., Ebel R., Pretsch A., Lin W., Proksch P. 2009.** Xanalteric acids I and II and related phenolic compounds from an endophytic *Alternaria sp.* isolated from the mangrove plant *Sonneratia alba*. *Journal of Natural Products*. 72 : 2053- 2057.
- Klenk A., Bokel M., Kraus W. 1986.** 3-Tigloylazadirachtol (tigloyl 2-methylcrotonoyl), an insect growth regulating constituent of *Azadirachta indica*. *Journal of the Chemical Society, Chemical Communications*. 523-524.
- Klironomos JN., Moutogolis P., Kendrick B., Widden P. 1993.** A comparison of spatial heterogeneity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in two maple-forest soils. *Canadian Journal of Botany*. 71 : 1472-1480.
- Koegel S., Mieulet D., Baday S., Chatagnier O., Lehmann M.F., Wiemken A., Boller T., et al. 2017.** Phylogenetic, structural, and functional characterization of AMT3,1, an ammonium transporter induced by mycorrhization among model grasses. *Mycorrhiza*. 27 : 695-708.
- Koide RT., Mosse B. 2004.** A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza*. 14 : 145-163.
- Kong C., Camps-Arbestain M., Clothier B., Bishop P., Vázquez FM. 2021.** Use of either pumice or willow-based biochar amendments to decrease soil salinity under arid conditions. *Environmental Technology & Innovation*. 24 : 101849.
- Koricheva J., Gange AC., Jones T. 2009.** Effects of mycorrhizal fungi on insect herbivores: a metaanalysis. *Ecology*. 90 : 2088-2097.
- Koske RE. 1987.** Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. *Mycologia*. 79: 55-68.
- Koukol O., Kolarík M., Kolářová Z., Baldrian P. 2012.** Diversity of foliar endophytes in wind-fallen *Picea abies* trees. *Fungal Diversity*. 54 : 69-77.
- Kramer PJ. & Boyer JS. 1995.** *Water Relations of Plants and Soils*; Academic: New York, NY, USA.

- Krings M., Taylor TN., Hass H., Kerp H., Dotzler N., Hermsen EJ. 2007.** Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses. *New Phytologist*. 174 : 648-657.
- Krishnamurthy S., Narasimha Murthy K., Thirumale S. 2018.** Characterization of ankaflavin from *Penicillium aculeatum* and its cytotoxic properties. *Natural Product Research*. 1-6.
- Kudalkar P., Strobel G., Riyaz-Ul-Hassan S., Geary B., Sears J. 2012.** *Muscodor sutura*, a novel endophytic fungus with volatile antibiotic activities. *Mycoscience*. 53 : 319-325.
- Kuila D. & Ghosh S. 2022.** Aspects, problems and utilization of Arbuscular Mycorrhizal (AM) application as bio-fertilizer in sustainable agriculture. *Current Research in Microbial Science*. 3 : 100107.
- Kuldau A. & Yates IE. 2000.** Evidence for *Fusarium* endophytes in cultivated and wild plants. *In*: Bacon, C.W., White, J.F., Jr (eds.). *Microbial endophytes*. Decker, New York. pp 85-117.
- Kumar DSS., Lau CS., Wan JMF., Yang D., Hyde KD. 2005.** Immunomodulatory compounds from *Pestalotiopsis leucothos* (HKUCC10197), an endophytic fungus of *Tripterygium wilfordii*. *Life Science*. 78 : 147-156.
- Kumar R., Bishnoi NR., Garima K. 2008.** Biosorption of chromium (VI) from aqueous solution and electroplating wastewater using fungal biomass. *Chemical Engineering Journal*. 135: 202-208.
- Kumar V., Sahai V., Bisaria VS. 2012.** Production of amylase and chlamydo spores by *Piriformospora indica*, a root endophytic fungus. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 1 : 124-128.
- Kumar A., Patil D., Rajamohanam PR., Ahmad A. 2013.** Isolation, purification and characterization of vinblastine and vincristine from endophytic fungus *Fusarium oxysporum* isolated from *Catharanthus roseus*. *PLOS One*. 8:e71805.
- Kumar CMS., Jacob TK., Devasahayam S., Thomas S., Geethu C. 2018.** Multifarious plant growth promotion by an entomopathogenic fungus *Lecanicillium psalliotae*. *Microbiology Research Journal International*. 207 : 153-160.
- Kunert J., Zemek J., Augustín J., Kuniak E., Chalupová V. 1985.** Chitinolytic activity of ovidical soil fungi. *Biologia (Bratislava)*. 40 (11) : 1157-1165.
- Kunwar A., Adhikary B., Jayakumar S., Barik A., Chattopadhyay S., Raghukumar S., Priyadarsini K.I. 2012.** Melanin, a promising radioprotector: mechanisms of actions in a mice model. *Toxicology and Applied Pharmacology*. 264 : 202-211.
- Kusari S., Lamshöft M., Spiteller M. 2009.** *Aspergillus fumigatus* Fresenius, an endophytic fungus from *Juniperus communis* L. Horstmann as a novel source of the anticancer pro-drug deoxypodophyllotoxin. *Journal of Applied Microbiology*. 107:1019-1030.
- Kusari S., Lamshöft M., Schöffler A., Laatsch H., Spiteller M. 2014.** Antibacterial secondary metabolites from an endophytic fungus, *Eupenicillium* sp. LG41. *Journal of Natural Products*. 77 : 2335-2341.

## L

- Laforest-Lapointe I., Arrieta MC. 2018.** Microbial eukaryotes: a missing link in gut microbiome studies. *Systems* 3, e00201-e00217.

- Lahsissene H., Kahouadji A., Tijane M. Hseini S. 2009.** Catalogue des plantes médicinales utilisées dans la région de Zaër (Maroc occidental). Revue de botanique Lejeunia.
- Lanfranco L., Fiorilli V., Gutjahr C. 2018.** Partner communication and role of nutrients in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*. 220 (1) : 1-16.
- Lareen A., Burton F., Schäfer P. 2016.** Plant root-microbe communication in shaping root microbiomes. *Plant Molecular Biology*. 90 (6) : 575-587.
- Lata R., Chowdhury S., Gond S., White JF. 2018.** Induction of abiotic stress tolerance in plants by endophytic microbes. *Applied Microbiology*. 66 (4): 268-276.
- Latef AAHA. & Miransari M. 2014.** The Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Alleviation of Salt Stress. Use of microbes for the alleviation of soil stresses. Springer New York Heidelberg Dordrecht London. (2) : 23-38.
- Lauber CL., Hamady M., Knight R., Fierer N. 2009.** Soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale: a pyrosequencing-based assessment, *Applied and Environmental Microbiology*.
- Lazcano C., Barrios-Masias FH., Jackson LE. 2014.** Arbuscular mycorrhizal effects on plant water relations and soil greenhouse gas emissions under changing moisture regimes. *Soil Biology and Biochemistry*. 74 : 184-192.
- Le Houérou HN. 1995.** Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique : Diversité biologique, développement durable et désertisation. Options méditerranéennes. Série B, 10 : 396 p.
- Leal PL., Siqueira JO., Stürmer SL. 2013.** Switch of tropical Amazon forest to pasture affects taxonomic composition but not species abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungal community. *Applied Soil Ecology*. 71: 72-80.
- Lee JC., Lobkovsky E., Pliam NB., Strobel G., Clardy J. 1995.** Subglutinols A and B: immunosuppressive compounds from the endophytic fungus *Fusarium subglutinans*. *Journal of Organic Chemistry*. 60 : 7076-7077.
- Lee CS., Lee YJ., Jenn YC. 2005.** Observations of infection structures on the leaves of cucumber plants pre-treated with arbuscular mycorrhiza *Glomus intraradices* after challenge inoculation with *Colletotrichum orbiculare*. *Plant pathology journal*. 21 : 237- 243.
- Lee EH., Park SH., Eo JK., Ka KH., Eom AH. 2018.** *Acaulosproa koreana*, a New Species of Arbuscular Mycorrhizal Fungi (Glomeromycota) Associated with Roots of Woody Plants in Korea. *Mycobiology*. 46 (4) : 341-348.
- Lee KK., Kim H., Lee YH. 2022.** Crosskingdom co-occurrence networks in the plant microbiome: Importance and ecological interpretations. *Frontiers Microbiology*. 13:953300.
- Lehmann A. & Rillig MC. 2015.** Arbuscular mycorrhizal contribution to copper, manganese and iron nutrient concentrations in crops-a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*. 81 :147-158.
- Lei AP., Hu ZL., Wong YS., Tam NFY. 2007.** Removal of fluoranthene and pyrene by different microalgal species. *Bioresource Technology*. 98 : 273-280.
- Leifheit EF., Veresoglou SD., Lehmann A., Morris EK., Rillig MC. 2014.** Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation a meta-analysis. *Plant Soil*. 3745 : 23-537.

- Leigh J., Hodge A., Fitter AH. 2009.** Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist*. 181 : 199- 207.
- Lekberg Y., Koide RT., Rohr JR., Aldrichwolfe, L., Morton JB. 2007.** Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*. 95 (1) : 95-105.
- Lekberg Y., Waller LP. 2016.** What drives differences in arbuscular mycorrhizal fungal communities among plant species? *Fungal Ecology*. 24: 135-138.
- Lemoine S., Kemgang A., Belkacem KB., Straube M., Jegou S., Corpechot C., et al. 2020.** Fungi participate in the dysbiosis of gut microbiota in patients with primary sclerosing cholangitis. *Gut*. 69 : 92-102.
- Leplat J. 2012.** Développement saprotrophe de *fusarium graminearum* : rôle respectif de différents habitats naturels du champignon dans le processus d'infection du blé en Bourgogne ; recherche d'indicateurs prédictifs du risque de fusariose. Thèse de Doctorat. Université de Bourgogne. 306p.
- Li JY. & Strobel GA. 2001.** Jesterone and hydroxy-jesterone antioomycete cyclohexenone epoxides from the endophytic fungus *Pestalotiopsis jesteri*. *Phytochemistry*. 57 : 261-265.
- Li R., Rimmer R., Buchwaldt L., Sharpe AG., Seguin-Swartz G., Hegedus DD. 2004.** Interaction of *Sclerotinia sclerotiorum* with *Brassica napus*: cloning and characterization of endo- and exopolygalacturonases expressed during saprophytic and parasitic modes. *Fungal Genetics and Biology*. 41 : 754-765.
- Li HY., Yang GD., Shu HR., Yang YT., Ye BX., Nishida I., Zheng CC. 2006.** Colonization by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus versiforme* induces a defense response against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in the grapevine (*Vitis amurensis* Rupr.), which includes transcriptional activation of the class III chitinase gene VCH3. *Plant and Cell Physiology*. 47: 154-163.
- Li LF., Li T., Zhao ZW. 2007.** Differences of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community between a cultivated land, and old field, and a never-cultivated field in a hot and arid ecosystem of Southwest China. *Mycorrhiza*. 7: 655-665.
- Li DL., Li XM., Wang BG. 2009.** Natural anthraquinone derivatives from a marine mangrove plant-derived endophytic fungus *Eurotium rubrum*: structural elucidation and DPPH radical scavenging activity. *Journal of Microbiology and Biotechnology*. 19 : 675-680.
- Li HQ., Li XJ., Wang YL., Zhang Q., Zhang AL., Gao JM., Zhang XC. 2011.** Antifungal metabolites from *Chaetomium globosum*, an endophytic fungus in *Ginkgo biloba*. *Biochemical Systematics and Ecology*. 39 : 876-879.
- Li T., Hu JL., Hao ZP., Li H., Wang YS., Chen BD. 2013.** First cloning and characterization of two functional aquaporin genes from an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*. 197 : 617-630.
- Li G., Kusari S., Lamshöft M., Schöffler A., Laatsch H., Spiteller M. 2014.** Antibacterial secondary metabolites from an endophytic fungus, *Eupenicillium* sp. LG41. *Journal of Natural Products*. 77 : 2335-2341.
- Li Y., Zeng J., Wang S., Lin Q., Ruan D., Chi H., Zheng M., Chao Y., Qiu R., Yang Y. 2020.** Effects of cadmium-resistant plant growth-promoting rhizobacteria and *Funneliformis mosseae* on the cadmium tolerance of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). *International Journal of*

Phytoremediation. 22 (5) : 451-458.

**Li Y., Duan T., Nan Z., Li Y. 2021.** Arbuscular mycorrhizal fungus alleviates *alfa alfa* leaf spots caused by *Phoma medicaginis* revealed by RNA-seq analysis. Journal of Applied Microbiology. 130 (2) : 547-560.

**Liang H., Xing Y., Chen J., Zhang D., Wang C. 2012.** Antimicrobial activities of endophytic fungi isolated from *Ophiopogon japonicus* (Liliaceae). BMC Complementary and Alternative Medicine. 12 : 238.

**Liang X. & Zhou JM., 2018.** Receptor-like cytoplasmic kinases: central players in plant receptor kinasemediated signaling. Annual Review of Plant Biology. 69 : 267-299.

**Limane A. 2009.** Architecture racinaire du pistachier de l'Atlas en relation avec les propriétés physico-chimiques du sol sous-jacent: cas de la population de la réserve nationale d'El- Mergueb (Wilaya de M'sila), Algérie. Mémoire de Magister en Sciences Biologiques. Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques. UMMTO, Algérie. 157 p.

**Limane A., Smail-Saadoun N., Belkebir-Boukais A., Kissoum-Hamdini K. 2014.** Root architecture adaptation of *Pistacia atlantica* subsp *atlantica* according to an increasing climatic and edaphic gradient: case of north-south transect in Algeria. Turkish Journal of Botany. 38: 536-549.

**Limane A. 2018.** Réponses architecturales racinaires et stratégies d'absorption hydrominérale chez *Pistacia atlantica* en fonction d'un gradient d'aridité croissante: cas d'un transect Nord-Sud en Algérie. Thèse de Doctorat en Science. Département de Biologie Animale et Végétale. FSBSA, UMMTO, Algérie. 275p.

**Limane A. & Saadoun N. 2022.** Taxonomic diversity and morphological types of arbuscular mycorrhizal fungal communities symbiotic with Atlas pistachio along an aridity gradient in Algeria Environmental and Experimental Biology. 20 : 119-126.

**Lin ZJ., Lu ZY., Zhu TJ., Fang YC., Gu QQ., Zhu WM. 2008a.** Penicillenols from *Penicillium* sp. GQ-7, an endophytic fungus associated with *Aegiceras corniculatum*. Chemical and Pharmaceutical Bulletin. 56 : 217-221.

**Lin YR., Lo CT., Liu SY., Peng KC. 2012.** Involvement of pachybasin and emodin in self-regulation of *Trichoderma harzianum* mycoparasitic coiling. Journal of Agricultural and Food Chemistry. 60 : 2123-2128.

**Lin P., Zhang M., Wang M., Li Y., Liu J., Chen Y. 2021.** Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungus modulates defense-related genes expression in banana seedlings susceptible to wilt disease. Plant Signaling & Behavior. 16 (5) : 1884782.

**Linderman RG. 1994.** Role of VAM fungi in biocontrol. In Mycorrhizae and Plant Health; APS: St Paul, Brazil. 1-26.

**Lindahl BD., Boberg J. 2007.** Distribution and function of litter basidiomycetes in coniferous forests. British Mycological Society Symposia Series. 28 : 183-196.

**Linderman RG. 2008.** The mycorrhizosphere phenomenon. In: Feldman F, Kapulnik Y, Barr J (eds) Mycorrhiza works. Deutsche Phytomedizinische Gesellschaft, Braunschweig. 341-355.

**Lindow SE. & Brandl MT. 2003.** Microbiology of the phyllosphere. Minireview microbiology of the phyllosphere. Applied and Environmental Microbiology. 69 : 1875-1883.

- Liorens A., Mateo R., Hinojo MJ., Valle-Algara FM., Jimenez M. 2004.** Influence of environmental factors on the biosynthesis of type B trichothecenes by isolates of *Fusarium* spp. From Spanish crops. *International Journal of Food Microbiology*. 94: 43-53.
- Lisboa HC., Biasetto CR., Medeiros JB., Araujo JR., Silva DH., Teles HS., Trevisan HC. 2013.** Endophytic fungi producing esterases: evaluation in vitro of the enzymatic activity using pH indicator. *Brazilian Journal of Microbiology*. 44 (3) : 923-926.
- Liu A., Hamel C., Hamilton RL, Ma BL. Smith DL. 2000.** Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels. *Mycorrhiza*. 9 : 331-336.
- Liu L., Liu SC., Jiang LH., Chen XL., Guo LD., Che YS. 2008.** Chloropupekeananin, the first chlorinated pupukeanane derivative and its precursors from *Pestalotiopsis fici*. *Organic Letters*. 10 : 1397-1400.
- Liu H., Yuan M., Tan S., Yang X., Lan Z., Jiang Q., Jing Y. 2015.** Enhancement of arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus versiforme*) on the growth and Cd uptake by Cd- hyperaccumulator *Solanum nigrum*. *Applied Soil Ecology*. 89 : 44-49.
- Liu Y., Yang Q., Xia G., Huang H., Li H., Ma L., Lu Y., He L., Xia X., She Z. 2015.** Polyketides with  $\alpha$ -glucosidase inhibitory activity from a mangrove endophytic fungus, *Penicillium* sp. HN29-3B1. *Journal of Natural Products*. 78 : 1816-1822.
- Liu Y., Nan L., Liu J., Yan H., Zhang D., Han X. 2016.** Isolation and identification of resveratrolproducing endophytes from wine grape Cabernet Sauvignon. *Springer Plus*. 5 : 1- 13.
- Lopez-Pedrosa A., Gonzalez-guerrero M., Valderas A., Azcón-Aguilar C., Ferrol N. 2006.** GintAMTI encodes a functional highaffinity ammonium transporter that is expressed in the extraradical mycelium of *Glomus intraradices*. *Fungal genetics and biology*. 43 : 102-110.
- Lopez-Raez JA., Shirasu K., Foo E. 2017.** Strigolactones in plant interactions with beneficial and detrimental organisms: the yin and yang. *Trends in Plant Science* 22 : 527-537.
- Loss A., Angelini GAR., Pereira ACC., La OR., Magalhaes MOL., Silva EMR., da Saggin Júnior OJ. 2009.** Atributos químicos do solo e ocorrência de fungos micorrízicos sob areas de pastagem e sistema agroflorestal, Brasil. *Acta Agronomica*. 58 (2) : 91-95.
- Lovelock CE., Andersen K., Morton JB. 2003.** Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia*. 135: 268-279.
- Lovera M., Cuenca G. 2007.** Diversidad de hongos micorrhízicos arbusculares HMA y potencial micorrhízico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de La Gran Sabana Venezuela. *Interciencia*. 322: 1-8.
- Lubna Asaf S., Hamayun M., Gul H., Lee IJ., Hussain A. 2018.** *Aspergillus niger* CSR3 regulates plant endogenous hormones and secondary metabolites by producing gibberellins and indoleacetic acid. *Journal of Plant Interactions*. 13 : 100-111.
- Luginbuehl LH., Menard GN., Kurup S., Van Erp H., Radhakrishnan GV., Breakspear A. et al. 2017.** Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant. *Science*. 356 : 1175-1178.
- Luginbuehl LH., Oldroyd GED. 2017.** Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants. *Current Biology*. 27 (17) : 952-963.

- Lugtenberg BJJ., Caradus JR., Johnson LJ. 2016.** Fungal endophytes for sustainable crop production. *FEMS Microbiology Ecology*. 92 (12) : 1-17.
- Luke O. Omoarelojie & Johannes Van Staden. 2020.** Plant-endophytic fungi interactions: A strigolactone perspective. *South African Journal of Botany*. 134 : 280-284.
- Lumini E., Orgiazzi A., Borriello R., Bonfante P., Bianciotto V. 2010.** Disclosing arbuscular mycorrhizal fungal biodiversity in soil through a land-use gradient using a pyrosequencing approach. *Environmental Microbiology*. 12: 2165-2179.
- Lundberg DS., Lebeis SL., Paredes SH., Yourstone S., Gehring J., Malfatti S. et al. 2012.** Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome. *Nature*. 488 : 86.
- Lundberg DS., Lebeis SL., Paredes SH., Yourstone S., Gehring J., Malfatti S., Tremblay J., Engelbrektson A., Kunin V., Del Rio TG., Edgar RC. 2012.** Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome. *Nature*. 488 (7409) : 86-90.
- Luz C., Saladino F., Luciano FB., Manes J., Meca G. 2017.** Occurrence, toxicity, bioaccessibility and mitigation strategies of beauvericin, a minor *Fusarium* mycotoxin. *Food and Chemical Toxicology*. 107 : 430-439.

### M

- Ma Y., Rajkumar M., Oliveira R.S., Zhang C., Freitas H. 2019.** Potential of Plant Beneficial Bacteria and Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Phytoremediation of Metal-Contaminated Saline Soils. *Journal of Hazardous Materials*. 379 : 120813.
- Ma Y., Zhang H., Wang D., Guo X., Yang T., Xiang X., Walder F., Chu H. 2021.** Differential Responses of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities to Long-Term Fertilization in the Wheat Rhizosphere and Root Endosphere. *Applied and Environmental Microbiology*. 87 (17) : e0034921.
- Maathuis FJM. 2009.** Physiological functions of mineral macronutrients. *Current opinion in plant*. 12 : 250-258.
- Maia LC., Passos JH., Silva JA., Oehl F., Assis DMA. 2020.** Species diversity of Glomeromycota in Brazilian biomes. *Sydowia*. 72: 181-205.
- Malinowski DP. & Belesky DP. 2000.** Adaptations of Endophyte-Infected Cool-Season Grasses to Environmental Stresses: Mechanisms of Drought and Mineral Stress Tolerance. *Crop Science*. 40 : 923-940.
- Mandyam K. & Jumpponen A. 2005.** Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology*. 173-189.
- Manter DK., Delgado JA., Holm DG. & Stong RA. 2010.** Pyrosequencing reveals a highly diverse and cultivar-specific bacterial endophyte community in potato roots. *Microbial Ecology*. 60 : 157-66.
- Mapari SA., Meyer AS., Thrane U., Frisvad JC. 2009.** Identification of potentially safe promising fungal cell factories for the production of polyketide natural food colorants using chemotaxonomic rationale. *Microb. Cell Facts*. 8 : 24.
- Maria GL., Sridhar KR., Raviraj NS. 2005.** Antimicrobial and enzyme activity of mangrove endophytic fungi off southwest coast of India. *Journal of Agriculture and Technology*. 1 : 67-80.

- Marinho AM., Rodrigues-Filho E., Moitinho MLR., Santos LS. 2005.** Biologically active polyketides produced by *Penicillium janthinellum* isolated as an endophytic fungus from fruits of *Melia azedarach*. *Journal of the Brazilian Chemical Society*. 16 : 280-283.
- Marinho F., Da Silva IR., Oehl F., Maia LC. 2018.** Checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical forests. *Sydowia*. 70: 107-127.
- Marinho F., Oehl F., da Silva IR., Coyne D., da Nobrega Veras JS., Maia LC. 2019.** High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and anthropized sites of a Brazilian tropical dry forest (Caatinga). *Fungal Ecology*. 40 : 82-91.
- Marlida Y., Delfita R., Adnadi P., Ciptaan G. 2010.** Isolation characterization and production of phytase from endophytic fungus its applications for feed. *Pakistan Journal of Nutrition*. 9 (5) : 471-474.
- Martínez-García LB., Richardson SJ., Tylianakis JM., Peltzer DA., Dickie IA. 2015.** Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. *New Phytologist*. 205: 1565-1576.
- Martín-Pinto P., Pajares JA., Nanos N., Diez JJ. 2004.** Site and seasonal influences on the fungal community on leaves and stems of *Pinus* and *Quercus* seedlings in forest nurseries. *Sydowia*. 56 : 243-257.
- Martins F., Pereira JA., Bota P., Bento A., Baptista P. 2016.** Fungal endophyte communities in above-and belowground olive tree organs and the effect of season and geographic location on their structures. *Fungal Ecology*. 20 : 193-201.
- Massimo NC., Nandi Devan MM., Arendt KR., Wilch MH., Riddle JM., Furr SH., Steen C., U'Ren JM., Sandberg DC., Arnold AE. 2015.** Fungal endophytes in aboveground tissues of desert plants: infrequent in culture, but highly diverse and distinctive symbionts. *Microbial Ecology*. 70 (1) : 61-76.
- Mastouri F., Bjorkman T., Harman GE. 2010.** Seed treatment with *Trichoderma harzianum* alleviates biotic, abiotic, and physiological stresses in germinating seeds and seedlings. *Phytopathology*. 100 : 1213-1221.
- Maurya NS., Mittal AK., Peter C., Elmar R. 2006.** Biosorption of dyes using dead macro fungi: effect of dye structure, ionic strength and pH. *Bioresour Technol*. 97 : 512-521.
- Mbodj D., Effa-Effa B., Kane A., Manneh B., Gantet P., Laplaze L., Diedhiou A.G., Grondin A. 2018.** Arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice: Establishment, environmental control and impact on plant growth and resistance to abiotic stresses. *Rhizosphere*. 8 : 12-26.
- Mc Gonigle TP., Miller MN. 1996.** Development of fungi below ground in association with plants growing in disturbed and undisturbed soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 28 (3): 263-269.
- McKinnon AC., Glare TR., Ridgway HJ., Mendoza-Mendoza A., Holyoake A., Godsoe WK., Bufford JL. 2018.** Detection of the Entomopathogenic Fungus *Beauveria bassiana* in the Rhizosphere of Wound-Stressed *Zea mays* Plants. *Frontiers in Microbiology*. 9 : 1161.
- McMullan M., Gardiner A., Bailey K., Kemen E., Ward BJ., Cevik V., et al. 2015.** Evidence for suppression of immunity as a driver for genomic introgressions and host range expansion in races of *Albugo candida*, a generalist parasite, *Elife*.4 : e04550.

- Mechiah F. 2015.** Approche des symbioses racinaires de *Pistacia atlantica* Desf. de dayate El Gouffa (Laghouat, Algérie). Mémoire de Magister en Sciences Biologiques. Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques. UMMTO, Algérie.
- Meddad-Hamza A., Hamza N., Neffar S., Beddiar A., Gianinazzi S., Chenchouni H. 2017.** Spatiotemporal variation of arbuscular mycorrhizal fungal colonization in olive (*Olea europaea* L.) roots across a broad mesic-xeric climatic gradient in North Africa. *Science of The Total Environment*. 583 : 176-189.
- Medjeber M. 2019.** Diversité et activité antimicrobienne des champignons endophytes associés aux feuilles de *Limoniastrum feei* (de Gir.) Batt. Oued Aghlal (Béchar, Algérie). Thèse de Doctorat. Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie. Département de Biologie et Physiologie Cellulaire. Université Saad Dahlab Blida 1. 233p.
- Meena H., Siddhardha B. 2019.** Global Scenario of Fungal White Biotechnology: Past, Present, and Future *in*. A. N. Yadav et al. (eds.), Recent Advancement in White Biotechnology Through Fungi. *Fungal Biology*.pp :535-559.
- Meier S., Borie F., Bolan N., Cornejo P. 2012.** Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscular mycorrhizal fungi. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*. 42 (7) : 741-775.
- Melillo JM., Aber JD., Linkins AE., Ricca A., Fry B., Nadelhoffer KJ. 1989.** Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: Plant litter to soil organic matter. *Plant and Soil*. 115 (2) : 189-198.
- Mello CMA., Silva IR., Pontes JS., Goto BT., Silva GA., Maia LC. 2012.** Diversidade de fungos micorrizicos arbusculares em area de Caatinga. PE. Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 26(4) : 938-943.
- Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers JM. 2013.** The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Review*. 37: 634-663.
- Mercer CF., Greenwood DR., Grant JL. 1992.** Effect of plant and microbial chitinases on the eggs and juveniles of *Meloidogyne hapla* Chitwood. *Nematologica*. 8 : 227-236.
- Mergulhão ACES., Oliveira JP., Burity HA., Maia LC. 2007.** Potencial de infectividade de fungos micorrizicos arbusculares em áreas nativas e impactadas por mineração gesseira no semiárido brasileiro. *Hoehnea*. 34: 341-348.
- Miller RM., Reinhardt DR., Jastrow JD. 1995.** External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecologia*. 103 : 17-23.
- Miller MH. 2000.** Arbuscular mycorrhizae and the phosphorus nutrition of maize: a review of Guelph studies. *Canadian Journal of Plant Science*. 80 : 47-52.
- Miller JD. 2001.** Factors that affect the occurrence of fumonisin. *Environ Health Perspect*. 109 : 321-324.
- Miller JD., Mackenzie S., Foto M., Adams GW., Findlay JA. 2002.** Needles of white spruce inoculated with rugulosin-producing endophytes contain rugulosin reducing spruce budworm growth rate. *Mycological Research*. 106 : 471-479.

- Miransari M. 2010.** Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. *Plant Biology*. 12 (4) : 563-569.
- Miransari M. 2011.** Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 89 (4) : 917-930.
- Mishra P., Kshirsagar PR., Nilegaonkar SS., Singh SK. 2012.** Statistical optimization of medium components for production of extracellular chitinase by *Basidiobolus ranarum*: a novel biocontrol agent against plant pathogenic fungi. *Journal of Basic Microbiology*. 52 : 539-548.
- Mishra R. & Venkateswara Sarma V. 2017.** Mycoremediation of Heavy Metal and Hydrocarbon Pollutants by Endophytic Fungi. In : R. Prasad (ed.), *Mycoremediation and Environmental Sustainability*. Fungal Biology. pp : 133-152.
- Mishra Y., Sharma L., Dhiman M., Sharma MM. 2021.** “Endophytic fungal diversity of selected medicinal plants and their bio-potential applications,” in *Fungi Bio-Prospects in Sustainable Agriculture, Environment and Nano-Technology*, eds V. K. Sharma, M. P. Shah, S. Parmar, and A. Kumar (Cambridge, MA: Academic Press). 227-283.
- Mittelbach GG. & McGill BJ. 2019.** *Community Ecology*. 2<sup>nd</sup> Edn. New York: Oxford University Press.
- Mohamed R., Jong PL., Zali MS. 2010.** Fungal diversity in wounded stems of *Aquilaria malaccensis*. *Fungal Diversity*. 43 : 67-74.
- Mohsenzadeh F. & Shahroki F. 2014.** Biological removing of cadmium from contaminated media by fungal biomass of *Trichoderma* species. *Journal of Environmental Health Science and Engineering*. 12 : 102-109.
- Monjauze A. 1967.** Note sur la régénération du Bétoum par semis naturels dans la place d’essais de Kef Lefaa. *Bull. Soc. Hist. Afr. du Nord* 57: 59-65.
- Monjauze A. 1968.** Répartition et écologie de *Pistacia atlantica* Desf. en Algérie. *Bulletin de la Société d’Histoire Naturelle d’Afrique du Nord*, 56, 128 p.
- Monjauze A. 1980.** Connaissance du bétoum (*Pistacia atlantica* Desf.). *Biologie et Forêt*. 4 : 356-363.
- Montano N., Alarcón A., Camargo-Ricalde S., Hernández-Cuevas L., Álvarez-Sánchez J., González-Chávez M., Gavito M. et al. 2012.** Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: An historical synthesis and future prospects. *Symbiosis*. 57: 111-126.
- Monteiro VN., Silva RN., Steindorff AS., Costa FT, Noronha EF., Ricart SAO., Sousa MV., Vainstein MH., Ulhoa CJ. 2010.** New insights in *Trichoderma harzianum* antagonism of fungal plant pathogens by secreted protein analysis. *Current Microbiology*. 61 : 298-305.
- Moora M., Öpik M., Metsis M., Saks Ü., Jairus T., Vasar M., Zobel M. 2014.** Anthropogenic land use shapes the composition and phylogenetic structure of soil arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Microbiology Ecology*. 90: 609-621.
- Morakotkarn D., Kawasaki H., Seki T. 2006.** Molecular diversity of bamboo-associated fungi isolated from Japan. *FEMS Microbiology Letters*. 266 : 10-19.
- Moreira M., Baretta D., Tsai SM., Cardoso EJBN. 2006.** Spore density and root colonization by Arbuscular mycorrhizal fungi in preserved or disturbed *Araucaria angustifolia* (bert.) O. Ktze. ecosystems. *Scientia Agricola*. 63: 380-385.

- Moricca S. & Ragazzi A. 2008.** Fungal endophytes in Mediterranean oak forests: a lesson from *Discula quercina*. *Phytopathology*. 98 : 380-386.
- Morton JB. 1990.** Species and clones of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes): their role in macro and microevolutionary processes. *Mycotaxon*. 37: 493-515.
- Moy M., Li HM., Sullivan R., White JF Jr., Faith C. 2002.** Belanger Endophytic fungal - 1,6-glucanase expression in the infected host grass. *Plant Physiology*. 130 (11) : 1298-1308.
- Mucciarelli M., Scannerini S., Berteà C., Maffei M. 2003.** In vitro and in vivo peppermint (*Mentha piperita*) growth promotion by nonmycorrhizal fungal colonisation. *New Phytologist*. 158 : 579-591.
- Muller DB., Vogel C., Bai Y., Vorholt JA. 2016.** The plant microbiota: Systems-level insights and perspectives. *Annual Review of Genetics*. 50 : 211-234.
- Munns R., Gilliam M. 2015.** Salinity tolerance of crops-What is the cost? *New Phytologist*. 208 : 668-673.

## N

- Nagamani A., Kunwar IK., Manonharachary C. 2006.** Handbook of Soil Fungi, International Pvt Ltd, New Delhi (India). 474p.
- Naik BS., Shashikala J., Krishnamurthy YL. 2008.** Diversity of fungal endophytes in shrubby medicinal plants of Malnad region, western Ghats, southern India. *Fungal Ecology*. 1: 89-93.
- Nampoothiri KM, Baiju TV, Sandhya C, Sabu A, Szakacs G, Pandey A. 2004.** Process optimization for antifungal chitinase production by *Trichoderma harzianum*. *Process Biochemistry*. 39:1583-1590.
- Narisawa K., Usuki F., Hashiba T. 2004.** Control of *Verticillium* yellows in Chinese cabbage by the dark septate endophytic fungus LtVB3. *Phytopathology*. 94 : 412-418.
- Nash AK., Auchtung TA., Wong MC., Smith DP., Gesell JR., Ross M C., et al. 2017.** The gut microbiome of the human microbiome project healthy cohort. *Microbiome*. 5, 153.
- Nassimi Z. & Taheri P. 2017.** Endophytic fungus *Piriformospora indica* induced systemic resistance against rice sheath blight via affecting hydrogen peroxide and antioxidants. *Biocontrol Science and Technology*. 27 : 1-16.
- Ndoye F., Kane A., Mangaptché ELN., Bakhom N., Sanon A., Diouf D., Sy MO., Baudoin E., Noba K., Prin Y. 2012.** Changes in land use system and environmental factors affect arbuscular mycorrhizal fungal density and diversity, and enzyme activities in rhizospheric soils of *Acacia senegal* (L.) Willd. *ISRN Ecology*: 13.
- Nègre R. 1962.** Petite flore des régions arides du Maroc occidental. Tome II. Ed. C.N.R.S.
- Neubert K., Mendgen K., Brinkmann H., Wirsal SGR. 2006.** Only a few fungal species dominate highly diverse mycofloras associated with the common reed. *Applied and Environmental Microbiology*. 72 : 1118-1128.
- Neumann G., Bott S., Ohler M., Mock HP., Lippmann R., Grosch R., Smalla K. 2014.** Root exudation and root development of lettuce (*Lactuca sativa* L. cv. Tizian) as affected by different soils. *Frontiers Microbiology*. 5 : 2.

- Newman MA., Sundelin T., Nielsen JT., Erbs G., 2013.** MAMP (microbe-associated molecular pattern) triggered immunity in plants. *Frontiers in Plant Science*. 4 :139-139.
- Newsham KK. 2011.** A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. *New Phytologist*. 10 : 783-793.
- Nguyen HQ., Quyen DT., Nguyen SLT., Vu VH. 2015.** An extracellular antifungal chitinase from *Lecanicillium lecanii*: purification, properties, and application in biocontrol against plant pathogenic fungi. *Turkish Journal of Biology*. 39 : 6-14.
- Nichols PB., Couch JD., Al Hamdani SH. 2000.** Selected physiological responses of *Salvinia minima* to different chromium concentrations. *Aquatic Botany*. 68 (4) : 313-319.
- Nicoletti R. & Fiorentino A. 2015.** Plant bioactive metabolites and drugs produced by endophytic fungi of Spermatophyta. *Agriculture*. 5 : 918-970.
- Nisbet AJ. 2000.** Azadirachtin from the neem tree *Azadirachta indica*: its action against insects. *An Soc EntomolBrasilis*. 29 : 615-632.
- Nosanchuk JD. & Casadevall A. 2006.** Impact of melanin on microbial virulence and clinical resistance to antimicrobial compounds. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*. 50 :3519-3528.
- Nouaim R., Lineres M., Esvan JM., Chaussod R. 1994.** Mycorrhizal dependency of two clones of micropropagated Argan tree (*Argania spinosa*): II) Mineral nutrition. *Agroforestry Systems*. 27: 67-77.
- O**
- O.N.M. 2017.** Office National de Météorologie : Données climatiques de la région de Laghouat.
- Oehl E., Sieverding E., Ineichen K., Mader P., Boller T., Wiemken A. 2003.** Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology*. 69 (5) : 2816-2824.
- Oehl F., Sieverding E., Mader P., Dubois D., Ineichen K., Boller T., Wiemken A. 2004.** Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia*. 138: 574-583.
- Oehl F., Sieverding E., Ineichen K., Ris EA., Boller T., Wiemken A. 2005.** Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytologist*. 165: 273-283.
- Oehl F., Sieverding E., Ineichen K., Mader P., Wiemken A., Boller T. 2009.** Distinct sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 134 (3- 4): 257-268.
- Oehl F., Laczko E., Bogenrieder A., Stahr K., Bösch R., Van der Heijden M., Sieverding E. 2010.** Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*. 42: 724-738.
- Oehl F., Laczko E., Oberholzer H.R., Jansa J., Egli S. 2017.** Diversity and biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Biology and Fertility of Soils*. 53: 777- 797.
- Ogasawara N., Mizuno R., Kawai KI. 1997.** Structures of a new type of yellow pigments, falconenones A and B, from *Emericella falconensis*. *J. Chem. Soc. [Perkin 1]* 1 : 2527-2530.

- Oldroyd GED. 2013.** Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nature Reviews Microbiology*. 11: 252-263.
- Omacini M., Chaneton EJ., Ghera CM., Müller CB. 2001.** Symbiotic fungal endophytes control insect host-parasite interaction webs. *Nature*. 409: 78-81.
- Onofre SB., Steilmann P., Bertolini J., Rotta D., Sartori A., Kagimura FY., Groff SA., Mazzali L. 2011.** Amylolytic enzymes produced by the fungus *Colletotrichum gloeosporioides* in rice semi-solid fermentation. *Journal of Yeast and Fungal Research*. 2 (3) : 28-32.
- Öpik M., Moora M., Zobel M., Saks Ü., Wheatley R., Wright F., Daniell T. 2008.** High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal herb-rich coniferous forest. *New Phytologist*. 179: 867-876.
- Öpik M., Vanatoa A., Vanatoa E., Moora M., Davison J., Kalwij J.M., Reier Ü., Moora M. 2010.** The online database Maarj AM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist*. 188: 233-241.
- Öpik M., Zobel M., Cantero JJ., Davison J., Facelli JM., Hiiesalu I., Jairus T., Kalwij JM., Koorem K., Leal ME. et al. 2013.** Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. 23: 411-430.
- Orlandelli RC., de Almeida TT., Alberto RN, Polonio JC et al. 2015.** Antifungal and proteolytic activities of endophytic fungi isolated from *Piper hispidum* Sw. *Brazilian Journal of Microbiology*. 46 : 359-366.
- Ortega RA., Mahnert A., Berg C., Muller H., Berg G. 2016.** The plant is crucial: specific composition and function of the phyllosphere microbiome of indoor ornamentals. *FEMS Microbiology Ecology*. 92.
- Ouadah F., Lakhdari W., Dehliz A., Acheuk F., Mlik R., Benlamoudi W., Hammi H., Berrekbia M., Gueriani S., Doumandji-Mitiche B. 2016.** Biological control of date palm diseases with native antagonistic fungi of Oued Righ region (Algerian Sahara). *J. Algérien des Régions Arides (JARA)*. 14 : 117-125.
- Ouledali S., Ennajeha M., Ferrandino A., Khemiraac H., Schubert A., Secchi F. 2019.** Influence of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the control of stomata functioning by abscisic acid (ABA) in drought-stressed olive plants. *South African Journal of Botany*. 121 : 152-158.
- Ouzid Y. 2018.** Activités biologiques et diversité en mycoendophytes des feuilles de *Peganum harmala* L. de la région de Laghouat (Algérie). Thèse de Doctorat. Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou, Algérie. 121p.
- Owen NL. & Hundley N. 2004.** Endophytes-the chemical synthesizers inside plants. *Science Progress*. 87 : 79-99.
- Ozenda P. 1977.** Flore du Sahara. Ed .C.N.R.S, 622 p. 161.
- Ozenda P. 1982.** Les végétaux dans la biosphère. Edition Dion. Paris. 431p.
- Ozenda P. 1983.** Flore du Sahara. 2<sup>ème</sup> Edition, CNRS, Paris, 622 p.
- Ozenda P. 2004.** Flore et végétation du Sahara. 2<sup>ème</sup> éd. Paris, France. CNRS Ed.

## P

- Padhi S., Masi M., Cimmino A., Tuzi A., Jena S., Tayung K., et al. 2019.** Funiculosone, a substituted dihydroxanthene-1,9-dione with two of its analogues produced by an endolichenic fungus *Talaromyces funiculosus* and their antimicrobial activity. *Phytochemistry*. 157 : 175- 183.
- Pagano MC., Lugo MA. 2019.** Mycorrhizal fungi in South America. Springer Nature, series Fungal Biology, Switzer land. 1-27.
- Pamiske M. 2008.** Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews: Microbiology*. 6 : 763-775.
- Panwar V., Meghvansi MK., Siddiqui S. 2011.** Short-term temporal variation in sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and physico-chemical edaphic properties of wheat rhizosphere. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 18 (3) : 247-254.
- Park JO., Hargreaves JR., McConville EJ., Stirling GR., Ghisalberti EL., Sivasithamparam K. 2004.** Production of leucinostatins and nematocidal activity of Australian isolates of *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson. *Letters in Applied Microbiology*. 38 : 271-276.
- Paszkowski U. 2006.** A journey through signaling in arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*. 172 : 35-46.
- Paterson MJ., Oh S., Underhill DM. 2017.** Host-microbe interactions: commensal fungi in the gut. *Current Opinion in Microbiology*. 40, 131-137.
- Patil NS. & Jadhav JP. 2014.** Single cell protein production using *Penicillium ochrochloron* chitinase and its evaluation in fish meal formulations. *Journal of Microbialand Biochemical Technology*. 2014 : S4.
- Paudolosi S., Hadj Hassan A. 1998.** Towards a comprehensive documentation and use of *Pistacia atlantica* genetic diversity in central and west Asia, North Africa and Europe. Report of the IPGRI Workshop. Irbid, Jordan. 14-17.
- Paulus BC., Kanowski J., Gadek PA. & Hyde KD. 2006.** Diversity and distribution of saprobic microfungi in leaf litter of an Australian tropical rainforest. *Mycological Research*. 110 : 1441-1454.
- Peiffer JA., Spor A., Koren O., Jin Z., Tringe SG., Dangl JL., et al., 2013.** Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 02837.
- Pereira CMR., García AL., da Silva DKA., Maia LC., Frøslev TG., Kjølner R., Rosendahl S. 2019.** Tropical forest type influences community assembly processes in arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Biogeography*. 47: 434-444.
- Persoh D., 2013.** Factors shaping community structure of endophytic fungi-evidence from the *Pinus Viscum* system. *Fungal Diversity*. 60 : 55-69.
- Petipas RH., Geber MA., Lau JA. 2021.** Microbe-mediated adaptation in plants. *Ecology Letters*. 24 : 1302-1317.
- Petrini O. 1986.** Taxonomy of endophytic fungi of aerial plant tissues. *In* *Microbiology of the Phyllosphere* Edited by N. J. Fokkema, J. Van Den Heuvel, Cambridge University Press, Cambridge. pp. 175-187.

- Petrini O. 1996.** Ecological and physiological aspects of host specificity in endophytic fungi. *In*: Redlin, S., Carris, L. (Eds.), *Endophytic Fungi in Grasses and Woody plants: systematics, ecology, and Evolution*. APS Press St Louis, pp. 87-100.
- Photita W., Lumyong S., Lumyong P., Hyde KD. 2001.** Endophytic fungi of wild banana (*Musa acuminata*) at Doi Suthep Pui National Park, Thailand. *Mycological Research*. 105: 1508-1513.
- Pianka E. 1970.** On r-and K-selection. *American Naturalist*. 104 : 592-597.
- Picard K., Ponchet M., Blein JP., Rey P., Tirilly Y., Benhamou N. 2000.** Oligandrin. A proteinaceous molecule produced by the mycoparasite *Pythium oligandrum* induces resistance to *Phytophthora parasitica* infection in tomato plants. *Plant Physiology*. 124 : 379-395.
- Picone C. 2000.** Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica*. 32: 734-750.
- Pieterse CM., Zamioudis C., Berendsen RL., Weller DM., Van Wees SC., Bakker PA. 2014.** Induced systemic resistance by beneficial microbes, *Annual review of phytopathology*. 52 : 347-75.
- Pimentel MR., Molina G., Dionísio AP., Junior MRM., Pastore GM. 2011.** The use of endophytes to obtain bioactive compounds and their application in biotransformation process. *Biotechnol Research International*. 1-11.
- Pineda A., Zheng SJ., van Loon JJA., Pieterse CMJ., Dicke M. 2010.** Helping plants to deal with insects: the role of beneficial soil-borne microbes. *Trends in Plant Science*. 15 (9) : 507-514.
- Pinto C., Pinho D., Sousa S., Pinheiro M., Egas C., Gomes AC. 2014.** Unravelling the diversity of grapevine microbiome. *PLOS ONE*. 9 : e85622.
- Pombeiro-Sponchiado SR., Sousa GS., Andrade JC., Lisboa HF., Gonçalves RC. 2017.** “Production of melanin pigment by fungi and its biotechnological applications,” in *Melanin*, ed M. Blumenberg (London, UK: *In Tech*). 47-74.
- Porcel R., Aroca R., Cano C., Bago A., Ruiz-Lozano JM. 2006.** Identification of a gene from the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* encoding for a 14-3-3 protein that is up-regulated by drought stress during the AM symbiosis. *Microbial Ecology*. 52 : 575- 582.
- Porcel R. & Ruiz-Lozano JM. 2004.** Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation, and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. *Journal of Experimental Botany*. 55: 1743-1750.
- Porrás-Alfaro A. & Bayman P. 2011.** Hidden fungi, emergent properties: endophytes and microbiomes. *Annu Rev Phytopathol*. 49 : 291-315.
- Porrás-Alfaro A., Herrera J., Sinsabaugh RL., Odenbach KJ., Lowrey T., Natvig DO. 2008.** Novel root fungal consortium associated with a dominant desert grass. *Applied and Environmental Microbiology*. 74 (9) : 2805-2813.
- Potshangbam M., Devi SI., Sahoo D. Strobel GA. 2017.** Functional characterization of endophytic fungal community associated with *Oryza sativa* L. and *Zea mays* L. *Frontiers in Microbiology*.
- Pouget M. 1980.** Les sols à croûte calcaire dans les steppes algériennes. Quelques aspects morphologiques et esquisse d’une évolution actuelle. *ORSTOM. esr. Pédologie*. (3-4), 235- 246.
- Poveda J., Eugui D., Abril-Urías P., Velasco P. 2021.** Endophytic fungi as direct plant growth promoters for sustainable agricultural production. *Symbiosis*. 85 : 1-19.

- Poza-Carrion C., Suslow T., Lindow S. 2013.** Resident bacteria on leaves enhance survival of immigrant cells of *Salmonella enterica*. *Phytopathology*.103 : 341-51.
- Pozo MJ., Cordier C., Dumas-Gaudot E., Gianinazzi S., Barea JM., Azcón-Aguilar C. 2002.** Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on defence responses to *Phytophthora* infection in tomato plants. *Journal of Experimental Botany*. 53 (368) : 525- 534.
- Pozo MJ. & Azcon-Aguilar C. 2007.** Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Current Opinion in Plant Biology*. 10 : 393-398.
- Prasad JK., Gupta SK., Raghuwanshi R. 2017.** Screening multifunctional plant growth promoting rhizobacteria strains for enhancing seed germination in wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Agricultural Research*. 12 (2) : 64-72.
- Premalatha B., Pradeep FS., Pradeep BV., Palaniswamy M. 2012.** Production and characterization of naphthoquinone pigment from *Fusarium moniliforme* MTCC6985. *World Journal of Pharmaceutical Research*. 1 : 1126-1142.
- Puri SC., Verma V., Amna T., Qazi GN., Spitteller M. 2005.** An Endophytic Fungus from *Nothapodytes foetida* that Produces Camptothecin. *Journal of Natural Products*. 68 : 1717- 1719.

## Q

- Qin J., Li R., Raes J., Arumugam M., Burgdorf KS., Manichanh C. et al. 2010.** A human gut microbial gene catalogue established by metagenomic sequencing. *Nature*. 464 : 59-65.
- Qiu M., Xie R., Shi Y. et al. 2010.** Isolation and identification of endophytic fungus SX01, a red pigment producer from *Ginkgo Biloba* L. *World J Microbiol Biotechnol*. 26 (6) : 993-998.
- Visalakchi S. & Muthumary J. 2009.** Antimicrobial activity of the new endophytic *Monodictys castaneae* SVJM139 pigment and its optimization. *African Journal of Microbiology Research*. 3 (9) : 550-556.
- Querejeta JL., Egerton-Warburton LM., Allen MF. 2007.** Hydraulic lift may buffer rhizosphere hyphae against the negative effects of severe soil drying in a California oak savanna. *Soil Biology and Biochemistry*. 39 : 409-417.
- Quézel P. & Santa S. 1963.** Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales, Paris, CNRS, 1962-1963, 1170 p.
- Quezel P. 1965.** La végétation du Sahara du Tchad à la Mauritanie. 333 p.
- Quézel P., Barbéro M., Bonin G., Loisel R. 1980.** Essais de corrélations phytosociologiques et bioclimatiques entre quelques structures actuelles et passées de la végétation méditerranéenne. *Nat. Monspelensia*. n° Hors serie: 89-100.
- Quézel P., Médail F., Loisel R., Barbero M. 1999.** Biodiversité et conservation des essences forestières du bassin méditerranéen. *Unasylva*. 50 : 21-8.
- Quézel P. 2000.** Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb méditerranéen. Paris, France, Ibis Press. 117 p.
- Quézel P. & Médail F., 2003.** Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen. Ed. Elsevier (Collection Environnement), Paris, 573 p.

## R

- Raaijmakers JM., Paulitz TC., Steinberg C., Alabouvette C., Moënne-Loccoz Y. 2009.** The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant Soil.* 321 : 341-361.
- Radhakrishnan R., Khan AL., Lee IJ. 2013.** Endophytic Fungal Pre-treatments of Seeds Alleviates Salinity Stress Effects in Soybean Plants. *Journal of Microbiology.* 51 (6): 850- 857.
- Ramos AC., Façanha AR., Feijo JA. 2008.** Proton (H<sup>+</sup>) flux signature for the presymbiotic development of the arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist.* 178: 177-188.
- Rana KL., Kour D., Verma P., Yadav AN., Kumar V., Dhaliwal HS. 2017.** Diversity and biotechnological applications of endophytic microbes associated with maize (*Zea mays* L.) growing in Indian Himalayan regions. *In: Proceeding of national conference on advances in food science and technology.*
- Rao C., Coyte KZ., Bainter W., Geha RS., Martin CR., Rakoff-Nahoum S. 2021.** Multi-kingdom ecological drivers of microbiota assembly in preterm infants. *Nature.* 591 : 633-638.
- Rapparini F., Penuelas J. 2014.** Mycorrhizal fungi to alleviate drought stress on plant growth. *In Use of Microbes for the Alleviation of Soil Stress*; Springer: New York, NY, USA. pp 21-42.
- Ratnaweera PB., Williams DE., de Silva ED., Wijesundera RL., Dalisay DS., Andersen RJ. 2014.** Helvolic acid, an antibacterial nortriterpenoid from a fungal endophyte, *Xylaria* sp. of orchid *Anoectochilus setaceus* endemic to Sri Lanka. *Mycology.* 5 : 23-28.
- Ratnaweera PB., de Silva ED., Williams DE., Andersen RJ. 2015a.** Antimicrobial activities of endophytic fungi obtained from the arid zone invasive plant *Opuntia dillenii* and the isolation of equisetin, from endophytic *Fusarium* sp. *BMC Complementary and Alternative Medicine.* 15 : 220.
- Ratnaweera PB., Williams DE., Patrick BO., de Silva ED., Andersen RJ. 2015b.** Solanolic acid, an antibacterial degraded steroid produced in culture by the fungus *Rhizoctonia solani* isolated from tubers of the medicinal plant *Cyperus rotundus*. *Org Lett.* 17 : 2074-2077.
- Raza W., Ling N., Zhang R., Huang Q., Xu Y., Shen Q. 2017.** Success evaluation of the biological control of *Fusarium wilts* of cucumber, banana, and tomato since 2000 and future research strategies. *Crit Rev Biotechnol.* 37 : 202-212.
- Read JC. & Camp BJ. 1986.** The effect of the fungul endophyte *Acremonium coenophialum* in tall fescue on animal performance, toxicity, and stand maintenance. *Agronomy Journal.* 78 : 848-850.
- Rechinger KH. 1969.** Anacardiaceae. *Flora Iranica.* 63 : 1-9.
- Redecker D. 2000.** Specific PCR primers to identify arbuscular mycorrhizal fungi within colonized roots. *Mycorrhiza.* 10 : 73-80.
- Redecker D., Kodner R., Graham LE. 2000.** Glomalean Fungi from the Ordovician. *Science.* 289 : 1920-1921.
- Redecker D., Schüßler A., Stockinger H., Stürmer SL., Morton JB., Walker C. 2013.** An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza.* 23 : 515-531.
- Redman RS., Dunigan DD., Rodriguez RJ. 2001.** Fungal symbiosis from mutualism to parasitism: who controls the outcome, host or invader? *New Phytologist.* 151 : 705-716.

- Redman RS., Kim YO., Woodward CJD. A., Greer C., Espino L., Doty SL., Rodriguez RJ. 2011.** Increased Fitness of Rice Plants to Abiotic Stress via Habitat Adapted Symbiosis: A Strategy for Mitigating Impacts of Climate Change. *PLOS ONE*. 6 (7) : 1-10.
- Redman RS., Sheehan KB., Stout RG., Rodriguez RJ., Henson JM. 2002.** Thermotolerance generated by plant/fungal symbiosis. *Science*. 298 (5598) : 1581.
- Ren CG., Kong CC., Wang SX., Xie ZH. 2019.** Enhanced phytoremediation of uranium-contaminated soils by arbuscular mycorrhiza and rhizobium. *Chemosphere*. 217 : 773-779.
- Ren F., Dong W., Sun H., Yan DH. 2019.** Endophytic Mycobiota of Jingbai Pear Trees in North China. *Forests*. 10 : 260.
- Rezaeyan S., Reza Pourmajidian M., Jalilvand H., Parsakhoo A. 2009.** Growth parameters of *Pistacia atlantica* Desf. under different soil conditions in Iran. *African Journal of Plant Science*. 3 (9): 184-189.
- Rich MK., Nouri E., Courty PE., Reinhardt D. 2017.** Diet of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Bread and Butter? *Trends in Plant Science*. 22 : 652-660.
- Ritter CD., Forster D., Azevedo JAR., Antonelli A., Nilsson RH., Trujillo ME., et al. 2021.** Assessing biotic and abiotic interactions of microorganisms in Amazonia through co-occurrence networks and DNA metabarcoding. *Microbial Ecology*. 82 : 746-760.
- Rivera-Becerril F., Calantzis C., Turnau K., Caussanel J-P., Belinov AA., Gianinazzi S., Strasser RJ., Gianinazzi-Pearson V. 2002.** Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular mycorrhiza in three *Pisum sativum* L. genotypes. *Journal of Experimental Botany*. 53: 1177-1185.
- Roberts E. & Lindow S. 2014.** Loline alkaloid production by fungal endophytes of *Fescue* species select for particular epiphytic bacterial microflora. *The ISME journal*. 8 : 359.
- Rodrigues E., Silva MT., Calandrelli A., Miamoto A., Rinaldi LK., Moreno BP., da Silva C., Dias-Arieira CR. 2021.** Pre-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi affects essential oil quality and the reproduction of root lesion nematode in *Cymbopogon citratus*. *Mycorrhiza*. 31 : 613-623.
- Rodrigues KF. 1994.** The foliar fungal endophytes of the Amazonian palm *Euterpe oleracea*. *Mycologia* 86 : 376-385.
- Rodriguez RJ., Redman RS., Henson JM. 2004.** The role of fungal symbionts in the adaptation of plants to high stress environments. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. 9 : 261-272.
- Rodriguez R. & Redman R. 2008.** More than 400 million years of evolution and some plants still can't make it on their own: plant stress tolerance via fungal symbiosis. *Journal of Experimental Botany*. 59 (5) : 1109-1114.
- Rodriguez RJ., Henson J., Van Volkenburgh E., Hoy M., Wright L., Beckwith F., Kim- Ok Y., Redman RS., 2008.** Stress tolerance in plants via habitat adapted symbiosis. *International Society for Microbial Ecology*. 2 : 404-416.
- Rodriguez RJ., White JF., Arnold AE., Redman RS. 2009.** Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist*. 182 (2) : 314-330.

- Rodríguez-Echeverría S., Teixeira H., Correia M., Timóteo S., Heleno R., Öpik M., Moora M. 2017.** Arbuscular mycorrhizal fungi communities from tropical Africa reveal strong ecological structure. *New Phytologist*. 213: 380-390.
- Rommert AK., Oros-Sichler M., Aust HJ., Lange T., Schulz B. 2002.** Growth promoting effects of endophytic colonization of the roots of larch (*Larix decidua*) with *Cryptosporiopsis* sp. and *Phialophora* sp. 7th International Mycological Congress, Oslo, Norway, pp 309.
- Roth R., Paszkowski U. 2017.** Plant carbon nourishment of arbuscular mycorrhizal fungi. *Current Opinion in Plant Biology*. 39 : 50-56.
- Rozpadek P., Domka AM., Nosek M., WaznyR., Jedrzejczyk RJ., Wiciarz M., Turnau K. 2018.** The role of strigolactone in the cross-talk between *Arabidopsis thaliana* and the endophytic fungus *Mucor* sp. *Frontiers in Microbiology* 9.
- Rudgers JA. & Swafford AL. 2009.** Benefits of a fungal endophyte in *Elymus virginicus* decline under drought stress. *Basic and Applied Ecology*. 10 : 43-51.
- Ruiz-Lozano JM. 2003.** Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress, new perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza*. 13 : 309-317.
- Ruiz-Lozano JM., Aroca R., Zamarreño AM., Molina S., Andreo-Jiménez B., Porcel R., García-Mina JM., Ruyter-Spira C., López-Ráez JA. 2016.** Arbuscular mycorrhizal symbiosis induces strigolactone biosynthesis under drought and improves drought tolerance in lettuce and tomato. *Plant, Cell & Environment*. 39 (2) : 441-452.

## S

- Sabra M., Aboulnasr A., Franken P., Perreca E., Wright LP., Camehl I. 2018.** Beneficial root endophytic fungi increase growth and quality parameters of sweet basil in heavy metal contaminated soil. *Frontiers in Plant Science*. 9 : 1726.
- Saeed R., Ahmad R., Mirbahar AA., Jehan B. 2014.** Germination indices of egg plant (*Solanum melongena* L.) under sea salt salinity. *International Journal of Biology and Biotechnology*. 11(1) : 51-55.
- Sahed S. 2018.** Contribution à l'étude des caractéristiques chimique du sol sous pistachier de l'Atlas (*Pistacia atlantica*) de dayate Sâadi (Hassi Delâa, Laghouat). Mémoire de Master en Sciences Biologiques. Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques. UMMMTO. 65p.
- Saikkonen K., Wäli P., Helander M., Faeth SH. 2004.** Evolution of endophyte-plant symbioses. *Trends in Plant Science*. 9 : 275-280.
- Sairam RK. & Tyagi A. 2004.** Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current Science Association*. 86 (3) : 407-421.
- Samad A., Trognitz F., Compant S., Antonielli L., Sessitsch A. 2017.** Shared and host- specific microbiome diversity and functioning of grapevine and accompanying weed plants, *Environmental Microbiology*. 19 : 1407-24.
- Sanchez DH., Siahpoosh MR., Roessner U., Udvardi M., Kopka J. 2007.** Plant metabolomics reveals conserved and divergent metabolic responses to salinity. *Physiologia Plantarum*. 132 (2) : 209-219.

- Sánchez Márquez S., Bills GF., Zabalgogeoazcoa I. 2008.** Diversity and structure of the fungal endophytic assemblages from two sympatric coastal grasses. *Fungal Diversity*. 33 : 87-100.
- Sánchez-Castro I., Ferrol N., Cornejo P., Barea JM. 2012.** Temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing roots of representative shrub species in a semi-arid Mediterranean ecosystem. *Mycorrhiza*. 22 : 449-460.
- Sanchez-Vallet A., Mesters JR., Thomma BPHJ. 2015.** The battle for chitin recognition in plant-microbe interactions. *FEMS Microbiology Reviews*. 39 : 171-183.
- Santoyo G., Hernandez-Pacheco C., Hernandez-Salmeron J., Hernandez-Leon R. 2017.** The role of abiotic factors modulating the plant-microbe-soil interactions: Toward sustainable agriculture. A review. *Spanish Journal of Agricultural Research*. 15, e03R01.
- Saraswathi SG. & Paliwal K. 2011.** Drought induced changes in growth, leaf gas exchange and biomass production in *Albizia lebbek* and *Cassia siamea* seedlings. *Journal of Environmental Biology*. 32 (2) : 173-178.
- Sawers RJ., Svane SF., Quan C., Grønlund M., Wozniak B., Gebreselassie MN., et al. 2017.** Phosphorus acquisition efficiency in arbuscular mycorrhizal maize is correlated with the abundance of root-external hyphae and the accumulation of transcripts encoding PHT1 phosphate transporters. *New Phytologist*. 214 : 632-643.
- Schardl CL., Leuchtmann A., Spiering MJ. 2004.** Symbioses of grasses with seed borne fungal endophytes. *Annual Review of Plant Biology*. 55: 315-40.
- Schenk HJ. & Jackson RB. 2002.** The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*. 72: 311-328.
- Schlaeppli K., Dombrowski N., Oter RG., van Themaat EVL., Schulze-Lefert P. 2014.** Quantitative divergence of the bacterial root microbiota in *Arabidopsis thaliana* relatives, *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 111 : 585-92.
- Schmitz AM. & Harrison MJ. 2014.** Signaling events during initiation of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Journal Integrative Plant Biology*. 56 (3) : 250-261.
- Schnecker J., Wild B., Takriti M., Eloy Alves RJ., Gentsch N., Gittel A., ... Richter A. 2015.** Microbial community composition shapes enzyme patterns in topsoil and subsoil horizons along a latitudinal transect in Western Siberia. *Soil Biology and Biochemistry*. 83 : 106-115.
- Schoch CL., Sung GH., López-Giráldez F., Townsend JP., Miadlikowska J., Hofstetter V., Robbertse B., et al. 2009.** The Ascomycota Tree of Life: A Phylum-wide Phylogeny Clarifies the Origin and Evolution of Fundamental Reproductive and Ecological Traits. *Systems Biology*. 58 : 224-239.
- Schönbeck F., Steiner U., Kraska T. 1993.** Induzierte Resistenz: Kriterien, Mechanismen, Anwendung und Bewertung. *Journal of Plant Diseases Protection*. 100 : 541-557.
- Schulthess FM. & Faeth SH. 1998.** Distribution, abundances and associations of the endophytic fungal community of Arizona fescue (*Festuca arizonica*). *Mycologia*. 90 : 569- 578.
- Schulz B., Römmert AK., Dammann U., Aust HJ., Strack D. 1999.** The endophyte-host interaction: a balanced antagonism. *Mycological Research*. 103 : 1275-1283.
- Schulz B., Boyle C., Draeger S., Rommert AK. 2002.** Endophytic fungi, a source of novel biologically active secondary metabolites. *Mycol Res*. 106 : 996-1004.

- Schulz B., Boyle C. 2005.** The endophytic continuum. *Mycological Research*. 109 : 661-686.
- Schulz B. 2006.** Mutualistic interactions with fungal root endophytes. *In*: B. Schulz, C. Boyle, T.N. Sieber (eds.), *Microbial root endophytes, Soil microbiology*, Springer, Berlin. 9 : 261- 279.
- Schutter ME., Sandeno JM. Dick RP. 2001.** Seasonal, soil type, and alternative management influences on microbial communities of vegetable cropping systems. *Biology and Fertility of Soils*. 34: 397-410.
- Seigue A. 1985.** La forêt circumméditerranéenne et ses problèmes. Ed Maisonneuve et Larousse. 495 p.
- Selmar D., Kleinwächter M. 2013.** Influencing the product quality by deliberately applying drought stress during the cultivation of medicinal plants. *Industrial Crops and Products*. 42 : 558-566.
- Selosse MA. & Gibert A. 2011.** Des champignons qui dopent les plantes. *La Recherche*. 72-75.
- Selosse MA. 2016.** Au-delà de l'organisme, l'holobionte. *Ecologie*. 469 : 80-84.
- Sène G., Thiao M., Manga A., Kane A., Samba-Mbaye R., Mbaye MS., Khasa D., Sylla S. 2012.** Arbuscular mycorrhizal soil infectivity and spores distribution across plantations of tropical, subtropical and exotic tree species: A case study from the reserve forestry of Bandia, Senegal. *African Journal of Ecology*. 50 (2) : 218-232.
- Sghir F., Touati J., Chliyah M., Ouazzani Touhami A., Filali Maltouf A., Cherkaoui E., Moukhli A. et al. 2014a.** Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of date palm tree (*Phoenix dactylifera*) in Tafilalt and Zagora regions (Morocco). *International Journal of Pure and Applied Bioscience*. 2 (6) : 1-11.
- Shade A. & Handelsman J. 2012.** Beyond the Venn diagram: the hunt for a core microbiome. *Environmental Microbiology*. 14 : 4-12.
- Shannon CE. & Weaver W. 1949.** *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, IL, USA. 623-656.
- Shannon CE. & Weaver W. 1963.** *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urban.
- Sharma D., Pramanik A., Agrawal PK. 2016.** Evaluation of bioactive secondary metabolites from endophytic fungus *Pestalotiopsis neglecta* BAB-5510 isolated from leaves of *Cupressus torulosa* D. Don. *3 Biotech*.
- Sharma S., Prasad R., Varma A., Sharma AK. 2017.** Glycoprotein associated with *Funneliformis coronatum*, *Gigaspora margarita* and *Acaulospora scrobiculata* suppress the plant pathogens in vitro. *Asian Journal of Plant Pathology*. 11 (4) : 192-202.
- Sharon E., Bar-Eyal M., Chet I., Herrera-Estrella A., Kleifeld O., Spiegel Y. 2001.** Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* by *Trichoderma harzianum*. *Phytopathology*. 91 : 687-693.
- Sherameti I., Shahollari B., Venus Y., Altschmied L., Varma A., Oelmüller R. 2005.** The endophytic fungus *Piriformospora indica* stimulates the expression of nitrate reductase and the starch degrading enzyme glucan-water dikinase in tobacco and *Arabidopsis* roots through a homeodomain transcription factor that binds to a conserved motif in their promoters. *Journal of Biology Chemistry*. 280 : 26241-26247.

- Sherrard ME., Maherali H., Latta RG. et al. 2009.** Water stress alters the genetic architecture of functional traits associated with drought adaptation in *Avena barbata*. *Evolution*. 63 : 702-715.
- Shetty SA., Hugenholtz F., Lahti L., Smidt H., de Vos WM. 2017.** Intestinal microbiome landscaping: insight in community assemblage and implications for microbial modulation strategies. *FEMS Microbiology Reviews*. 41 : 182-199.
- Shoresh M., Harman GE., Mastouri F. 2010.** Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents. *Annual Review of Phytopathology*. 48 : 1-23.
- Shukla A., Vyas D., Anuradha J. 2013.** Soil depth: an overriding factor for distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 13: 23-33.
- Shukla L., Suman A., Yadav AN., Verma P., Saxena AK. 2016.** Syntrophic microbial system for exsitu degradation of paddy straw at low temperature under controlled and natural environment. *Journal of Applied Biology and Biotechnology*. 4 : 30-37.
- Shweta S., Zuehlke S., Ramesha B., Priti V., Kumar PM., Ravikanth G., Spitteller M., Vasudeva R., Shaanker RU. 2010.** Endophytic fungal strains of *Fusarium solani*, from *Apodytes dimidiata* E. Mey. ex Arn (Icacinaceae) produce camptothecin, 10-hydroxycamptothecin and 9-methoxycamptothecin. *Phytochemistry*. 71 : 117-122.
- Sieber TN. 2002.** Fungal root endophytes *In*: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U (eds) *The hidden half*. Dekker, New York. pp : 887-917.
- Sieber TN. 2007.** Endophytic fungi in forest trees: are they mutualists? *Fung. Biol. Rev.* 21, 75–89.
- Sieber TN. & Grünig CR. 2013.** Fungal root endophytes. *In* *Plant Root-The Hidden Half*, 4<sup>th</sup> ed.; CRC Press: Boca Raton, FL, USA, pp 38-49.
- Silva GH., de Oliveira CM., Teles HL., Pauletti PM., Castro-Gamboa I., Silva DH., Bolzani VS. et al. 2010.** Sesquiterpenes from *Xylaria* sp., an endophytic fungus associated with *Piper aduncum* (Piperaceae). *Phytochemistry Letters*. 3 : 164-167.
- Silva IRd., Mello CMA., Ferreira Neto RA., Silva DKA., Melo ALd., Oehl F., Maia LC. 2014.** Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi along an environmental gradient in the Brazilian semiarid. *Applied Soil Ecology*. 84: 166-175.
- Sinclair JB & Cerkauskas RF. 1996.** Latent infection vs. endophytic colonization by fungi. *In* *Endophytic Fungi in Grasses and Woody Plants: Systematics, Ecology and Evolution*; APS Press: St Paul, MN, USA. pp : 3-29.
- Singaravelan N., Grishkan I., Beharav A., Wakamatsu K., Shosuke I. 2008.** Adaptive melanin response of the soil fungus *Aspergillus niger* to UV radiation stress at Bevolution canyon, Mount Carmel Israel. *PLOS One*. 3 (8) : e2993.
- Singh S., Pandey A., Chaurasia B., Palni LMS. 2008.** Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with the rhizosphere of tea growing in ‘natural’ and ‘cultivated’ ecosites. *Biology and Fertility of Soils*. 44: 491-500.
- Sitouh M. 1988.** Principales plantes sahariennes. *Ann. Institut National d’Agronomie*. El Harrach. 12 (1) : 728-782.
- Six J., Feller C., Denef K., Ogle SM., Sa JC., Albrecht A. 2002.** Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils-Effects of no-tillage. *Agronomie*. 22 : 755- 775.

- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K. 2004.** A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research*. 79(1) : 7-31.
- Smail-Saadoun N. 2005.** Types stomatiques du genre *Pistacia atlantica* Desf subsp *atlantica* et *Pistacia lentiscus* L., Options Méditerranéennes, Série A : Séminaires Méditerranéens (CIHEAM). 63 : 369-371.
- Small CC. & Degenhardt D. 2018.** Plant growth regulators for enhancing revegetation success in reclamation: a review. *Ecology Engineering*. 118 : 43-51.
- Smith GS. 1987.** Interactions of nematodes with mycorrhizal fungi. In *Vistas on Nematology*; Society of Nematology: Hyattsville, MD, USA. pp. 292-300.
- Smith SE. & Read DJ. 1997.** Mycorrhizal symbiosis. Academic Press. London.
- Smith TF. 1980.** The effect of season and crop rotation on the abundance of spores of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizal endophytes. *Plant and Soil*. 57: 475-479.
- Smith SE. & Read DJ. 2008.** Mycorrhizal Symbiosis, 3rd eds, Academic Press, London. 800p.
- Smith SE., Jakobsen I., Gnilund M. Smith FA. 2011.** Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology*. 156 : 1050-1057.
- Smith SE. & Smith FA. 2012.** Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia*. 104 : 1-13.
- Soltani J. 2017.** Endophytism in Cupressoideae (Coniferae): a model in endophyte biology and biotechnology. In: Maheshwari D (ed) *Endophytes: biology and biotechnology*. Sustainable development and biodiversity, Springer, Cham. 15 : 127-143.
- Somon E. 1987.** Arbres et arbrisseaux en Algérie. Edition O.P.U. 586p.
- Song J., Chen L., Chen F., Ye J. 2019.** Edaphic and host plant factors are linked to the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities in the root zone of endangered *Ulmus chenmoui* Cheng in China. *Ecology and Evolution*. 9 (15): 8900-8910.
- Sorenson T. 1948.** A method of establishing groups of equal amplitudes in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter*. 5: 1-34.
- Soteras F., Grilli G., Cofré MN., Marro N., Becerra A. 2015.** Arbuscular mycorrhizal fungal composition in high montane forests with different disturbance histories in Central Argentina. *Applied Soil Ecology*. 85: 30-37.
- Sousa CS., Cezar Menezes RS., de Sa Barreto Sampaio EV., Lima FS., Costa Maia M., Oehl F. 2014.** Arbuscular mycorrhizal fungi in successional stages of Caatinga in the semi-arid region of Brazil, *Ciência Florestal*, Santa Maria. 24: 137-148.
- Souza FA., Stürmer SL., Carrenho R., Trufem SFB. 2010.** Classificação e taxonomia de fungos micorrízicos arbusculares e sua diversidade e ocorrência no Brasil, In: *Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil* (eds. Siqueira J.O., Souza F.A., Cardoso E.J.B.N., Tsai S.M.), Lavras, UFLA: 15-73.
- Spaepen S., Vanderleyden J., Remans R. 2007.** Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiology Reviews*. 31 : 425-448.

- Spiering MJ., Moon CD., Wilkinson HH., Schardl CL. 2005.** Gene clusters for insecticidal loline alkaloids in the grass-endophytic fungus *Neotyphodium uncinatum*. *Genetics*. 169 : 1403-1414.
- Spiteller P. 2015.** Chemical ecology of fungi. *Natural Product Report*. 32 : 971-993.
- Sridhar K. 2012.** Aspect and prospect of endophytic fungi. In: Sati, S.C., Belwal, M. (Eds.). *Microbes: Diversity and Biotechnology*. Daya Publishing House, New Delhi, pp. 43-62.
- Srinivas J., Purushotham AV., Murali Krishna KVSG. 2013.** The effects of heavy metals on seed germination and plant growth on *Coccinia*, *Mentha* and *Trigonella* plant seeds in Timmapuram. *International Research Journal of Environment Sciences*. 2 (6) : 20-24.
- Srivastava PK., Vaish A., Dwivedi S., Chakrabarty D., Singh N., Tripathi RD. 2011.** Biological removal of arsenic pollution by soil fungi. *Sci Total Environ* 409 (12) : 2430-2442.
- Stahl PD. Christensen M. 1982.** Mycorrhizal fungi associated with *Agropyron* and *Bouteloua* in Wyoming sagebrush-grasslands. *Mycologia*. 74 (6): 877-885.
- Stone JK., Bacon CW., White JF. 2000.** An overview of endophytic microbes: endophytism defined. *Microbial Endophytes*. 3-29
- Stone JK., Polishook JD., White JF Jr. 2004.** Endophytic fungi. In: Mueller GM, Bills GF, Foster MS (eds) *Biodiversity of fungi. Inventory and monitoring methods*. Elsevier Academic Press, USA. pp : 241-270.
- Stracke S., Kistner C., Yoshida S., Mulder L., Sato S., Kaneko T., Tabata S., Sandal N., Stougaard J., Szczyglowski K., Parniske M. 2002.** A plant receptor-like kinase required for both bacterial and fungal symbiosis. *Nature*. 417 : 959-962.
- Straker CJ., Hilditch AJ., Rey MEC. 2010.** Arbuscular mycorrhizal fungi associated with cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *South African Journal of Botany*. 76 (1): 102-111.
- Strobel GA. 2002.** Rainforest Endophytes and Bioactive Products. *Critical Reviews in Biotechnology*. 22 (4) : 315-333.
- Strobel G. & Daisy B. 2003.** Bioprospecting for Microbial Endophytes and Their Natural Products. *Microbiology and molecular biology reviews*. 67 (4) : 491-502.
- Strobel G. 2006.** Harnessing endophytes for industrial microbiology. *Current Opinion in Microbiology*. 9 : 240-244.
- Studt L., Wiemann P., Kleigrewe K., Humpf HU., Tudzynski B. 2012.** Biosynthesis of fusarubins accounts for pigmentation of *Fusarium fujikuroi* perithecia. *Applied and Environmental Microbiology*. 78 : 4468-4480.
- Stürmer SL., Kemmelmeier K., Moreira B.C., Kasuya MCM., Pereira GMD., Da Silva K. 2018b.** Arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) communities in tropical savannas of Roraima, Brazil. *Mycological Progress*. 17 : 1149-1159.
- Stutz JC., Copeman R., Martin CA., Morton JB. 2000.** Patterns of species composition and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in arid regions of southwestern North America and Namibia, African. *Canadian Journal of Botany*. 78: 237-245.
- Su YY., Guo LD., Hyde KD. 2010.** Response of endophytic fungi of *Stipa grandis* to experimental plant function group removal in Inner Mongolia steppe, China. *Fungal Divers*. 43 : 93-101.

- Sugiyama A., Ueda Y., Zushi T., Takase H., Yazaki K., 2014. Changes in the bacterial community of soybean rhizospheres during growth in the field, PLOS One.9 : e100709.
- Suman A., Verma P., Yadav AN., Saxena AK. 2015. Bioprospecting for extracellular hydrolytic enzymes from culturable thermotolerant bacteria isolated from Manikaran thermal springs. Research Journal of Biotechnology. 10 : 33-42.
- Suman A., Yadav AN., Verma P. 2016. Endophytic microbes in crops: diversity and beneficial impact for sustainable agriculture. In: Singh D, Abhilash P, Prabha R (eds) Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity, research perspectives. Springer, New Delhi. pp, 117-143.
- Summerell BA., Leslie JF., Blackhouse D., Bryden WL., Burgess LW. 2001. *Fusarium*. Paul, E., Nelson Memorial Symposium APS Press, St. Paul, MN.
- Sun CA., Johnson J., Cai DG., Sherameti I., Oelmuller R., Lou BG. et al. 2010. *Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein. Journal of Plant Physiology. 167 : 1009-1017.
- Sun X., Guo LD., Hyde KD. 2011. Community composition of endophytic fungi in *Acer truncatum* and their role in decomposition. Fungal Divers. 47 : 85-95.
- Sun X. & Guo LD. 2012. Endophytic fungal diversity: review of traditional and molecular techniques. Mycology. 3 : 65-76.
- Sun Y., Wang Q., Lu X.D., Okane I., Kakishima M. 2012. Endophytic fungi associated with plants collected from desert areas in China. Mycological Progress. 11: 781-790.
- Sun X., Su Y., Zhang Y., Wu MY., Zhang Z., Pei KQ., Sun LF., Wan SQ., Liang Y. 2013. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungal spore communities and its relations to plants under increased temperature and precipitation in a natural grassland. Chinese Science Bulletin. 58: 4109-4119.
- Sun JF., Lin X., Zhou XF., Wan J., Zhang T., Yang B., Yang XW., Tu Z., Liu Y. 2014. Pestalols A–E, new alkenyl phenol and benzaldehyde derivatives from endophytic fungus *Pestalotiopsis* sp. AcBC2 isolated from the Chinese mangrove plant *Aegiceras corniculatum*. Journal Antibiotics. 67 : 451-457.
- Sung GH., Hywel-Jones NL., Sung JM., Luangsa-ard JJ., Shrestha B., Spatafora JW. 2007. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the Clavicipitaceous fungi. Study in Mycology. 57 : 5-59.
- Suryanarayanan TS., Ravishankar JP., Venkatesan G., Murali TS. 2004. Characterization of the melanin pigment of a cosmopolitan fungal endophyte. Mycological Research. 108 : 974-978.
- Suryanarayanan TS., Wittlinger SK., Faeth SH. 2005. Endophytic fungi associated with cacti in Arizona. Mycological Research. 109 (5) : 635-639.
- Swarthout D., Harper E., Judd S., Gonthier D., Shyne R., Stowe T., Bultman T. et al. 2009. Measures of leaf-level water-use efficiency in drought stressed endophyte infected and non-infected tall fescue grasses. Environmental and Experimental Botany. 66 (1) : 88-93.
- Sýkorová Z., Ineichen K., Wiemken A., Redecker D. 2007. The cultivation bias: different communities of arbuscular mycorrhizal fungi detected in roots from the field, from bait plants transplanted to the field, and from a greenhouse trap experiment. Mycorrhiza. 18: 1-14.

**Symanczik S., AL-Yahya'ei MN., Kozłowska A., Ryszka P., Błaszowski J. 2018.** A new genus, *Desertispora*, and a new species, *Diversispora sabulosa*, in the family Diversisporaceae (order Diversisporales, subphylum Glomeromycotina). *Mycological Progress*. 17(4) : 437-449.

**Symanczik S., Lehmann MF., Wiemken A., Boller T., Courty PE. 2018.** Effects of two contrasted arbuscular mycorrhizal fungal isolates on nutrient uptake by *Sorghum bicolor* under drought. *Mycorrhiza*. 28 : 779-785.

### T

**Tabuc C. 2007.** Flore fongique de différents substrats et conditions optimales de productions de mycotoxines. Thèse de Doctorat. Instituts national polytechnique de Toulouse (France). 190p.

**Tadych M., Bergen M., Dugan FM., White JF. 2007.** Evaluation of the potential role of water in spread of conidia of the *Neotyphodium* endophyte of *Poa ampla*. *Mycological Research*. 111 (4) : 466-72.

**Tahat MM., Sijam K., Othman R. 2010.** Mycorrhizal fungi as a biological control agent. *Plant Pathology Journal*. 9 : 198-207.

**Tan RX. & Zou WX. 2001.** Endophytes: a rich source of functional metabolites. *Natural Product Reports*. 18 : 448-459.

**Tang D., Wang G., Zhou JM. 2017.** Receptor kinases in plant-pathogen interactions: more than pattern recognition. *The Plant Cell*. 29 : 618.

**Tao L., Zhiwei Z., 2005.** Arbuscular mycorrhizas in hot and arid ecosystem in southwest China. *Applied Soil Ecology*. 29 (2) : 135-141.

**Tardif S., Yergeau É., Tremblay J., Legendre P., Whyte LG., Greer CW. 2016.** The willow microbiome is influenced by soil petroleum-hydrocarbon concentration with plant compartment Journal Pre-proof-specific effects, *Frontiers in microbiology*. 7 : 1363.

**Taylor JW., Turner E., Townsend JP., Dettman JR., Jacobson D. 2006.** Eukaryotic microbes, species recognition and the geographic limits of species: examples from the kingdom Fungi, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 361 : 1947-63.

**Tchabi A., Coyne D., Hountondji F., Lawouin L., Wiemken A., Oehl F. 2008.** Arbuscular mycorrhizal fungal communities in sub-Saharan savannas of Benin, West Africa, as affected by agricultural land use intensity and ecological zone. *Mycorrhiza*. 18: 181-195.

**Tedersoo L., Sánchez-Ramírez S., Koljalg U., Bahram M., Döring M., Schigel D., Abarenkov K. 2018.** High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Diversity*. 90 (1) : 135-159.

**Teixeira MF., Martins MS., Da Silva JC., Kirsch LS., Fernandes OC., Carneiro AL. et al. 2012.** Amazonian biodiversity: pigments from *Aspergillus* and *Penicillium* characterizations, antibacterial activities and their toxicities. *Current Trends in Biotechnology and Pharmacy*. 6 : 300-311.

**Terhonen E., Blumenstein K., Kovalchuk A., Asiegbu FO. 2019.** Forest Tree Microbiomes and Associated Fungal Endophytes: Functional Roles and Impact on Forest Health. *Forests*. 10 : 42.

**Thirunavukkarasu N., Jahnes B., Broadstock A., Govinda Rajulu MB., Murali TS., Gopalan V., Suryanarayanan TS. 2015.** Screening marine-derived endophytic fungi for xylan-degrading enzymes. *Current Science*. 109 (1) : 112.

- Thorne RF., Reveal JL. 2007.** An Updated Classification of the Class Magnoliopsida ("Angiospermae") The Botanical Review. 73 (2) : 67-182.
- Tian H., Drijber RA., Niu XS., Zhang JL., Li XL. 2011.** Spatio-temporal dynamics of an indigenous arbuscular mycorrhizal fungal community in an intensively managed maize agroecosystem in North China. Applied Soil Ecology. 47: 141-152.
- Tian J., Fu L., Zhang Z., Dong X., Xu D., Mao Z., Liu Y., Lai D., Zhou L. 2017.** Dibenzo- $\alpha$ -pyrones from the endophytic fungus *Alternaria* sp. Samif01: isolation, structure elucidation, and their antibacterial and antioxidant activities. Natural Products Research. 31 : 387-396.
- Tikhonov VE., Lopez-Llorca LV., Salinas J., Jansson HB. 2002.** Purification and characterization of chitinases from the nematophagous fungi *Verticillium chamydosporium* and *V. suchlasporium*. Fungal Genet Biol. 35: 67-78.
- Tipton L., Müller CL., Kurtz ZD., Huang L., Kleerup E., Morris A., et al. 2018.** Fungi stabilize connectivity in the lung and skin microbial ecosystems. Microbiome. 6, 12.
- Tisdall JM. 1991.** Fungal hyphae and structural stability of soil. Australian Journal of Soil Research. 29 : 729-743.
- Tisdall JM. 1994.** Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. Plant and Soil. 159 : 115-121.
- Tisserant E., Malbreil M., Kuo A., Kohler A., Symeonidi A., Balestrini R., Charron P. et al. 2013.** Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. 110 (50) : 20117-20122.
- Tohidi M., Khayami M., Nejati V., Meftahizade H. 2011.** Evaluation of antibacterial activity and wound healing of *Pistacia atlantica* and *Pistacia khinjuk*. Journal of Medicinal Plants Research. 5(17): 4310-4314.
- Tomko J., Backor M., Stofko M. 2006.** Biosorption of heavy metals by dry fungi biomass. Acta Metall Slovaca. 12 : 447-451.
- Torrecillas E., Alguacil MDM., Roldán A., Díaz G., Montesinosnavarro A., Torres MP. 2014.** Modularity reveals the tendency of arbuscular mycorrhizal fungi to interact differently with generalist and specialist plant species in gypsum soils. Applied & Environmental Microbiology. 80: 5455-5466.
- Trejo D., Barois I., Sangabriel-Conde W. 2016.** Disturbance and land use effect on functional diversity of the arbuscular mycorrhizal fungi. Agroforestry Systems 90: 265-279.
- Trivedi P., Leach JE., Tringe SG., Sa T., Singh BK. 2020.** Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. Nature Reviews Microbiology. 18: 607-621.
- Trufem SFB. 1990.** Aspectos ecológicos de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares da mata tropical úmida da Ilha do Cardoso, SP, Brasil. Acta Botanica Brasilica. 4: 31-45.
- Tudor D., Robinson SC., Cooper PA. 2013.** The influence of pH on pigment formation by lignicolous fungi. Int. Biodet. Biodegrad. 80 : 22-28.

## U

- Unterseher M. & Schnittler M. 2010.** Species richness analysis and ITS rDNA phylogeny revealed the majority of cultivable foliar endophytes from beech (*Fagus sylvatica*). Fungal Ecology.

3 : 366-378.

**Upadhyaya H., Kumar Panda S., Bhattacharjee M.K., Dutta S. 2010.** Hrishikesh Upadhyaya. Role of arbuscular mycorrhiza in heavy metal tolerance in plants: Prospects for phytoremediation. *Journal of Phytology*. 16-27.

## V

**Vadassery J., Ritter C., Venus Y., Camehl I., Varma A., Shahollari B., Novák O., Strand M., Ludwig-Müller J., Oelmüller R. 2008.** The role of auxins and cytokinins in the mutualistic interaction between *Arabidopsis* and *Piriformospora indica*. *Molecular Plant Microbe Interactions*. 21:1371-1383.

**van der Heijden MGA., Klironomos JN., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders LR. 1998.** Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*. 396 : 72-75.

**van der Heijden MGA., Streitwolf-Engel R., Riedl R., Siegrist S., Neudecker A., Ineichen K., Boller T., Wiemken A., Sanders LR. 2006.** The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New phytologist*. 172 : 739-752.

**Van der Heijden MGA., Bardgett RD., Van Straalen NM. 2008.** The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*. 11 : 296-310.

**van der Heijden MG. & Hartmann M. 2016.** Networking in the plant microbiome. *PLOS Biology*. 14 (2) : e1002378.

**van Wees SCM., Van Der Ent S., Pieterse CMJ. 2008.** Plant immune responses triggered by beneficial microbes. *Current Opinion in Plant Biology*. 11: 443-448.

**Vandenbussche F., Fierro AC., Wiedemann G., Reski R., Van Der Straeten D. 2007.** Evolutionary conservation of plant gibberellin signalling pathway components. *BMC Plant Biol*.

**Vandenkoornhuysen P., Baldauf SL., Leyval C., Straczek J., Young JP. 2002.** Extensive fungal diversity in plant roots. *Science*. 295 : 2051.

**Vankar PS. & Bajpai D. 2008.** Phyto-remediation of Chrome-VI of tannery effluent by *Trichoderma* species. *Desalination*. 222 : 255-262.

**Vannette RL., Leopold DR., Fukami T. 2016.** Forest area and connectivity influence root-associated fungal communities in a fragmented landscape. *Ecology*. 97: 2374-2383.

**Varela-Cervero S., Lopez-Garcia A., Barea JM., Azcon-Aguilar C. 2016.** Spring to autumn changes in arbuscular mycorrhizal fungal community composition in the different propagule types associated to the mediterranean shrubland. *Plant and soil*. 408 (1-2) : 107- 120.

**Vega FE., Simpkins A., Aime MC., Posada F., Peterson SW., Rehner SA., Infante F., Castillo A., Arnold AE. 2010.** Fungal endophyte diversity in coffee plants from Colombia, Hawaii, Mexico and Puerto Rico. *Fungal Ecology*. 3 (3) : 122-138.

**Velišek J. & Cejpek K. 2011.** Pigments of higher fungi: a review. *Czech Journal of Food Sciences*. 29 (2) : 87-102.

- Vemuri R., Shankar EM., Chieppa M., Eri R., Kavanagh K. 2020.** Beyond just bacteria: functional biomes in the gut ecosystem including virome, mycobiome, archaeome and helminths. *Microorganisms* 8 : 483.
- Vepštaite-Monstavičė I., Lukša J., Stanevičiene R., Strazdaite-Žieliene Ž., Yurchenko V., Serva S., Serviene E. 2018.** Distribution of apple and blackcurrant microbiota in Lithuania and the Czech Republic. *Microbiology Research*. 206 : 1-8.
- Verbruggen E., Roling WF., Gamper HA., Kowalchuk GA., Verhoef HA., van der Heijden MG. 2010.** Positive effects of organic farming on below-ground mutualists: large-scale comparison of mycorrhizal fungal communities in agricultural soils. *New Phytologist*. 186: 968-979.
- Verdin A., Lounes-Hadj Sahraoui A., Fontaine J., Grandmougin-Ferjani A., Durand R. 2006.** Effects of anthracene on development of an arbuscular mycorrhizal fungus and contribution of the symbiotic association to pollutant dissipation. *Mycorrhiza*. 16 : 397-405.
- Verma VC., SK. Gond A., Kumar RN. Kharwar, Strobel G. 2007.** The endophytic mycoflora of bark, leaf and stem tissues of *Azadirachta indica* A. juss (Neem) from Varanasi (India). *Microbiology Ecology*. 54 (1) : 119-125.
- Verma VC., Kharmar RN., Strobel GA. 2009.** Chemical and functional diversity of natural products from plant associated endophytic fungi. *Natural Products Communications*. 4: 1511- 1532.
- Verma N., Tarafadar JC., Shrivastava KK. 2010.** Periodic changes in *Prosopis cineraria* associated AM population at different soil depth and its relationship with organic carbon and soil moisture. *African Journal of Microbiology Research*. 4: 115-121.
- Verma VC., Prakash S., Singh RG., Gange AC. 2014b.** Host-mimetic metabolomics of endophytes: looking back into the future. *In: Advances in endophytic research*. Springer, New Delhi, pp : 203-218.
- Verma P., Yadav AN., Kumar V., Singh DP. Saxena AK. 2017b.** Beneficial plant-microbes interactions: biodiversity of microbes from diverse extreme environments and its impact for crops improvement. *In: Singh DP, Singh HB, Prabha R (eds) Plant-microbe interactions in agro-ecological perspectives*. Springer Nature, Singapore.
- Vesterlund SR., Helander M., Faeth SH., Hyvönen T., Saikkonen K. 2011.** Environmental conditions and host plant origin override endophyte effects on invertebrate communities. *Fungal Diversity*. 47 : 109-118.
- Vicari M., Hatcher PE., Ayres PG. 2002.** Combined effect of foliar and mycorrhizal endophytes on an insect herbivore. *Ecology*. 83 : 2452-2464.
- Vidal S. 2015.** Entomopathogenic fungi as endophytes: plant-endophyte-herbivore interactions and prospects for use in biological control. *Current science*. 109 (1) : 46-54.
- Violle C., Reich PB., Pacala SW., Enquist BJ., Kattge J. 2014.** The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A.* 111, 13690-13696.
- Vipul K., Mohammad S., Mukshesh S., Sonika P., Anuradha S. 2014.** Role of secondary metabolites produced by commercial *Trichoderma* species and their effect against soil borne pathogens. *Biosens Journal*. 3 : 2.

- Viterbo A., Haran S., Friesem D., Ramot O., Chet I. 2001.** Antifungal activity of a novel endochitinase gene (chit36) from *Trichoderma harzianum* Rifai TM. FEMS Microbiology Letters. 200 : 169-174.
- Voegelé RT., Hahn M., Lohaus G., Link T., Heiser I., Mendgen K. 2005.** Possible roles for mannitol and mannitol dehydrogenase in the biotrophic plant pathogen *Uromyces fabae*. Plant Physiology. 137 : 190-8.
- Voets L., de la Providencia IE., Declerck S. 2006.** Glomeraceae and Gigasporaceae differ in their ability to form hyphal networks. New Phytologist. 172 : 185-188.
- Vorholt JA. 2012.** Microbial life in the phyllosphere, Nature Reviews Microbiology. 10 : 828.
- Vosátka M. & Albrechtová J. 2009.** Benefits of arbuscular mycorrhizal fungi to sustainable crop production. In: Microbial strategies for crop improvement. Springer, Berlin, Heidelberg, pp : 205-225.
- Vujanovic V. & Vujanovic J. 2007.** Mycovitality and mycoheterotrophy: where lies dormancy in terrestrial orchid and plants with minute seeds. Symbiosis. 44 : 93-99.
- Vujanovic V., Nazrul Islam M., Daida P. 2019.** Transgenerational role of seed mycobiome - an endosymbiotic fungal composition as a prerequisite to stress resilience and adaptive phenotypes in Triticum. Scientific Reports. 9 : 18483.

## W

- Wagenaar MM., Corwin J., Strobel G., Clardy J. 2000.** Three new cytochalasins produced by an endophytic fungus in the genus *Rhinocladiella*. Journal Natural Products. 63 : 1692- 1695.
- Wagner BL. & Lewis LC. 2000.** Colonization of corn, *Zea mays*, by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. Applied and Environmental Microbiology. 66 : 3468-3473.
- Waller F., Achatz B., Baltruschat H., Fodor J., Becker K., Fischer M., Heier T., et al. 2005.** The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 102: 13386-13391.
- Walling LL. 2008.** Avoiding effective defenses: strategies employed by phloem-feeding insects. Plant Physiology. 146 (3) : 859-866.
- Wang QS. 1992.** The research progress of *Artemisia ordosica* Krasch in China. Grassland of China. 2: 74-78.
- Wang J., Zhan X., Ding D., Zhou D. 2001.** Bioadsorption of lead (II) from aqueous solution by fungal biomass of *Aspergillus niger*. Journal of Biotechnology. 87 : 273-277.
- Wang JW., Wu JH., Huang WY., Tan RX. 2006.** Laccase production by *Monotospora sp.*, an endophytic fungus in *Cynodon dactylon*. Bioresource Technology. 97 : 786-789.
- Wang WL., Lu ZY., Tao HW., Zhu TJ., Fang YC., Gu QQ., et al. 2007.** Isoechinulin-type alkaloids, variecolorins A–L, from halotolerant *Aspergillus variecolor*. Journal of Natural Products. 70 : 1558-1564.
- Wang LW., Xu BG., Wang JY., Su ZZ., Lin FC., Zhang CL., Kubicek CP. 2012.** Bioactive metabolites from *Phoma* species, an endophytic fungus from the Chinese medicinal plant *Arisaema erubescens*. Applied Microbiology and Biotechnology. 93 : 1231-1239.

- Wang QX., Bao L., Yang XL., Liu DL., Guo H., Dai HQ., Song FH., Zhang LX., Guo LD., Li SJ. 2013.** Ophiobolins P–T, five new cytotoxic and antibacterial sesterterpenes from the endolichenic fungus *Ulocladium* sp. *Fitoterapia*. 90 : 220-227.
- Wang S., Pan S., Shah GM., Zhang Z., Yang L., Yang S. 2018.** Enhancement in arsenic remediation by maize (*Zea mays* L.) Using EDTA in combination with arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied Ecology and Environmental Research*. 16 : 5987-5999.
- Wang ZF., Zhang W., Xiao L., Zhou YM., Du FY. 2018.** Characterization and bioactive potentials of secondary metabolites from *Fusarium chlamydosporum*. *Natural Products Research*.
- Wang C., Chen D., Qi J. 2017.** “Biochemistry and molecular mechanisms of *Monascus* pigments,” in *Bio-pigmentation and Biotechnological Implementations*, ed O. V. Singh (Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell). 173-191.
- Wang K., He X., Xie L., Zhao L. 2018.** Arbuscular mycorrhizal fungal community structure and diversity are affected by host plant species and soil depth in the Mu Us Desert, northwest China. *Arid Land Research and Management*. 32: 198-211.
- Wang J., Wang G., Zhang B., Yuan Z., Yuan Z., Fu Y., Zhang J. 2019.** Arbuscular mycorrhizal Fungi associated with tree species in a planted Forest of eastern China. *Forests*. 10 (5): 424.
- Waqas M., Khan AL., Kamran M., Hamayun M., Kang SM., Kim YH., Lee IJ. 2012.** Endophytic fungi produce gibberellins and indole acetic acid and promotes host-plant growth during stress. *Molecules*. 17 : 10754-10773.
- Weber D., Sterner O., Anke T., Gorzalczancy S., Martino V., Acevedo C. 2004.** Phomol, a new antiinflammatory metabolite from an endophyte of the medicinal plant *Erythrina crista-galli*. *Journal Antibiotics*. 57: 559-563.
- Wehner J., Powell JR., Muller LAH., Caruso T., Eresoglou SDV., Hempel S., Rillig MC. 2014.** Determinants of root-associated fungal communities within Asteraceae in a semi arid grassland. *Journal of Ecology*. 102 : 425-436.
- Weihua Q. & Hongzhang C. 2008.** An alkali stable enzyme with laccase activity from endophytic fungus and the enzymatic modification of alkali lignin. *Bioresource Technology*. 99 : 5480-5484.
- Weinert N., Piceno Y., Ding GC., Meincke R., Heuer H., Berg G., Schloter M., Andersen G., Smalla K. 2011.** *Phylochip* hybridization uncovered an enormous bacterial diversity in the rhizosphere of different potato cultivars: Many common and few cultivar-dependent taxa. *FEMS Microbiology Ecology*. 75 : 497-506.
- Weller DM., Mavrodi DV., van Pelt JA., Pieterse CM., van Loon LC., Bakker PA. 2012.** Induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* against *Pseudomonas syringae* pv. tomato b2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology*. 102 : 403-412.
- Weng W., Yan J., Zhou M., Yao X., Gao A., Ma C., Cheng J., Ruan J. 2022.** Roles of Arbuscular mycorrhizal Fungi as a Biocontrol Agent in the Control of Plant Diseases. *Microorganisms*. 10 : 1266.
- Whipps JM. 2004.** Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian Journal of Botany*. 82 : 1198-1227.
- Wiemann P., Willmann A., Straeten M., Kleigrewe K., Beyer M., Humpf HU. et al. 2009.** Biosynthesis of the red pigment bikaverin in *Fusarium fujikuroi*: genes, their function and

regulation. *Molecular Microbiology*. 72 : 931-946.

**Will C., Thürmer A., Wollherr A., Nacke H., Herold N., Schrupp M. et al. 2010.** Horizon-specific bacterial community composition of German grassland soils, as revealed by pyrosequencing-based analysis of 16S rRNA genes. *Applied and Environmental Microbiology*. 76 : 6751-6759.

**Wilson D. 1995.** Endophytes-the evolution of the term, a clarification of its use and definition. *Oikos*. 73 : 274-276.

**Wong KM. & Hyde D. 2001.** Diversity of fungi on six species of Gramineae and one species of Cyperaceae in Hong Kong. *Mycology Research*. 105: 1485-1491.

**Woo PC., Lam CW., Tam EW., Lee KC., Yung KK., Leung CK., et al. 2014.** The biosynthetic pathway for a thousand-year-old natural food colorant and citrinin in *Penicillium marneffeii*. *Scientific Reports*. 4: 6728.

**Wright SF., Upadhyaya A. 1998.** A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*. 198 : 97- 107.

**Wu J., Jiao YZ., Yu Q. 2005.** Degradation of lignin in pulp mill wastewaters by white-rot fungi on biofilm. *Bioresource Technology*. 96 (12) : 1357-1363.

**Wu SH., Chen YW., Shao SC., Wang LD., Yu Y., Li ZY., Yang LY., Li SL., Huang R. 2009.** Two new solanapyrone analogues from the endophytic fungus *Nigrospora sp.* YB-141 of *Azadirachta indica*. *Chemistry & Biodiversity*. 6 : 79-85.

**Wu L., Han T., Li W., Jia M., Xue L., Rahman K., et al. 2013.** Geographic and tissue influences on endophytic fungal communities of *Taxus chinensis* var. *mairei* in China. *Current Microbiology*. 66 : 40-48.

**Wu QS., Cao MQ., Zou YN., He XH. 2014.** Direct and indirect effects of glomalin, mycorrhizal hyphae, and roots on aggregate stability in rhizosphere of trifoliolate orange. *Scientific Reports*. 4 : 5823.

**Wu S., Zhang X., Chen B., Wu Z., Li T., Hu Y., Sun Y., Wang Y. 2016.** Chromium immobilization by extraradical mycelium of arbuscular mycorrhiza contributes to plant chromium tolerance. *Environmental and Experimental Botany*. 122 : 10-18.

**Wu QS., Zou YN. 2017.** Arbuscular mycorrhizal fungi and tolerance of drought stress in plants. *In* *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants*; Wu, Q.S., Ed.; Springer: Singapore. pp. 25-41.

**Wu JT., Wang L., Zhao L., Huang XC., Ma F. 2020.** Arbuscular mycorrhizal fungi effect growth and photosynthesis of *Phragmites australis* (Cav.) Trin Ex. Steudel under copper stress. *Plant Biology*. 22 (1) : 62-69.

## X

**Xia G., Li J., Li H., Long Y., Lin SE., Lu Y., et al. 2014.** Alterporriol-type dimers from the mangrove endophytic fungus, *Alternaria sp.* (SK11), and their MptpB inhibitions. *Marine Drugs* 12 : 2953-2969.

**Xiao X., Chen WM., Zong L., Yang J., Jiao S., Lin YB., et al. 2017 :** Two cultivated legume plants reveal the enrichment process of the microbiome in the rhizocompartments. *Molecular Ecology*. 26 : 1641-51.

**Xu YM., Espinosa-Artiles P., Liu MX., Arnold AE., Gunatilaka AL. 2013.** Secoemestrin D, a Cytotoxic Epitetrahydrodioxopiperazine, and Emericellenes A-E, Five Sesterterpenoids from *Emericella* sp. AST0036, a Fungal Endophyte of *Astragalus lentiginosus* 1. *Journal of Natural Products*. 76 : 2330-2336.

**Xu G., Yang S., Meng L., Wang BG. 2018a.** The plant hormone abscisic acid regulates the growth and metabolism of endophytic fungus *Aspergillus nidulans*. *Scientific Reports* 8 : 6504.

## Y

**Yaaqobi A., El Hafid L. Haloui B. 2009.** Etude biologique de *Pistacia atlantica* Desf. de la région orientale du Maroc. *Biomatec Echo*. 3(6) : 39-49.

**Yadav V., Kumar M., Deep DK., Kumar H., Sharma R. et al. 2010.** A phosphate transporter from the root endophytic fungus *Piriformospora indica* plays a role in phosphate transport to the host plant. *Journal of Biological Chemistry*. 285: 26532-26544.

**Yadav AN., Sachan SG., Verma P., Kaushik R., Saxena AK. 2016.** Cold active hydrolytic enzymes production by psychrotrophic Bacilli isolated from three sub-glacial lakes of NW Indian Himalayas. *Journal of Basic Microbiology*. 56: 294-307.

**Yadav AN., Kumar V., Prasad R., Saxena AK., Dhaliwal HS. 2018a.** Microbiome in crops: diversity, distribution and potential role in crops improvements. *In: Prasad R, Gill SS, Tuteja N (eds) Crop improvement through microbial biotechnology*. Elsevier, San Diego.

**Yadav AN. 2019.** Endophytic Fungi for Plant Growth Promotion and Adaptation under Abiotic Stress Conditions. *Acta Scientific Agriculture*. 3 (1): 91-93.

**Yates IE., Bacon CW., Hinton DM. 1997.** Effects of endophytic infection by *Fusarium moniliforme* on corn growth and cellular morphology. *Plant Diseases*. 81: 723-728.

**Yin H. & Sun YH. 2011.** Vincamine-producing endophytic fungus isolated from *Vinca minor*. *Phytomedicine*. 18: 802-805.

**Yokoi S., Quintero FJ., Cubero B., Ruiz MT., Bressan RA., Hasegawa PM., Pardo JM. 2002.** Differential expression and function of *Arabidopsis thaliana* NHX Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporters in the salt stress response. *The Plant Journal*. 30 (5): 529-539.

**Yousfi M., Nadjemi B., Belal R., Bombard I., Gaydou EM. 2005.** Triacylglycerol Composition of Oil from *Pistacia atlantica* Fruit Growing in Algeria. *JAOCs*. 82 (2): 93-96.

**Yuan Z., Druzhinina IS., Labbé J., Redman R., Qin Y., Rodriguez R. et al. 2016.** Specialized microbiome of a halophyte and its role in helping non-host plants to withstand salinity. *Scientific Reports*. 6: 32467.

**Yuan J., Zhang W., Sun K., Tang MJ., Chen PX., Li X., Dai CC. 2019.** Comparative transcriptomics and proteomics of *Atractylodes lancea* in response to endophytic fungus *Gilmaniella* sp. AL12 reveals regulation in plant metabolism. *Frontiers in Microbiology*. 10 : 1208.

**Yue XL., Ha S., Zhuang MY. 2005.** Studies on sandy grassland nebkhas: A review. *Journal of Desert Research*. 25: 738-743.

## Z

**Zabala AO., Xu W., Chooi YH., Tang Y. 2012.** Discovery and characterization of a silent gene cluster that produces azaphilones from *Aspergillus niger* ATCC 1015 reveal a hydroxylation-

mediated pyran-ring formation. *Chemistry Biology*. 19: 1049-1059.

**Zafar S., Aqil F., Ahmad I. 2007.** Metal tolerance and biosorption potential of filamentous fungi isolated from metal contaminated agricultural soil. *Bioresource Technology*. 98: 2557- 2561.

**Zakaria L., Yaakop AS., Salleh B., Zakaria M. 2010.** Endophytic Fungi from Paddy. *Tropical Life Sciences Research*. 21(1): 101-107.

**Zakaria L., Harn Ning C. 2013.** Endophytic *Fusarium* spp. from Roots of Lawn Grass (*Axonopus compressus*). *Tropical Life Sciences Research*. Penerbit Universiti Sains Malaysia. 24 (2) : 85-90.

**Zaller JG., Frank T., Drapela T. 2011.** Soil sand content can alter effects of different taxa of mycorrhizal fungi on plant biomass production of grassland species. *European Journal of Soil Biology*. 47: 175-181.

**Zareb A. 2014.** Contribution à l'étude des mycoendophytes foliaires du pistachier de l'Atlas (*Pistacia atlantica* Desf.) de dayate Aiat (Timzerth, Laghouat, Algérie). Mémoire de Magister en Sciences Agronomiques. Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques. UMMTO. Algérie. 146 p.

**Zareb A., Lehadi L., Rezki-Sekhi L., Boubrima A., Smail-Saadoun N. 2018.** Contribution à la recherche de mycoendophytes foliaires chez *Pistacia atlantica* Desf. de dayate Sâadi (Hassi Delâa, Laghouat, Algérie). *Revue Agrobiologia*. 8 (2) : 1021-1026.

**Zareb A., Smail-Saadoun N. 2020.** Variations interannuelles de la diversité en mycoendophytes foliaires de *Pistacia atlantica* de dayate Aiat (Laghouat, Algérie). *Journal of Fundamental and Application Sciences*. 12: 563-582.

**Zareb A., Smail-Saadoun N. 2021.** Variations saisonnières de la diversité en mycoendophytes foliaires chez *Pistacia atlantica* de la daya de Aiat (Laghouat, Algérie). *Ecologia mediterranea*. 47 (1): 69-78.

**Zhang Y., Gui LD., Liu RJ. 2004.** Survey of arbuscular mycorrhizal fungi in deforested and natural forest land in the subtropical region of Duijiangyan, Southwest China. *Plant and Soil*. 261: 257-263.

**Zhang HW., Song Y.C., Tan RX. 2006.** Biology and chemistry of endophytes. *Natural Products Reports*. 23: 753-771.

**Zhang SS-QOM. & Qi-Yong Z-DT. 2007.** Isolation and characterization of endophytic microorganisms in glycyrrhiza inflata Bat. from Xinjiang. *Microbiology*. 5:14.

**Zhang W., Krohn K., Draeger S. Schulz B. 2008.** Bioactive isocoumarins isolated from the endophytic fungus *Microdochium bolleyi*. *Journal of Natural Products*. 71: 1078-108.

**Zhang HW., Huang WY., Chen JR., Yan WZ., Xie DQ. Tan RX. 2008.** Cephalosol: an antimicrobial metabolite with an unprecedented skeleton from endophytic *Cephalosporium acremonium* IFB-E007. *Chemistry European Journal*. 14: 10670-10674.

**Zhang F., Liu S., Lu X., Guo L., Zhang H., Che Y. 2009.** Allenyl and alkynyl phenyl ethers from the endolichenic fungus *Neurospora terricola*. *Journal of Natural Products*. 72: 1782- 1785.

**Zhang C., Zhang Y., Ding Z., Bai Y. 2019.** Contribution of microbial inter kingdom balance to plant health. *Molecular Plant*. 12: 148-149.

**Zhang F., Liu M., Li Y., Che Y., Xiao Y. 2019.** Effects of arbuscular mycorrhizal fungi, biochar and cadmium on the yield and element uptake of *Medicago sativa*. *The Science of Total*

Environment. 655: 1150-1158.

**Zhao H., Li X., Zhang Z., Zhao Y., Yang J., Zhu Y. 2017.** Species diversity and drivers of arbuscular mycorrhizal fungal communities in a semi-arid mountain in China. Peer Journal. Life & Environnement. 5: e4155.

**Zheng CJ., Li L., Zou JP., Han T., Qin LP. 2012.** Identification of a quinazoline alkaloid produced by *Penicillium vinaceum*, an endophytic fungus from *Crocus sativus*. Pharmaceutical Biology. 50 : 129-133.

**Zheng CJ., Xu LL., Li YY., Han T., Zhang QY., Ming QL., Rahman K., Qin LP. 2013.** Cytotoxic metabolites from the cultures of endophytic fungi from *Panax ginseng*. Applied Microbiology and Biotechnology. 97: 7617-7625.

**Zhou L., Zhao J., Xu L., Huang Y., Ma Z., Wang J. Jiang W. 2009.** Antimicrobial compounds produced by plant endophytic fungi. In: P. De Costa, and P. Bezerra (eds.), Fungicides: Chemistry, Environmental Impact and Health Effects, Nova Science Publishers, New York. pp. 91-119.

**Zhou XM., Zheng CJ., Song XP., Han CR., Chen WH., Chen GY. 2014.** Antibacterial  $\alpha$ -pyrone derivatives from a mangrove-derived fungus *Stemphylium* sp. 33231 from the South China Sea. Journal Antibiotics. 67 : 401-403.

**Zhou P., Wu Z., Tan D., Yang J., Zhou Q., Zeng F., Zhang M., Bie Q., Chen C., Xue Y. 2017.** Atrichodermones A–C, three new secondary metabolites from the solid culture of an endophytic fungal strain, *Trichoderma atroviride*. Fitoterapia. 123: 18-22.

**Zohary M. 1952.** A monographic study of the genus *Pistacia*. Palestine J. Bot. Jerusalem series 5(4): 187-228.

**Zohary M. 1987.** *Pistacia* L. In Zohary M., editor Palestina, Part 2: Platanaceae to Umbellifera, 2<sup>nd</sup> ed. Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem : 296-300.

**Zohary D. 1996.** The genus *Pistacia* L. in Padulos S., Caruso T and Barone E. (Eds). Taxonomy, Distribution, Conservation and uses of *Pistacia* gentic resources. I.P.G.R.I. Palermo, Italy. 1-11.

## ملخص:

البطم الأطلسي من الأنواع المستوطنة في شمال إفريقيا وهي تمثل حالة رمزية للتراث الجيني الجزائري. تم استغلال هذه الشجرة منذ فترة طويلة للبحث العلمي الأساسي وتطوير المنتجات المختلفة. تتكيف شجرة البطم الأطلسي مع المناطق الجافة وشبه الجافة حيث تلعب دورا مهما للغاية في مكافحة التصحر والتعرية. على الرغم من الظروف المناخية القاسية والضغط فقد تمكنت من التطور والبقاء. كان الهدف من هذه الدراسة من ناحية استكشاف التنوع الفطري لمجتمعات *Glomeromycota* و *Mycoendophytes* الجذرية المرتبطة بشجرة البطم. من ناحية أخرى لتقييم التباين المكاني والزمني لهذه المجتمعات بين منطقتين بولاية الأغواط (الجزائر) (ضاية القوفة وضاية حاسي دلاعة). تم عزل وتحديد مجموعة من 50 نوعا من الفطريات الجذرية و 214 نوعا من *Glomeromycota*. كشف التحديد المجهرى عن هيمنة جنس *Fusarium* و *Rhizoctonia* وعلى الفطريات *Acaulospora* و *Glomus* في *Glomeromycota*. تم وصف الارتباطات الإيجابية وبعض الارتباطات السلبية بين اجناس الفطريات *Mycoendophytes* والارتباطات الإيجابية فقط بين اجناس *Glomeromycota*. كشفت مؤشرات التنوع عن ثراء ملحوظ للميكروبيوم الفطري. لوحظ التباين بين الافراد وبين المجموعتين المعاينة للتنوع الفطري مع زيادة توزيع الفطريات في الأشجار الشابة وتناقص الأشجار المعمرة وفقا لتدرج عمق التربة. على ما يبدو فان الظروف المناخية المتضخمة تساهم بشكل فعال في بنية وتوزيع الميكروبيوم الفطري في جذور شجرة الفستق والانسجة الداخلية للجذور. يمكن تطبيق هذه النتائج بشكل أكبر لحماية وإدارة هذه الأنواع المهددة بالانقراض.

**الكلمات المفتاحية:** البطم الأطلسي، التنوع الفطري، الميكروبيوم الفطري، *Glomeromycota*, *Mycoendophytes*, édapho-climatique، الأغواط (الجزائر).

**Resumen:** El pistacho Atlas es una especie endémica del norte de África, representa un caso emblemático del patrimonio genético argelino. Durante mucho tiempo se ha explotado con fines de investigación científica básica y el desarrollo de diversos productos. El pistacho está adaptado a regiones áridas y semiáridas donde juega un papel muy importante en la lucha contra la desertificación y la erosión. A pesar de las duras condiciones climáticas y la presión antrópica, ha logrado desarrollarse y sobrevivir. El objetivo de este estudio fue, por un lado, explorar la micodiversidad de las comunidades de *Glomeromycota* y los micoendofitos de raíz asociados al pistacho y, por otro lado, evaluar la variación espacio-temporal de estas comunidades entre dos poblaciones de *Pistacia atlántica* Desf. de la wilaya de Laghouat (Argelia) (Dayate El Gouffa y dayate Hassi Delâa). Se han aislado e identificado un total de 50 especies de micoendofitos y 214 especies de *Glomeromycota*. La identificación microscópica reveló una dominancia de los géneros *Fusarium* y *Rhizoctonia* para los micoendofitos y *Acaulospora* y *Glomus* para los *Glomeromycota*. Se describen correlaciones positivas y algunas negativas entre los géneros de micoendofitos inventariados y solo correlaciones positivas entre los géneros de *Glomeromycota*. Los índices de diversidad revelaron una notable riqueza del microbioma fúngico. Se observó variabilidad intrapoblacional e interpoblacional en la micodiversidad, con una distribución creciente de esporas en los árboles jóvenes y una disminución en los árboles más viejos con el gradiente de profundidad del suelo. Aparentemente las condiciones edafo-climáticas contribuyen efectivamente en la estructura y distribución del microbioma fúngico en la rizosfera del pistacho y en los tejidos internos de las raíces. Estos hallazgos podrían aplicarse aún más para proteger y gestionar la salud de esta especie en peligro de extinción.

**Palabras clave:** *Pistacia atlantica*, micodiversidad, microbioma fúngico, micoendofitos, *Glomeromycota*, edafo-climático, Laghouat (Argelia).

**Résumé :** Le pistachier de l'Atlas est une espèce endémique de l'Afrique du Nord, elle représente un cas emblématique du patrimoine génétique Algérien. Il a fait l'objet depuis longtemps d'une exploitation à des fins de recherche scientifique fondamentale et de développement de produits divers. Le pistachier est adapté aux régions arides et semi-arides où il joue un rôle très important dans la lutte contre la désertification et l'érosion. Malgré les conditions climatiques rudes et la pression anthropique, il a réussi à se développer et survivre. L'objectif de cette étude était, d'une part, d'explorer, la mycodiversité des communautés de Glomeromycota et les mycoendophytes racinaires associés au pistachier et, d'autre part, d'évaluer la variation spatio-temporelle de ces communautés entre deux populations à *Pistacia atlantica* Desf. de la wilaya de Laghouat (Algérie) (Dayate El Gouffa et dayate Hassi Delâa). Au total, 50 espèces de mycoendophytes et 214 espèces Glomeromycota ont été isolés et identifiés. L'identification microscopique a révélé une dominance des genres *Fusarium* et *Rhizoctonia* pour les mycoendophytes et *Acaulospora* et *Glomus* pour les Glomeromycota. Des corrélations positives et pour d'autres négatives sont décrites entre les genres mycoendophytes inventoriés et des corrélations uniquement positives entre les genres Glomeromycota. Les indices de diversité ont révélé une richesse remarquable du microbiome fongique. Une variabilité intra-population et inter-population de la mycodiversité a été noté, avec une distribution croissante en spores chez les jeunes sujets et décroissante chez les sujets âgés selon le gradient de profondeur de sol. Apparemment les conditions édapho- climatiques contribuent efficacement dans la structure et répartition du microbiome fongique dans la rhizosphère du pistachier et dans les tissus internes des racines. Ces résultats pourraient être appliqués davantage à la protection et à la gestion de la santé de cette espèce en voie de disparition.

**Mots clés :** *Pistacia atlantica*, mycodiversité, microbiome fongique, mycoendophytes, Glomeromycota, édapho-climatiques, Laghouat (Algérie).

**Abstract :** Atlas pistachio is an endemic species of North Africa, it represents an emblematic case of the Algerian genetic heritage. It has long been exploited for the purposes of basic scientific research and the development of various products. The pistachio tree is adapted to arid and semi-arid regions where it plays a very important role in the fight against desertification and erosion. Despite the harsh climatic conditions and anthropogenic pressure, it has managed to develop and survive. The objective of this study was, on the one hand, to explore the mycodiversity of the communities of Glomeromycota and the root mycoendophytes associated with the Atlas pistachio and, on the other hand, to evaluate the spatio-temporal variation of these communities between two populations of *Pistacia atlantica* Desf. of the wilaya of Laghouat (Algeria) (Dayate El Gouffa and dayate Hassi Delâa). A total of 50 species of mycoendophytes and 214 Glomeromycota species have been isolated and identified. The microscopic identification revealed a dominance of the genera *Fusarium* and *Rhizoctonia* for the mycoendophytes and *Acaulospora* and *Glomus* for the Glomeromycota. Positive and some negative correlations are described between the inventoried mycoendophyte genera and only positive correlations between the Glomeromycota genera. Diversity index revealed a remarkable richness of the fungal microbiome. Intra-population and inter-population variability of mycodiversity was noted, with an increasing distribution of spores in young trees and decreasing in old trees according to the soil depth gradient. Apparently the edapho-climatic conditions contribute effectively in the structure and distribution of the fungal microbiome in the rhizosphere of the pistachio tree and in the internal tissues of the roots. These findings could be further applied to protecting and managing the health of this endangered species.

**Keywords:** *Pistacia atlantica*, mycodiversity, fungal microbiome, mycoendophytes, Glomeromycota, edapho-climatic, Laghouat (Algeria).