

**REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE**  
**MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE**  
**SCIENTIFIQUE**

**UNIVERSITE MOHAMED BOUDIAF - M'SILA**

**FACULTE DES SCIENCES**  
**DEPARTEMENT DES SCIENCES DE**  
**LA NATURE ET DE LA VIE**  
N° : .....



**DOMAINE : SCIENCES DE LA NATURE ET**  
**DE LA VIE**  
**FILIERE : BIOTECHNOLOGIE**  
**OPTION : BIOTECHNOLOGIE VEGETALE**

**Mémoire présenté pour l'obtention**

**Du diplôme de Master Académique**

**Par:**

**HAMRIT HADJER et DERRI HANANE**

**Intitulé**

**Champignons mycorhiziens chez les plantes : structures et rôles.**

**Soutenu devant le jury composé de :**

Mr.BENDERRADJI Laid	Pr.	Univ. M.B. de M'Sila	Président
Mr.GHADBANE Mouloud	MCA	Univ. M.B. de M'Sila	Rapporteur
Mr.BOUNAR Rabeh	MCA	Univ. M.B. de M'Sila	Examineur

**Année universitaire : 2019/2020**

## REMERCIEMENTS

Avant tout, nous remercions **ALLAH** qui nous a donné la force la foi et de nous avoir permis d'arriver à ce travail.

**Nous** souhaitons adresser, à travers ces quelques lignes, Nos grande reconnaissance envers l'Université Mohammed Boudiaf de Msila, la Faculté des Sciences, particulièrement, le Département des sciences de la nature et de la vie.

Nous vifs remerciements vont à tous nos enseignants, spécialement, aux membres du jury :

**Monsieur GHADBANE Mouloud**, Maitre de conférences à l'université de **Mohammed BOUDIAF** de M'sila Pour avoir accepté de nous encadrer et l'encourager de nous suivre ce travail. Et par son caractère de noblesse incomparable, pour sa générosité et la grande patience dont il a si faire preuve malgré ses charges académiques.

**Monsieur BENDERRADJI Laid**, Professeur à l'université Mohamed BOUDIAF de M'sila, Responsable de la formation d'un master académique « biotechnologies végétales ». Malgré vos multiples engagements, vous avez accepté d'apporter vos critiques constrictives à notre mémoire. Votre présence en tant que présidant du jury est un grande honneur pour nous.

**Monsieur BOUNAR Rabeh**, Maitre de conférences à l'université de Mohammed BOUDIAF de M'sila. Qui est accepté d'examiner ce travail avec bienveillance.

**Monsieur SEGHIRI Kamel**, Responsable de l'aboratoires de département des sciences de la nature et de la vie à l'université Mohamed Boudiaf de M'sila. Nous les remercions pour son soutien et support.

Nous tiennons à remercier tous ceux qui d'une façon d'une autre, nous a aidé pendant notre travail de mémoire, certains par leur conseils et leur connaissances scientifiques.

Nous adressons également mes remerciement au mes collègues pour tous les bons moments passés, pour leurs gentillesse, leurs disponibilités et leurs compétences, merci du fond du cœur.

Enfin, nous exprimons nos reconnaissances à tous ceux qui nous apportent aide ou soutien et que nous ne pouvons pas citer individuellement.

.....A vous tous, Merci.

## **Dédicace**

*Je dédie affectueusement ce mémoire :*

*A mes très chers parents qui m'ont soutenu tout au long de mes études par leur amour, leurs prières et leurs encouragements.*

*A mon frère Baderedine pour leur aide et support.*

*A mes très belles sœurs Ibtissam, Rihab, Hayzia et son mari Djameledine.*

*A mes nouveaux Mohamed Kameredine et AbdALLAh.*

*A mes nièces Aicha et Djouairia.*

*A toutes mes amies.*

*A tous mes professeurs du primaire à l'université.*

*Hadjer*

## **Dédicace**

*Avec l'aide de Dieu tout puissant, J'ai pu terminer ce modeste  
travail que je dédie :*

*A mes très chers parents, vos prières m'ont été d'une grande aide  
pour terminer mon étude.*

*A ma très chère mère, tu as été très patiente avec moi, tu m'as  
donné ta soutien tes aides.*

*A mes sœurs (Nour Al Houda et Zeineb).*

*A mes frères (Mohamed et Riyad).*

*A tous mes amies.*

*A tous mes professeurs, à tous ceux qui m'ont aidé de près ou de  
loin.*

*Hannane*

## Liste des figures

<b>Figure 01</b>	: Représentation schématique des principaux types mycorhiziens actuels.....	6
<b>Figure 02</b>	: Figures (a, b, c, d). Représentation schématique de la séquence des événements, de la graine au protocole et au semis pour les espèces d'orchidées.	13
<b>Figure 3</b>	: Une vue de la colonisation des racines par des champignons MA dans certaines plantes hôtes. ....	15
<b>Figure 4</b>	:(figures a', b', c'). Représentation schématique de la colonisation des racines par des champignons mycorhiziens à arbuscules.....	17
<b>Figure 5</b>	: Hyphe intercellulaire (pointes de flèche) et arbuscules (flèches) de <i>Glomus mosseae</i> dans une racine dégagée d' <i>Allium porrum</i> .....	18
<b>Figure 6</b>	: Stade précoce de la formation des arbuscules de <i>Glomus mosseae</i> dans une racine dégagée d' <i>Allium porrum</i> .....	18
<b>Figure 7</b>	: Arbuscule entièrement développé de <i>Glomus mosseae</i> dans une cellule corticale d'une racine d' <i>Allium porrum</i> .....	18
<b>Figure 8</b>	: Bobines hyphaliques des intraradices de <i>Glomus</i> dans les cellules corticales d'une racine de <i>Panax quinquefolius</i> .....	18
<b>Figure 9</b>	: Vésicules de <i>Glomus versiforme</i> dans une racine dégagée d' <i>Allium porrum</i>	19
<b>Figure 10</b>	: Nombre important de vésicules <i>Glomus versiformes</i> dans une racine d' <i>Allium</i>	19
<b>Figure 11</b>	: Un aperçu des spores des champignons AM. ....	21
<b>Figure 12</b>	: (a) Collecte de spores AM de neuf espèces de champignons AM isolées sur un terrain herbeux qui s'est développé à partir d'un site agricole abandonné. (b) Spores d' <i>Acaulospora laevis</i> . (c) Un groupe de spores de <i>Glomus mosseae</i> . (d) Un groupe de spores de <i>Gigaspora gigantea</i> .....	21
<b>Figure 13</b>	:(a) Spores fongiques «Ascospores et Urédinales», (b) Spores fongiques «Basidiospores» et autre.....	23
<b>Figure 14</b>	: Stades de colonisation des racines par un champignon mycorhizien arbusculaire (AM).....	28
<b>Figure 15</b>	: Principaux processus au cours du cycle de vie des AMF.....	30
<b>Figure 16</b>	: Schéma récapitulant les principaux processus d'échanges de nutriments dans l'ensemble des symbioses mycorhiziennes.....	32
<b>Figure 17</b>	: Distribution des glucides en symbiose ectomycorhizienne.....	35
<b>Figure 18</b>	: Représentation chimique de l'absorption de P dans une racine d'AM.....	37

## **Liste des tableaux**

<b>Tableau 1</b>	: Les caractéristiques des principaux types mycorhiziens .....	7
<b>Tableau 2</b>	: Principales structures et fonctions de l'AMF.....	24
<b>Tableau 3</b>	: Les genres AMF et leurs formes de spores .....	25
<b>Tableau 4</b>	: Amélioration de la nutrition des plantes grâce aux mycorhizes .....	33

## Liste des abréviations

<b>CMA</b>	: Champignons mycorhiziens à arbuscules
<b>CM</b>	: Champignons mycorhiziens
<b>ECM</b>	: Ectomycorrhizae ( Ectomycorhizes)
<b>MAV</b>	: Mycorhizes à arbuscule et à vésicule
<b>MA</b>	: Mycorhize à arbuscule
<b>PEL</b>	: pelotons
<b>V.A</b>	: Vésicules et Arbuscules
<b>AMF</b>	: Arbuscular Mycorrhizal Fungi (Champignon Mycorhizien à Arbuscules)
<b>MRE</b>	: Ericoïd Mycorrhizae (Mycorhizes Ericoides)
<b>OM</b>	: Orchid Mycorrhizae (Mycorhizes des Orchidées)
<b>HI</b>	: Intraradical Hyphae (Hyphe Intraradical)
<b>HE</b>	: Extraradical Hyphae (Hyphe Extraradical)
<b>AM</b>	: Arbuscular Mycorrhizae (Mycorhizes Arbusculaires)

## **Champignons mycorhiziens chez les plantes : structures et rôles.**

### **Résumé**

Ce travail vise à acquérir des connaissances sur la relation symbiotique entre les racines des plantes (hôtes) et les champignons mycorhiziens. On peut distinguer plusieurs types d'associations selon le champignon et la plante impliquée. Les hyphes, les arbuscules et les vésicules sont les principales structures des champignons mycorhiziens à arbuscules qui constituent le groupe le plus courant. La formation de cette symbiose va de la germination des spores à la fusion cellulaire du deux partenaires. La diversité biologique des spores en termes de forme, de couleur et de taille est liée à la diversité des mycorhizes. Des facteurs abiotiques et biotiques majeurs peuvent être impliqués dans le développement de ces champignons. Les bénéfices mutuels entre les deux partenaires garantissent cette coexistence.

**Mots clés:** Mycorhizes, Mycorhizes à arbuscules, Plante hôte, Symbiose, Spore.

## **Mycorrhizal fungi in plants: structures and roles.**

### **Abstract**

This work aims to gain knowledge about the symbiotic relationship between plant roots (hosts) and mycorrhizal fungi. Several types of associations can be distinguished according to the fungus and the plant involved. Hyphae, arbuscules and vesicles are the main structures of arbuscular mycorrhizal fungi which constitute the most common group. The formation of this symbiosis ranges from spore germination to cell fusion of the two partners. The biological diversity of the spores in terms of shape, color and size is related to the diversity of the mycorrhizae. Major abiotic and biotic factors may be involved in the development of these fungi. The mutual benefits between the two partners guarantee this coexistence.

**Key words:** Mycorrhizae, Arbuscular mycorrhizae, Host plant, Symbiosis, Spore.

## الفطريات الجذرية عند النباتات: البنيات والأدوار.

### ملخص

يهدف هذا العمل إلى اكتساب معارف حول العلاقة التكافلية بين جذور النباتات (المضيفة) والفطريات الجذرية. يمكننا أن نميز بين عدة أنواع من الارتباط اعتمادًا على الفطر والنبتة المشاركة. الخيوط، الشجيرات والحوصلات هي الهياكل الرئيسية للفطريات الجذرية الداخلية، وهي المجموعة الأكثر شيوعًا. حدوث هذا التعايش يبدأ من إنتاش الأبواغ إلى غاية دمج خلايا الشريكين. إن التنوع الحيوي للأبواغ من حيث الشكل، اللون والحجم مرتبط بتنوع الميكوريز. ويمكن أن تتدخل العوامل الرئيسية غير الحيوية والحيوية في تطور هذه الفطريات. المنافع المتبادلة بين الشريكين تضمن هذا التعايش.

**الكلمات المفتاحية:** الفطريات الجذرية، الفطريات الجذرية الشجيرية، النبات المضيف، التعايش، الأبواغ.

## *Sommaire*

---

**Remerciements**

**Dédicace**

**Liste des figures**

**Liste des tableaux**

**Liste des abréviations**

**Résumé**

**Introduction** ..... 1

### **Chapitre I Types de mycorhizes**

I.1 Mycorhizes ..... 3

I.1.1 Généralités sur les mycorhizes ..... 3

I.1.2 Historique ..... 3

I.2 Les principaux types de mycorhizes..... 5

I.2.1 Les ectomycorhizes ..... 5

I.2.2 Les ectendomycorhizes ..... 9

I.2.2.1 Les mycorhizes arbutoïdes et monotropoïdes..... 9

I.2.3 Les endomycorhizes ..... 10

I.2.3.1 Mycorhizes à pelotons PEL ..... 10

I.2.3.1.1 Les endomycorhizes éricoïdes ..... 11

I.2.3.1.2 Les endomycorhizes des orchidées ..... 12

I.2.3.2 Les endomycorhizes à vésicules et à arbuscules (V.A) ..... 14

I.3 Partenaires..... 25

I.3.1 Champignons..... 25

I.3.2 Plantes hôtes ..... 26

### **Chapitre II Biologie et rôle des champignons mycorhiziens**

II.1 Biologie des mycorhizes..... 28

II.2 Développement de mycorhizes..... 28

II.2.1 Cycle de développement du champignon et formation des mycorhizes..... 28

II.2.2 Réactions fongiques aux signaux d'origine végétale..... 29

II.3 Spécificité des associations mycorhiziennes..... 31

II.4 Rôle des mycorhizes ..... 31

II.4.1 Alimentation en eau..... 31

II.4.2 Nutrition minérale..... 31

II.4.2.1 Cloisonnement du carbone.....	34
II.4.2.2.Mobilisation d'azote.....	36
II.4.2.3. Transport du phosphate.....	37
II.4.3. Synthèse des protéines et protection aux pathogènes.....	37
II.4.4. Activités hormonales .....	38
II.4.5. Biostabilisation du sol.....	38
II.4.6 Protection contre le stress biotique et abiotique.....	38
II.4.7. Rôle écosystémique et écologique.....	39
<b>Conclusion</b> .....	40
<b>Références bibliographiques</b> .....	41
<b>Résumé</b>	

# *Introduction*

## Introduction

Les végétaux sont définis comme des organismes généralement chlorophylliens, fixés au sol, peu mobile et capable d'utiliser le CO<sub>2</sub> et les sels minéraux du sol pour se nourrir (**Louarn, 2013**). À une échelle microscopique, le sol constitue un environnement où interagissent directement ou indirectement de nombreux microorganismes, entre eux mais aussi avec les composantes abiotiques du sol (matière organique, matrice minérale, etc.) et avec les racines des plantes (**Duponnois et al., 2013**). Les organismes du sol qui présentent une diversité taxonomique et fonctionnelle considérable (**Bertrand et al., 2019**). Dans ce travail, nous étudions la relation entre les plantes et les champignons.

Le terme symbiose qui étymologiquement signifie "vivre avec" est utilisé dès le 19<sup>ième</sup> siècle pour définir une notion d'interaction entre au moins deux espèces différentes. Aujourd'hui, le mot symbiose est généralement utilisé pour décrire une association à bénéfice mutuel où les organismes impliqués s'entraident (**Baudin, 2014**).

Les champignons sont tributaires de la matière organique produite par d'autres êtres vivants. Ils se développent à partir de tissus morts ou aux dépens de tissus vivants (**Strullu et Gourret, 1980**). Le terme mycorhize est dérivé des mots grecs pour « champignon » et « racine ». Les champignons mycorhiziens développent un vaste réseau d'hyphes dans le sol, qui peut relier des communautés végétales entières en créant un transfert horizontal efficace de nutriments. Les champignons mycorhiziens peuvent être divisés en deux groupes principaux : les endophytes aseptés comme Glomeromycètes, ou Asco- et Basidiomycètes aseptés (**Bonfante et Genre, 2010**). La symbiose mycorhizienne est caractéristique d'environ 90 % des plantes supérieures (**Kulikov et Filippov, 2001**).

Les plantes terrestres sont capables d'établir des symbioses avec de nombreux microorganismes. Au niveau des racines, les plantes peuvent s'associer avec des champignons mycorhiziens pour donner ce qu'on appelle des mycorhizes, du grec "*mukês*", qui signifie champignon et "*rhiza*," qui veut dire racine. Ces symbioses sont très répandues dans les différents écosystèmes terrestres, aussi bien dans les zones arides que dans les zones tempérées. Trois principaux types d'associations mycorhiziennes sont répertoriés: les ectomycorhizes, les endomycorhizes et les ectendomycorhizes (**Sahraoui, 2013**).

L'association symbiotique entre des champignons du sol et les racines de la majorité des plantes terrestres entraîne un échange bidirectionnel de composés carbonés de la plante vers le symbiote fongique et de composés minéraux du champignon vers la plante (**Dalpe, 2005**). Les champignons mycorhiziens, sous terre, nourrissent la plante autant qu'elle s'en nourrit. Ils la connectent à des ensembles de filaments présents dans les sols qui constituent leur organisme, le mycélium. Les mycéliums liés à une plante peuvent très bien contacter d'autres racines, celles d'une même plante mais aussi de plusieurs individus de la même espèce ou d'espèces différentes, car la plupart de ces champignons ne sont pas spécifiques (**Paillart et Peyrière, 2019**).

Le sujet de cette mémoire abordé sur la symbiose mycorhizienne entre les racines des plantes et les champignons mycorhiziens. Les objectifs principaux de ce travail sont :

-Acquisition des connaissances scientifiques sur la symbiose mycorhizienne (la diversité des champignons mycorhiziens au plan morphologique, structural, et fonctionnel).

- Présentation d'une étude bibliographique des connaissances botaniques sur les plantes qui impliquées construit cette relation symbiotique.

Notre travail a été abordé dans un seul chapitre :

-**Un premier chapitre** : Comporter en une revue bibliographique. Cette partie présente une description détaillée des types et des partenaires de mycorhizes.

-**Un deuxième chapitre** : contient une présentation de la biologie, le développement et rôle de mycorhizes.

Nous avons terminé notre travail par une conclusion.

# *Chapitre I*

## *Types de mycorhizes*

## I.1 Mycorhizes

### I.1.1 Généralités sur les mycorhizes

De nombreuses espèces de micro-organismes vivent dans le sol aux voisinages des racines des plantes, parmi elles on trouve les champignons mycorhiziens. Un mycorhize est constitué par une racine colonisée par structures fongiques se développant dans le sol rhizosphérique (**Plenchette, 2005**).

Les mycorhizes sont des unions durables basées sur des échanges réciproques de métabolites entre les racines des végétaux et certains champignons présents dans le sol. Le nouvel organe mixte est formé de tissus de la plante hôte et du champignon mycorhizien (ou symbiote fongique) et chaque partenaire optimise son développement grâce à cette symbiose (**Châtaigner et Duponnois, 2017**). On appelle des mycorhizes, du grec "*mukes*", qui signifie champignon et "*rhiza*," qui veut dire racine (**Sahraoui, 2013**). Les associations symbiotiques entre des phanérogames et certains champignons, qui se rencontrent chez 90 % des taxons végétaux (**Mousain et al., 1997**).

Les mycorhizes sont des symbioses entre des champignons non pathogènes et les racines de la plante hôte. La symbiose mycorhizienne est omniprésente, elle est présente dans presque toutes les espèces de plantes et peut fournir un bénéfice mutuel aux participants. La classification mycorhizienne est basée sur les caractéristiques anatomiques de l'interface racine-champignon et sur la classification taxonomique du champignon et de la plante hôte (**Powell et Klironomos, 2007**).

### I.1.2 Historique

Les mycorhizes sont anciens ; les preuves fossiles du Dévonien (il y a 400 millions d'années (Mya)) indiquent que les premières plantes terrestres ont formé des associations endophytiques avec des champignons ressemblant aux champignons AM modernes qui colonisent les bryophytes modernes. Des fossiles de spores ressemblant à des champignons AM ont été trouvés dans des roches de l'Ordovicien (460 Mya), période pendant laquelle les premières plantes ont colonisé la terre. Les premières plantes terrestres ressemblaient aux bryophytes modernes, avaient un système racinaire peu développé, et auraient bénéficié beaucoup de choses à voir avec les symbioses mycorhiziennes (**Powell et Klironomos, 2007**).

Les premières observations de mycorhizes à arbuscules remontent aux dessins de **Nageli (1842)**, bien que ses dessins aient ressemblé de loin à une association. Les autres premières observations de la symbiose AM se trouvent dans **Schlicht (1889)**, **Dangeard (1896)**, **Janse (1897)**, **Trappe et Berch (1985)**, **Petri (1903)**, **Rayner (1926-1927)**, **Gallaud (1905)**, **Peyronel (1924)**, **Jones (1924)** et **Lohman (1927)**. En fait, après la reconnaissance des mycorhizes à arbuscules à la fin du XIXe siècle, **Janse (1897)** et **Gallaud (1905)** ont joué un rôle de pionniers en signalant leur présence généralisée dans diverses plantes de différents phyla et les familles. **Jones (1924)** a été le premier à décrire l'appressorium, et **Gallaud (1905)** a fourni plus tôt quelques indications utiles sur l'organisation structurelle des champignons AM et a distingué les types d'arbuscules Arum et Paris. Les contributions classiques dans l'histoire de la recherche sur les mycorhizes à arbuscules comprennent les observations de **Peyronel (1923)** selon lesquelles les hyphes de l'endophyte pouvaient être retracés aux sporocarpes des espèces fongiques et leur classification dans les Endogonaceae, suivies par les travaux convaincants de **Mosse (1953)** montrant que les fraisiers mycorhiziens étaient colonisés par une espèce d'Endogone. Il est pertinent de mentionner que **Frank (1885)** a donné le nom de "mycorhize" à l'association particulière entre les racines des arbres et les champignons ectomycorhiziens. Jusqu'à une époque très récente (fin des années 1970) (**Shah, 2014**).

La première classification des champignons endomycorhizogènes a été proposée par **Gerdemann et Trappe (1974)** basée essentiellement sur les phénotypes des spores. Cinq genres ont été distingués : *Endogone*, *Glomus*, *Sclerosystis*, *Acaulospora* et *Gigaspora*. Ensuite, une révision de la famille des *endogonacées* a été réalisée par ces mêmes auteurs qui ont caractérisé 44 espèces au sein de 7 genres. Parmi elles, beaucoup de taxons ont été redéfinis, 2 genres (*Acaulospora*, *Gigaspora*) et 12 nouvelles espèces ont été décrits. En **1979**, **Ames et Schneider** mettaient en évidence le nouveau genre *Entrophospora* dans la famille des Endogonaceae, avec *E. infrequens*, espèce qui était préalablement classée dans le genre *Glomus* sous le nom de *G. infrequens* (**Hall, 1977**). **Walker et Sanders (1986)** ont distingué deux genres, *Gigaspora* et *Scutellospora*. Enfin, en **1990**, **Morton et Benny** ont classé les champignons symbiotiques appartenant à l'ordre des Glomales dans deux sous-ordres, Glomineae et Gigasporineae. **Redecker et al. (2000)** se sont basés sur des données phénotypiques et moléculaires pour placer *Sclerocystis coremioides* dans le genre *Glomus*, éliminant ainsi le genre *Sclerocystis*. **Morton et Redecker (2001)** en croisant des données morphologiques, moléculaires et biochimiques, ont décrit deux autres familles, Archaeosporaceae et Paraglomaceae. La première famille héberge le genre *Archaeospora*, avec

trois espèces et la seconde, le genre *Paraglomus*, avec aussi deux espèces (**Duponnois et al., 2013**).

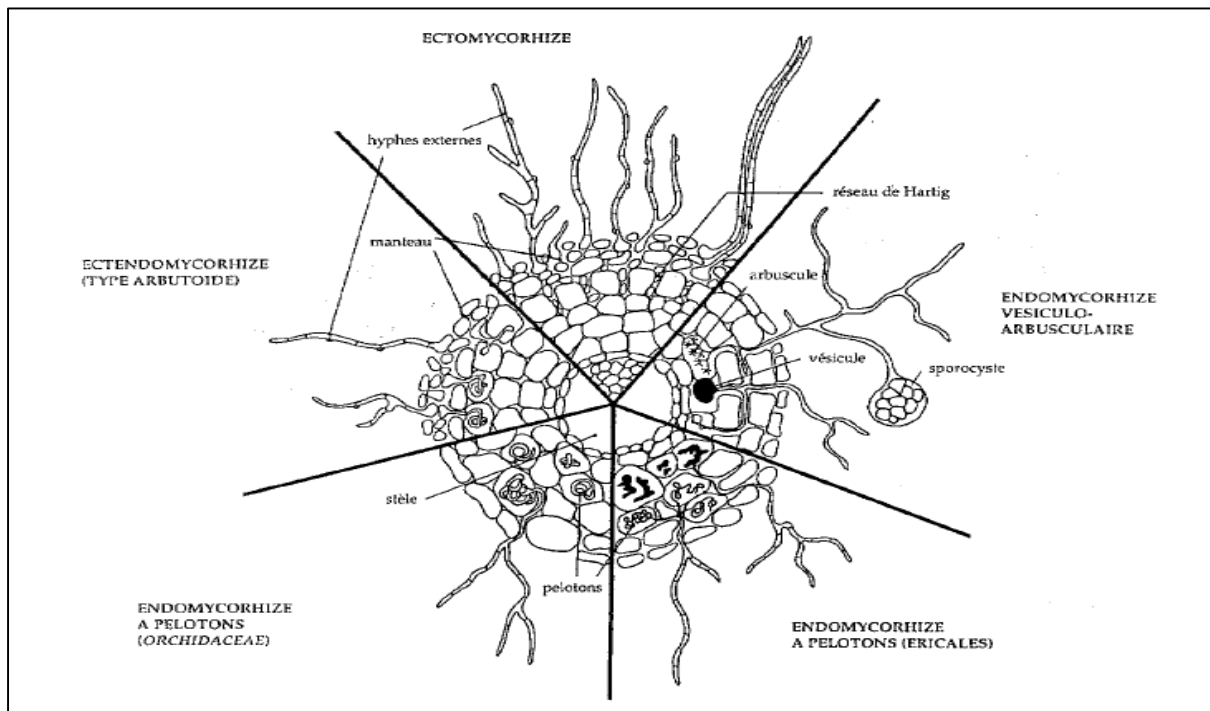
Selon (**Souza, 2015**) une phase (2001-2010) - Sur la base des analyses moléculaires, de nouveaux ordres, de nouvelles familles et de nouveaux genres d'AMF a été proposée. Mais l'avancée la plus importante a résulté de l'étude de **Schüßler et al. (2001)**, dans laquelle ils ont proposé un nouveau phylum monophylétique d'AMF. De plus, leur étude conduit à transférer toutes les espèces d'AMF de Zygomycètes à Glomeromycètes. Enfin, leur étude a servi de base à de nombreuses autres études jusqu'en 2009. Une autre phase (2011-aujourd'hui)- Cette phase est caractérisée par de nombreux problèmes sérieux concernant la taxonomie des AMF. Bien que les études moléculaires deviennent plus claires, il reste encore quelques données sur les séquences moléculaires disponibles, et la publication d'un grand nombre de nouvelles espèces d'AMF a entraîné une grande confusion entre les travaux. Heureusement, les nouvelles données phylogénétiques pour la systématique et la phylotaxonomie des AMF ont été proposées par **Krüger et al. (2012)** ; et le nouveau classification de Glomeromycètes a été proposé par **Redecker et al. (2013)**.

## I.2 Les principaux types de mycorhizes

La classification des mycorhizes est basée sur le type de champignon associé, selon que celui-ci est asepté, c'est-à-dire Zygomycète de l'ordre des Glomales, ou septés, et alors Ascomycète ou Basidiomycète. On distingue trois groupes principaux d'associations (**Béreau et al., 2003**), (**Figure 1, Tableaux 1**).

### I.2.1 Les ectomycorhizes

La symbiose ectomycorhizienne se traduit par la formation d'ECM, organe mixte, et par l'apparition de fructifications appelées sporophores visibles à proximité de la plante hôte. Au plan morphologique et structural, la racine, profondément modifiée, et enrobée d'un manteau fongique, ce qui la rend visible à l'œil nu, et présente un réseau d'hyphes appelé réseau de Hartig, qui pénètre entre les cellules corticales sans jamais traverser la paroi (**Bâ et al., 2011**). Le champignon, un Ascomycète ou un Basidiomycète, reste extracellulaire et forme un manteau autour de la racine et un réseau de Hartig entre les cellules corticales racinaires (**Selosse et Le Tacon, 2001**).



**Figure 1 :** Représentation schématique des principaux types mycorhiziens actuels (Selosse et Le Tacon, 2001).

Ectomycorhizes (ECM) - se forment sur un large éventail d'arbres forestiers, y compris de nombreuses espèces économiquement importantes, et consistent principalement en basidiomycètes avec quelques ascomycètes. Les hyphes fongiques des ECM prolifèrent entre les cellules extérieures de la racine pour former une gaine (le filet de Hartig) qui recouvre la surface de la racine. Il n'y a généralement pas de pénétration intracellulaire par le champignon, mais des incrustations se produisent dans les parois des cellules épidermiques (Massicotte et al., 1986). Comme pour les champignons MA, les MCE ont des effets majeurs sur l'architecture des racines avec un raccourcissement des racines latérales, un gonflement des extrémités des racines et une inhibition de la croissance des poils des racines (Smith et Read, 1997 ; Ditengou et al., 2000) (Gregory, 2008). Les hyphes entourent mais ne pénètrent pas les cellules des racines. Les ectomycorhizes se trouvent couramment dans les arbres qui poussent dans les régions tempérées. Les symbiotes végétaux comprennent à la fois les gymnospermes et les angiospermes. La famille des bouleaux (Bétulacées), la famille des hêtres (Fagacées) et la famille des pins (Pinacées) ont des associations ectomycorhiziennes. Cela rend peut-être les arbres plus résistants au froid et à la sécheresse.

Tableau 1 : Les caractéristiques des principaux types mycorhiziens. Les caractéristiques structurelles indiquées se rapportent à \* Toutes les orchidées sont achlorophylles au stade de la plantule. La plupart des espèces d'orchidées sont vertes à l'âge adulte (Smith et Read, 2008).

Types de mycorhize	Mycorhize à arbuscules	Ectomycorhizes	Ectoendomycorhizes	Mycorize arbutoides	Mycorhize monotropoides	Mycorhize éricoïdes	Mycorhize orchidoïdes
Hyphes septés	–	+	+	+	+	+	+
Hyphes non septés	+	–	–	–	–	–	–
Colonisation intracellulaire	+	+	+	+	+	+	+
arbuscules	+	–	–	–	–	–	–
peletons	–	+	+	+	+	+	+
Manteau	–	+	+ ou –	+ ou –	+	–	–
Réseau de Hartig	–	+	+	+	+	–	–
Chlorophylle	– (+)	–	–	–	+	+	+*
Taxons fongiques	Gloméromycètes	Basidiomycètes Ascomycètes (Gloméromycètes)	Basidiomycètes Ascomycètes	Basidiomycètes	Basidiomycètes	Ascomycètes	Basidiomycètes
Taxons végétaux	Bryophytes Ptéridophytes Gymnospermes Angiospermes	Gymnospermes Angiospermes	Gymnospermes Angiospermes	Ericacées	Monotropacées	Ericacées Bryophytes	Orchidées

\* Toutes les orchidées sont chlorophylles au début de leur croissance. La plupart des espèces des orchidées sont vertes à l'âge adulte. Les taxons fongiques sont abrégés en Gloméromycètes, Ascomycètes et Basidiomycètes; Les taxons végétaux en Bryophytes, Ptéridophytes, Gymnospermes et Angiospermes.

Les hyphes se développent entre les cellules corticales et épidermiques de la racine, formant un réseau appelé "filet Hartig". Un manteau d'hyphes couvre la surface de la racine et le mycélium s'étend du manteau au sol. Il offre une grande surface pour l'échange de nutriments entre l'hôte et les champignons. La plupart des champignons ectomycorhiziens sont des basidiomycètes, mais les ascomycètes sont également impliqués (**Das et Varma, 2009**). Les ectomycorhizes peuvent être facilement distinguées des racines non colonisées lorsque de fines racines sont observées dans la couche de litière et dans le sol minéral sous les arbres (**Peterson et al., 2004**).

Les ectomycorhizes sont absents des monocotylédones. Les champignons impliqués dans cette symbiose sont presque exclusivement des basidiomycètes et des ascomycètes, à l'exception du genre *Endogone* qui appartient aux Zygomycètes. Les champignons basidiomycorhiziens comprennent des genres *hypogeous* et épigés tels que *Amanita*, *Boletus*, *Leccinium*, *Suillus*, *Hebeloma*, *Gomphidius*, *Paxillus*, *Clitopilus*, *Lactarius*, *Russula*, *Laccaria*, *Thelephora*, *Rhizopogon*, *Pisolithus*, *Scleroderma* et autres (**Gupta et al., 2000**).

D'un point de vue anatomique une ectomycorhize est constituée :

**a. du manteau fongique :** Cette structure est formée par l'enroulement du mycélium du champignon autour de la racine de la plante. L'épaisseur de ce dernier varie selon les espèces ECM (**Soualmia, 2010**).

Pour l'identification de la composante fongique des ectomycorhizes, on utilise la couleur du manteau et les caractéristiques de surface telles que le fait que le manteau soit lisse, verruqueux, cotonneux ou épineux. Des caractéristiques telles que l'organisation spatiale et la forme du manteau externe et la présence de cystides peuvent être déterminées. Ces caractéristiques, ainsi que les motifs qui sont formés par l'interaction des hyphes composantes formant le manteau intérieur, moyen et extérieur, sont utilisés dans diverses clés et sont utiles pour déterminer les morphotypes présents dans les collections de terrain (**Peterson et al., 2006**).

**b. du réseau de Hartig :** est composé d'un épais tissu fongique qui s'installe entre les cellules racinaires et les radicelles, assurant ainsi un contact étroit entre les deux partenaires (**Egli et Brunner, 2002**).

La formation d'un filet de Hartig après avoir été en contact avec la surface des cellules corticales, les hyphes pénètrent entre les cellules corticales vivantes en se détachant des parois cellulaires voisines le long de la lamelle médiane. Les hyphes ne pénètrent pas individuellement, mais forment un front de branches semblables à des doigts qui restent en

juxtaposition étroite. Cette architecture a été appelée le filet de Hartig, bien qu'il ne s'agisse pas vraiment d'une structure en forme de filet, mais d'une couche dense qui entoure plus ou moins complètement les cellules corticales des racines (**Blasius et al., 1986**) (**Balestrini et Kottke, 2016**).

**c. des hyphes extramatriciels** : Ils peuvent être simples ou rassemblés en cordons linéaires appelés « rhizomorphes » (**Soualmia, 2010**).

Il est évident que le mycélium extraradicaire peut être un réseau étendu constitué de ventilateurs mycéliens qui imprègnent le sol et qui peuvent interconnecter les racines de la même plante et (ou) d'autres plantes adjacentes. Les détails du développement de ces hyphes de la surface du manteau en les sols sont mal documentés. On sait, en ce qui concerne les ectomycorhizes formées avec le genre fongique *Cenococcum*, qu'un certain nombre de couches hyphales sont nécessaires dans le manteau avant l'initiation du mycélium extraradicaire. Le réseau du mycélium est souvent constitué d'hyphes et de rhizomorphes, et chez *Cenococcum*, les hyphes sont à paroi épaisse et pigmentées. Lorsque des hyphes extraradicaire se développent, elles peuvent adhérer à des particules de sol et les entourer, ou des particules de sol peuvent adhérer à la longueur d'hyphes individuelles ou de groupes d'hyphes. Les hyphes extraradicaire de certains champignons se développent autour et en colonies de bactéries, d'excréments de vers de terre, de pollen et de débris organiques dans le sol ; certains sont capables de pénétrer la roche. Certains champignons, en particulier les genres *Hysterangium* et *Gautieria*, forment des "tapis" de mycélium qui lient le sol et les racines fines. Ce mycélium, qui peut être incrusté de cristaux d'oxalate de calcium, constitue une partie importante de la biomasse des sols forestiers (**Peterson et al., 2004**).

## **I.2.2 Les ectendomycorhizes**

La définition d'un ectendomycorhize comprend les taxons fongiques et les espèces hôtes la symbiose et les caractéristiques structurelles résultantes de l'association. Structurellement, ectendomycorhizes sont caractérisés par un manteau mince (parfois absent), le filet de Hartig, et divers degrés de pénétration de l'hyphe intracellulaire dans les cellules épidermiques et corticales (**Trevor et al., 2001**). Les ectendomycorhizes sont des associations formées entre un nombre limité de champignons ascomycètes et les genres de conifères, *Pinus* et *Larix* (**Yu et al., 2001a**). Les ectendomycorhizes ont été définies par d'autres de diverses manières et ont parfois englobé les mycorhizes arbutoides et monotropoïdes (**Peterson et al., 2004**).

### I.2.2.1 Les mycorhizes arbutoïdes et monotropoïdes

Ce type d'association est limité aux plantes d'une petite sous-famille de Monotropoidae qui appartient aux Ericales (Gupta *et al.*, 2000). Les monotropes, plantes sans chlorophylle, présentent des ectendomycorhizes dont l'organisation et le mode de fonctionnement sont si particuliers qu'elles constituent à elles seules un type de mycorhize, les mycorhizes monotropoïdes. Le fonctionnement de cette mycorhize a été analysé par Bjorkman (1960) qui a montré que le champignon associé aux monotropes est aussi celui qui mycorhize les arbres voisins (Dexheimer et Gérard, 1993).

Les mycorhizes arbutoïdes ont des caractéristiques que l'on retrouve à la fois dans les MCE et les autres endomycorhizes. La pénétration intracellulaire des cellules corticales et la formation d'une gaine peuvent se produire, et un "filet de Hartig" est présent. Une caractéristique qui les distingue des mycorhizes éricoïdes est la présence de dolipore septum dans les hyphes internes. Les champignons associés aux mycorhizes arbutoïdes appartiennent aux basidiomycètes (Das et Varma, 2009).

### I.2.3 Les endomycorhizes

Les endomycorhizes (du grec endon : à l'intérieur) sont caractérisées par l'absence de manchon mycélien externe et par la pénétration des hyphes fongiques dans les cellules corticales (Duponnois *et al.*, 2013). Le terme fait référence à la présence de structures intracellulaires - vésicules et arbuscules - qui se forment dans la racine au cours des différentes phases de développement. Ces mycorhizes sont le groupe le plus souvent recensé, car elles se trouvent sur une vaste gamme taxonomique de plantes, tant herbacées que ligneuses. Le symbiote végétal va des bryophytes aux angiospermes. Les hyphes aseptisés pénètrent dans les cellules corticales des racines et forment des vésicules et des arbuscules caractéristiques. Le plasmalemme de la cellule hôte invagine et enferme les arbuscules. Les champignons mycorhiziens à arbuscules (AM) appartiennent à neuf genres : *Gigaspora*, *Scutellospora*, *Glomus*, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Archaeospora*, *Gerdemannia*, *Paraglomus* et *Geosiphon*, la seule endosymbiose fongique connue avec des cyanobactéries (Das et Varma 2009).

Les champignons endomycorhiziens appartiennent à la classe des Zygomycètes de l'ordre des Glomales. L'ordre des Glomales est subdivisé en deux sous-ordres, à savoir les *Glomineae* et les *Gigasporineae*. Le sous-ordre des *Glomineae* comprend deux familles, les

Glomacées auxquelles appartiennent les genres *Glomus* et *Sclerocystis* et les *Acaulosporacées* qui comprennent les genres *Acaulospora* et *Entrophospora*. Une seule famille, les *Gigasporaceae*, à laquelle appartiennent les genres *Gigaspora* et *Scutellospora*, a été incluse dans le sous-ordre des *Gigasporineae*. Tous ces champignons sont des symbiotes obligatoires et ne poussent pas in vitro. À quelques exceptions près, les espèces de toutes les familles d'angiospermes peuvent former des associations endomycorhiziennes. Quelques gymnospermes tels que les Taxas et les Séquoias présentent également une infection (**Gupta et al., (2000)**).

### **I.2.3.1 Mycorhizes à pelotons PEL:**

#### **I.2.3.1.1 Les endomycorhizes éricoïdes :**

Associées aux Ascomycètes (les *Pezizaceae*). Dans ces deux cas, le mycélium forme des pelotons à l'intérieur des cellules du parenchyme cortical (**Duponnois et al., 2013**). Mycorhizes éricoïdes (MRE) - se rencontrent dans les plantes des landes des *Éricacées*, des *Épacridacées* et des *Empétraceae* qui ont généralement des racines très fineuses avec seulement une ou deux couches de cellules corticales et aucun poil de racine. Les champignons (principalement des ascomycètes avec quelques basidiomycètes) forment une surface libre recouverte d'hyphes qui pénètrent dans les cellules épidermiques pour former des complexes hyphaliques très denses (**Read, 1996**). Contrairement aux champignons AM et ECM, ces champignons sont écologiquement spécialisés et ne semblent pas coloniser d'autres plantes (**Gregory, 2008**).

Les mycorhizes éricoïdes représentent un type unique de mycorhizes confinés à plusieurs familles de l'ordre des grands angiospermes éricoïdes. Une caractéristique commune aux plantes qui développent ce type de mycorhize est la formation de racines latérales très spécialisées, les "racines des cheveux". Celles-ci ont un diamètre très étroit, possèdent une anatomie simple, ont une croissance limitée en extension et manquent de croissance secondaire. Chaque racine est constituée d'un étroit cylindre vasculaire, d'une ou deux rangées de cellules corticales (y compris l'endoderme) et d'une couche épidermique de cellules volumineuses. L'association mycorhizienne implique la colonisation des cellules épidermiques par des hyphes fongiques, qui sont réduites par la formation d'un complexe hyphalique ramifié dans chaque cellule colonisée (**Peterson et al, 2004**).

Les mycorhizes éricoïdes sont des endomycorhizes au sens général, puisque le symbiote fongique pénètre et s'établit dans les cellules corticales. L'infection de chaque cellule corticale se fait à partir de la paroi corticale externe ; la propagation latérale d'une cellule à l'autre ne se produit pas. Les cellules infectées semblent être entièrement remplies d'hyphes fongiques. Dans les mycorhizes éricoïdes, la cellule hôte meurt lorsque l'association se désintègre, limitant ainsi la vie fonctionnelle (c'est-à-dire l'absorption des nutriments) de ces cellules épidermiques à la période précédant la dégradation de la cellule infectée (**Das et Varma, 2009**).

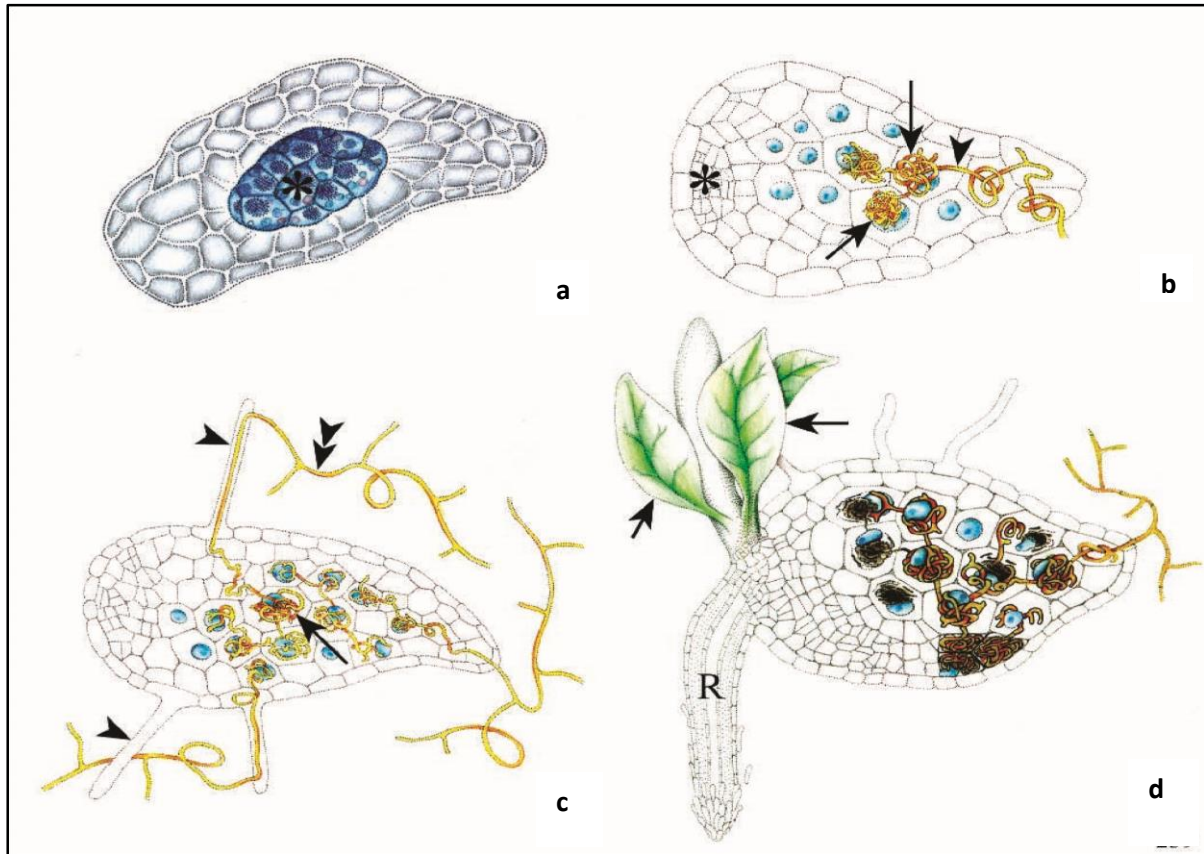
### **I.2.3.1.2 Les endomycorhizes des orchidées**

Les mycorhizes des orchidées (OM) sont des interactions symbiotiques entre les champignons et les espèces terrestres, épiphytes ou lithophytes des Orchidaceae (**Dearnaley, 2007**). Dans l'association, les hyphes fongiques pénètrent dans les cellules du parenchyme des graines en germination, des protocoles, des linges de graines ou des racines des plantes adultes, et forment des serpentins hyphaliques intracellulaires en travail (**Smith et Read, 2008**). Ces dernières sont connues sous le nom de pelotons (du mot français pour "petit écheveau rond", inventé par Noël Bernard, un chercheur spécialisé dans la MO ; (**Selosse et al., 2011**) (**Dearnaley et al., 2016**).

Le point d'entrée du champignon pourrait être le suspens ou l'endos de l'embryon (**Clement, 1988 ; Peterson et Currah, 1990 ; Richardson et al., 1992**) ou les poils de l'épiderme (**Williamson et Hadley, 1970**). **Burgeff (1959) et Currah et al., (1988)**, dans leurs monographies publiées, ont décrit les points d'entrée du champignon. Après être entrés dans des protocoles de développement, les hyphes colonisent les cellules parenchymateuses et prennent une configuration enroulée, appelée "pelotons". L'échange de nutriments peut se produire par le biais du protoplasme des cellules parenchymateuses du peloton. Les pelotons ressemblent à des arbuscules de mycorhizes VA puisqu'ils sont digérés par les cellules hôtes peu après leur formation. Dans certaines conditions de culture, les champignons endophytes deviennent parasites du protocole, ce qui entraîne une dégradation de cette structure (**Hadley, 1982**) (**Gupta et al., 2000**).

Il a été démontré qu'un certain nombre de genres de basidiomycètes sont impliqués dans la symbiose, bien que de nombreux rapports sur l'isolement du champignon symbiotique des racines d'orchidées aient placé les symbiotes sous la forme du genre *Rhizoctonia* lorsque le stade parfait n'était pas connu ou que l'isolat n'était pas amené à fructifier en culture. La graine

d'orchidée ne germe qu'en présence d'un champignon approprié. Les parents les plus proches de *Piriformospora indica* sont les membres du groupe *Rhizoctina* (*Ceratobasidales*) (Das et Varma, 2009), (Figure 2).



**Figure 2:** (a, b, c, d). Représentation schématique de la séquence des événements, de la graine au protocole et au semis pour les espèces d'orchidées.

**a.** Embryon indifférencié (\*) dans une graine d'orchidée. **b.** Colonisation de l'embryon par des hyphes fongiques (pointe de flèche), formation de serpentins (pelotons, flèches) et formation d'une région de méristème apical de la pousse (\*) dans un protocole en développement. Le testicule n'est pas représenté dans ce diagramme. **c.** Stade plus ancien du développement du protocole montrant la formation de poils épidermiques (pointes de flèche) et d'hyphes (double pointe de flèche) qui poussent dans le substrat. Les pelotons (flèche) sont évidents. **d.** Jeune plant avec des feuilles (flèches) et la première racine adventice (R) (Peterson et al, 2004).

### I.2.3.2 Les endomycorhizes à vésicules et à arbuscules (V.A)

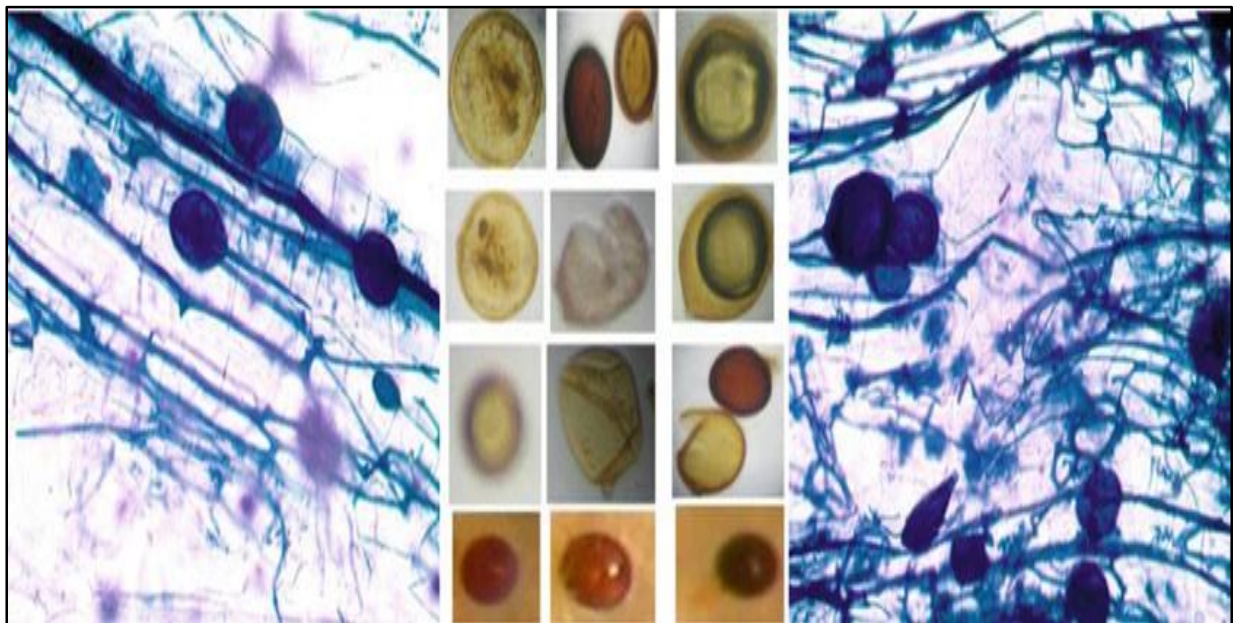
Les mycorhizes arbusculaires, appelées à l'origine mycorhizes vésiculaires-arbusculaires, un nom encore utilisé par certains auteurs (**Smith et Read 1997**), sont des associations symbiotiques mutualistes entre les racines de la plupart des plantes vasculaires et un petit groupe de champignons du nouveau classe de Glomeromycota (**Schüßler et al. 2001**). Bien qu'il existe une certaine variation structurelle dans cette catégorie, la plupart des mycorhizes à arbuscules sont caractérisées par la présence d'hyphes intraradicales (intercellulaires ou intracellulaires), d'arbuscules (hyphes finement ramifiées impliquées dans l'échange de nutriments), de mycélium extraradicalaire (hyphes qui relie la racine au sol) et de spores formées dans le mycélium extraradicalaire. Certaines espèces de champignons forment également des structures intraradicales appelées vésicules (portions élargies d'hyphes qui se remplissent de corps lipidiques, ce qui donne à ce groupe son nom original de mycorhize vésiculaire-arbusculaires (**Peterson et al, 2004**). Ce sont des membres de Zygomycotina qui sont des biotrophes obligatoires et ne peuvent donc pas être cultivés. Par conséquent, on ne sait pas grand-chose sur leur cycle de vie. Actuellement, le mode de formation des spores et leur structure subcellulaire sont utilisés pour leur classification (**Mukerji, 1996**) (**Raina et al., 2000**).

La morphologie des racines ne subit aucun changement significatif. Les champignons mycorhiziens arbusculaires (AM) établissent d'abord un contact et pénètrent l'épiderme des jeunes racines. Ensuite, les hyphes des champignons AM se répandent dans les tissus racinaires et forment un réseau mycorhizien pour l'échange de nutriments entre la plante et les champignons. Les plantes sécrètent des sucres, des acides organiques et des acides aminés dans la rhizosphère, ce qui déclenche la colonisation des racines par les champignons du sol et leur interaction avec la plante au niveau moléculaire. Dans la plupart des cas, les endomycorhizes ont à la fois des arbuscules et des vésicules ; c'est pourquoi on les appelle VAM (vesicular-arbuscular mycorrhizae) (**Parniske, 2008**) (**Nadeem et al., 2017**). Les arbuscules sont formés par des ramifications hyphales dichotomiques successives et sont les structures clés de la symbiose, qui sont nécessaires à l'échange de nutriments entre les deux partenaires (**Agnolucci et al., 2019**) . Il existe deux types morphologiques, Arum et Paris, ce dernier étant le plus courant. Dans les types Arum, les hyphes fongiques de la racine se développent entre les cellules corticales (intercellulairement) puis pénètrent dans les parois cellulaires corticales pour former des arbuscules très ramifiés, tandis que dans les types Paris, les hyphes se propagent de cellule corticale en cellule corticale (c'est-à-dire intracellulairement) en formant des

enroulements bien développés à partir desquels se développent de petits arbuscules ramifiés. Les spires et les arbuscules sont entourés par la membrane plasmique de la plante et restent dans le compartiment apoplastique de la racine (**Peterson et al., 2004**).

Nous pouvons trouver les AMF associés à des plantes hôtes dans plusieurs habitats, tels que les forêts tropicales, les prairies, les arbustes, les broussailles, les forêts tempérées et les habitats fortement anthropisés. Elles présentent une composition et des fonctions communautaires différentes (**Öpik et al., 2006**) (**Souza, 2015**).

Les champignons mycorhiziens à arbuscules ont généralement le mycélium absent de la cloison nasale, mais il est parfois possible de le trouver dans les parties sénescents du mycélium, en particulier dans le genre *Diversispora*, *Gigaspora*, *Racocetra* et *Scutellospora* (**Schübler et Walker, 2010**). Leurs structures morphologiques sont divisées en : arbuscules, vésicules, cellules auxiliaires, hyphes et spores. Ces structures se forment à l'intérieur des racines des plantes (les hyphes et les spores peuvent également se former à l'extérieur des racines, dans la rhizosphère), et créent une surface de contact membranaire massive entre les cellules racinaires des plantes - structures AMF et les ressources du sol - structures AMF (**Smith et Read 2008 ; Hodge et Storer 2014**) (**Souza, 2015**). Les structures de l'association mycorhizienne sont montrées dans la **figure 3**.



**Figure 3** : Une vue de la colonisation des racines par des champignons MA dans certaines plantes hôtes. Entre les deux, il y a quelques spores mycorhiziennes que l'on trouve habituellement dans le sol (**Shah, M. A., 2014**).

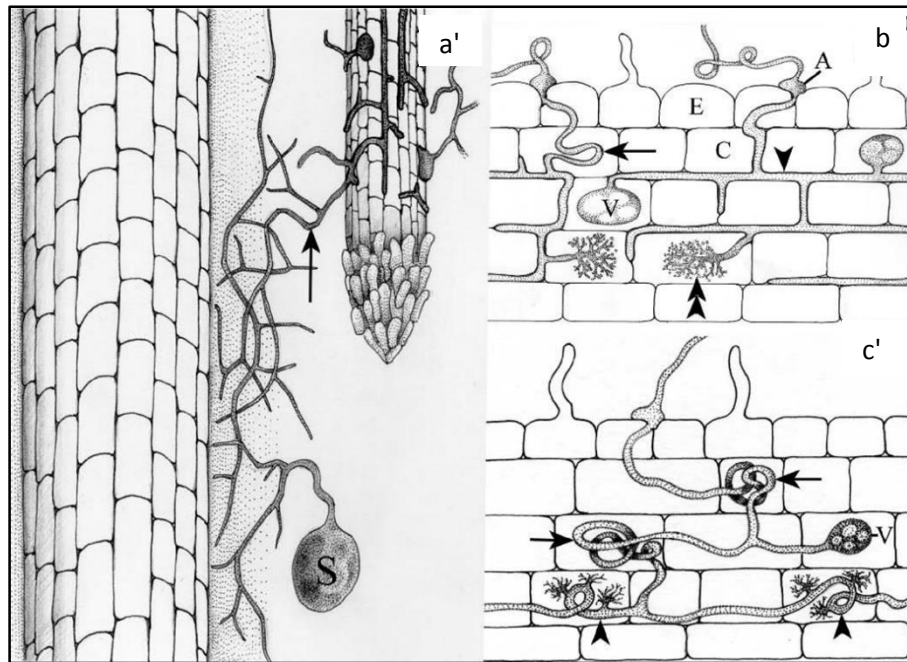
Les hyphes mycéliens externes : sont protégés par une paroi très épaisse et stratifiée avec des caractéristiques cytochimiques différentes de celles des parois des hyphes internes (Saad, 2009).

Les hyphes extraradiculaires qui constituent le réseau du mycélium ont été décrits comme dimorphiques, avec des hyphes grossiers à ramifications angulaires et des hyphes fins (Peterson *et al.*, 2004).

Les ressources minérales sont transportées vers le mycélium intraradriculaire et transférées à la plante hôte (Ramos *et al.* 2009), qui fournit du carbone et de l'énergie à l'AMF (Smith et Read 2008) (Souza, 2015).

Ils sont nés pendant la phase pré-symbiotique, à l'un des deux moments : (1) après l'échange chimique et moléculaire entre les symbiotes des hyphes sporofitiques ; ou (2) après l'établissement de la colonisation mycorhizienne à partir des cellules d'appressorium (Cruz *et al.* 2008 ; Ramos *et al.* 2009a). Les HE ont une croissance illimitée, pouvant s'étendre au-delà de la zone de la rhizosphère ; cependant, leur croissance est déterminée par des facteurs liés au sol (par exemple, le pH et le P disponible) et les particularités de l'interaction hôte-plante (spécification de l'appariement hôte-AMF, croissance des racines ou digestion des anciens hyphes dans les cellules racinaires) (Ramos *et al.* 2008a, b, c ; Kiriacheck *et al.* 2009) (Souza, 2015).

Les régions le long de la racine où se forment les appressoriums et où les hyphes pénètrent dans l'épiderme sont appelées points d'entrée. Un hyphe, au contact de la surface de la racine, peut se ramifier et former plus d'un point d'entrée. Les sources d'hyphes qui s'attachent à la surface des cellules épidermiques ou des poils de racine sont soit des spores en germination, soit le réseau hyphalique existant dans le sol attaché aux racines vivantes, soit des hyphes qui se développent à partir de morceaux de racines colonisées laissées dans le sol lorsque les plantes meurent. Des vues en coupe des appressoriums montrent qu'elles sont multinucléées et possèdent de nombreuses petites vacuoles (figure a'). Souvent, un appressorium se forme entre les cellules épidermiques (figure a') et les hyphes formées à partir de l'appressorium pénètrent dans les cellules épidermiques adjacentes (figures b', c') (Peterson *et al.*, 2004).

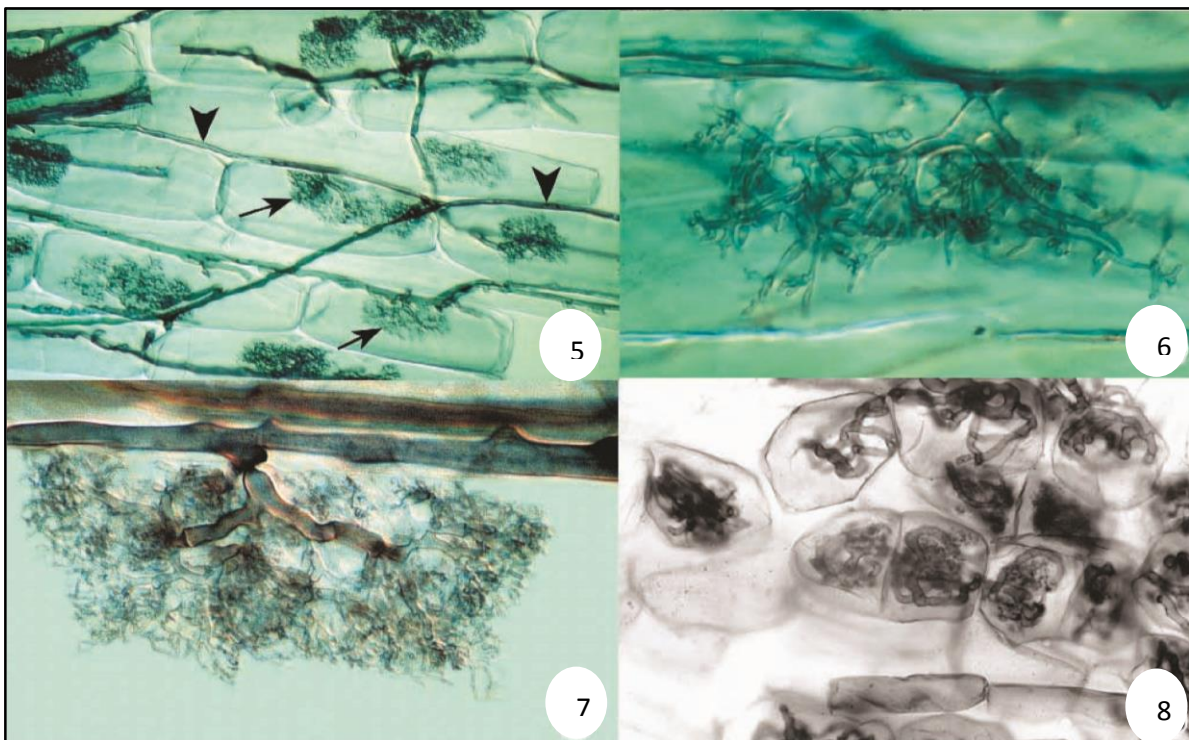


**Figure 4:** figures a', b', c'. Représentation schématique de la colonisation des racines par des champignons mycorhiziens à arbuscules. **Figure a'**. Colonisation de la surface de la racine par des hyphes provenant soit d'une spore en germination (S), soit d'une racine précédemment colonisée (flèche). **Figure b'**. Association mycorhizienne à arbuscules de type Arum. Les hyphes d'infection provenant de l'appressorium (A) pénètrent dans les cellules épidermiques (E) avant de pénétrer dans le cortex (C). Souvent, un hyphe forme un serpent (flèche) avant de pénétrer dans le système spatial intercellulaire (pointe de flèche) du cortex. Des arbuscules (double points de flèche) se forment à l'intérieur des cellules corticales internes et, selon l'espèce fongique, des vésicules (V) peuvent se former. **Figure c'**. Association mycorhizienne à arbuscules de type Paris. Les premiers événements sont similaires à ceux du type Arum, mais un enroulement hyphal étendu se produit dans le cortex (flèches) et de petites branches se forment à partir de certaines d'entre elles pour former des enroulements arbusculaires (pointes de flèche). Là encore, selon l'espèce fongique, des vésicules (V) peuvent se former (**Peterson et al., 2004**).

**Les pelotons intracellulaires :** sont formés par des hyphes ayant pénétré à l'intérieur de la racine, dans les cellules les plus externes du parenchyme cortical (**Saad, 2009**).

**L'arbuscule :** Structure hautement ramifiée produite par des champignons mycorhiziens arbusculaires à l'intérieur de la lumière cellulaire de leur hôte. Les arbuscules sont considérés comme l'élément clé des échanges symbiotiques de nutriments entre la plante et le champignon (**Bonfante et Genre, 2010**). Les arbuscules sont originaires de l'HI et se

forment dans la cellule du cortex racinaire. Ils peuvent se produire sporadiquement le long des racines, mais dans certains cas, les arbuscules peuvent se développer presque à partir d'un point d'entrée (Schüßler et Walker, 2010). Les arbuscules peuvent présenter l'un des deux types de modèles de colonisation : Arum (AMF linéaire) - associations mycorhiziennes qui se propagent principalement par des hyphes intercellulaires dans les racines ; et Paris (AMF enroulée) - associations mycorhiziennes qui se propagent principalement par des enroulements hyphaliques intracellulaires dans les racines (Brundrett, 2004) (Souza, 2015). L'aspect général d'arbuscule montre dans les figures 5, 6, 7 et 8.



**Figure 5:** Hyphe intercellulaire (pointes de flèche) et arbuscules (flèches) de *Glomus mossea* dans une racine dégagée d'*Allium porrum*.

**Figure 6:** Stade précoce de la formation des arbuscules de *Glomus mosseae* dans une racine dégagée d'*Allium porrum*.

**Figure 7:** Arbuscule entièrement développé de *Glomus mosseae* dans une cellule corticale d'une racine d'*Allium porrum*.

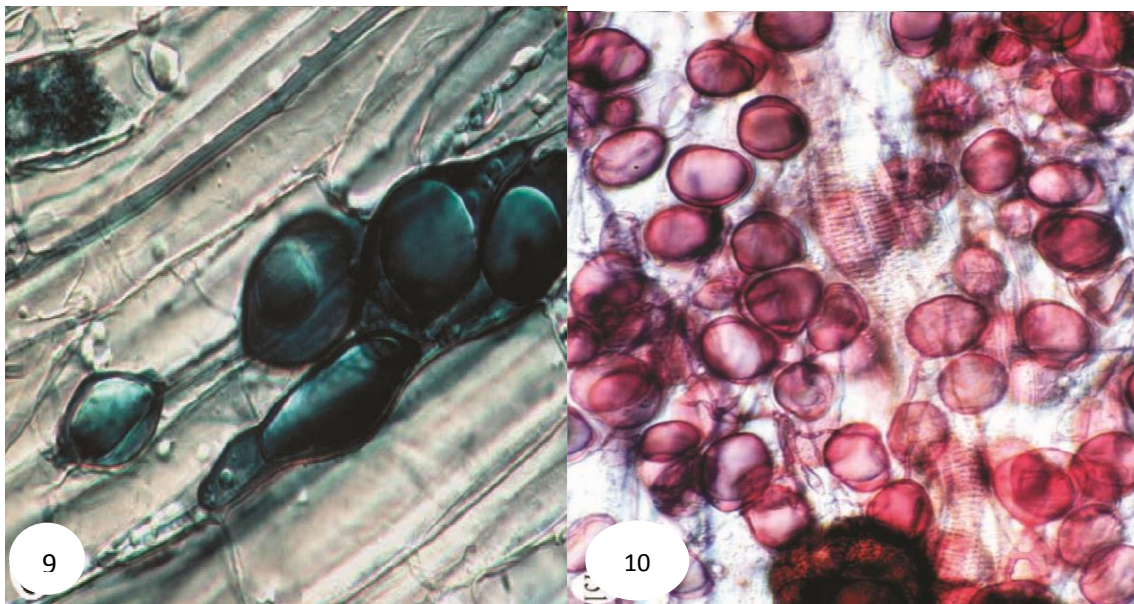
**Figure 8:** Bobines hyphaliques des intraradices de *Glomus* dans les cellules corticales d'une racine de *Panax quinquefolius*.

Photos des figures 5-8 fournies par le Dr M. Brundrett (Peterson et al., 2004).

Les **vésicules** qui sont aussi des structures de réserves, possèdent une paroi épaisse et contiennent des lipides. Les vésicules sont observées aussi bien entre les cellules racinaires des plantes qu'au sein de ces dernières. Elles ne sont pas présentes chez tous les CMA (**Peyret-Guzzon, 2014**).

Ils sont issus de l'HI dans leur position terminale ou intercalaire, à l'intérieur ou entre les cellules racinaires. Les vésicules ont une très fine couche de paroi, en particulier dans les racines anciennes, de forme globulaire, oblongue, irrégulière ou rugueuse (par exemple, *Glomus*, *Pacispora*, *Acaulospora* et *Entrophospora* respectivement) (**Redecker et al., 2013**). Les vésicules ne sont pas présentes dans certains genres de l'ordre des Diversisporales, comme *Gigaspora* et *Scutellospora*. Elles jouent un rôle important dans le stockage des nutriments, car leurs cellules contiennent des niveaux élevés de lipides et de glycogène ; mais dans certains cas, elles peuvent assumer une fonction reproductive, car les vésicules peuvent former des spores qui agissent comme des propagules (**Berbara et al., 2006**) (**Souza, 2015**).

Les deux **figuers 9 et 10** montrent l'aspect général de la vésicule.



**Figure 9 :** Vésicules de *Glomus versiforme* dans une racine dégagée d'*Allium porrum* (**Peterson et al., 2004**).

**Figure 10 :** Nombre important de vésicules *Glomus versiformes* dans une racine d'*Allium porrum* (**Peterson et al., 2004**).

**Les cellules auxiliaires (AC)** des cellules auxiliaires sont formées à partir de l'HE et leur formation ne se produit que pour certaines espèces de l'Ordre des Diversisporales (**Redecker et al., 2013**). Elles présentent des parois cellulaires minces et peuvent être trouvées isolément où former des grappes à l'extérieur des racines (**Morton et Benny, 1990**). Les AC sont souvent ornés d'épines (par exemple, *Gigaspora albida*) ou de nodules (par exemple, *Scutellospora pellucida*) (**Schüßler et al., 2001**). Il n'existe pas d'études les signalant comme des propagules, assumant ainsi une fonction de reproduction, mais en conséquence avec **Morton et Benny (1990)**, les AC ont des fonctions nutritionnelles et de stockage (**Souza, 2015**).

**Les spores** sont des organes de réserves et de dissémination. Elles peuvent être produites en nombre variable, selon les espèces de CMA et l'espèce de plantes par exemple. Les spores constituent la principale structure anatomique qui sert à la détermination morphologique des espèces de CMA. La taille de ces spores est fluctuante et ce même au sein d'une espèce (**Peyret-Guzzon, 2014**).

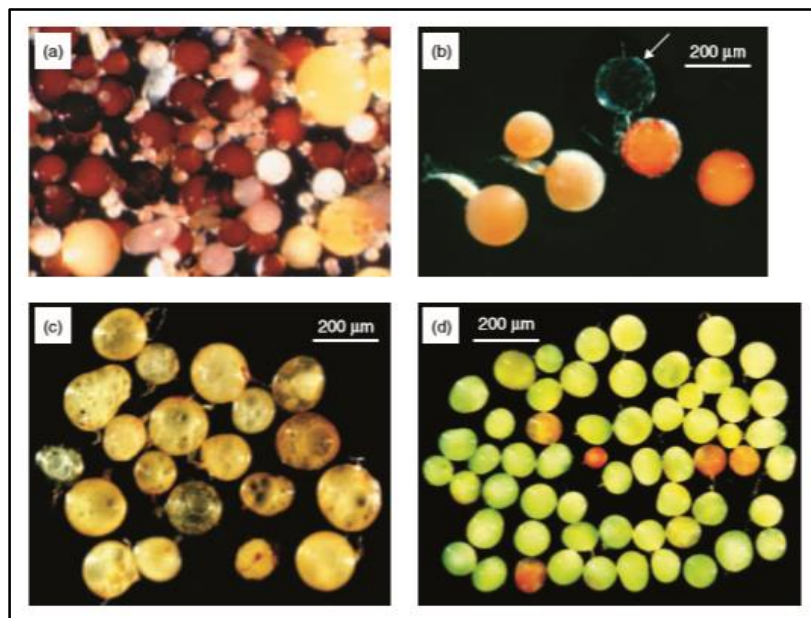
Les spores sont classées selon leur mode de production. Les spores fongiques sont très variées, unicellulaires à pluricellulaires, hyalines avec des parois fines à foncées avec des parois épaisses (**Lacey et West, 2007**).

Les spores AMF sont formées par des lipides, du cytoplasme et de nombreux noyaux. Leur morphologie varie considérablement d'une espèce à l'autre : Les spores AMF sont à paroi épaisse, à noyaux multiples, de format globulaire, sous-globulaire ou irrégulier, de plusieurs couleurs (ligne hya, blanc, pâle, jaune, rouge, rose, brun ou foncé) et de tailles (allant de 22 à 1000 µm de diamètre) (**Dalpé et al., 2005 ; Souza et al., 2005 ; Goto et Maia 2006 ; Oehl et al., 2008 ; Redecker et al., 2013**) (**Souza, 2015**). Voir les **figures 11,12 et 13**.

Le processus de formation des spores AMF se produit généralement dans les 3 à 4 semaines suivant le début de la colonisation mycorhizienne (**Berbara et al. 2006**). Dans des conditions d'essais biologiques avec des plantes hôtes, il a été démontré que la sporulation se s'apparente à la croissance des racines (par exemple, Acaulosporaceae et Glomeraceae). La spore AMF est supposée être active, c'est-à-dire infectieuse, puisqu'elle forme un ou plusieurs tubes germinatifs (par exemple, les espèces de *Gigaspora*) (**Smith et al., 1985**) (**Souza, 2015**). Pour résumer notre explication des structures des AMF, le tableau 2 fournit une brève description de chaque structure.



**Figure 11 :** Un aperçu des spores des champignons AM. En partant du coin supérieur gauche et en se déplaçant dans le sens des aiguilles d'une montre autour de l'image composite centrale des spores mycorhiziennes, les espèces représentées sont *Scutellospora calospora*, *S.pellucida*, *S.heterogama*, *Archaeospora trappei*, *Gigaspora gigantea*, *G. rosea*, *Acaulospora collosica* et *A. morrowiae* (Bever et al., 2001) (Shah, M. A., 2014).

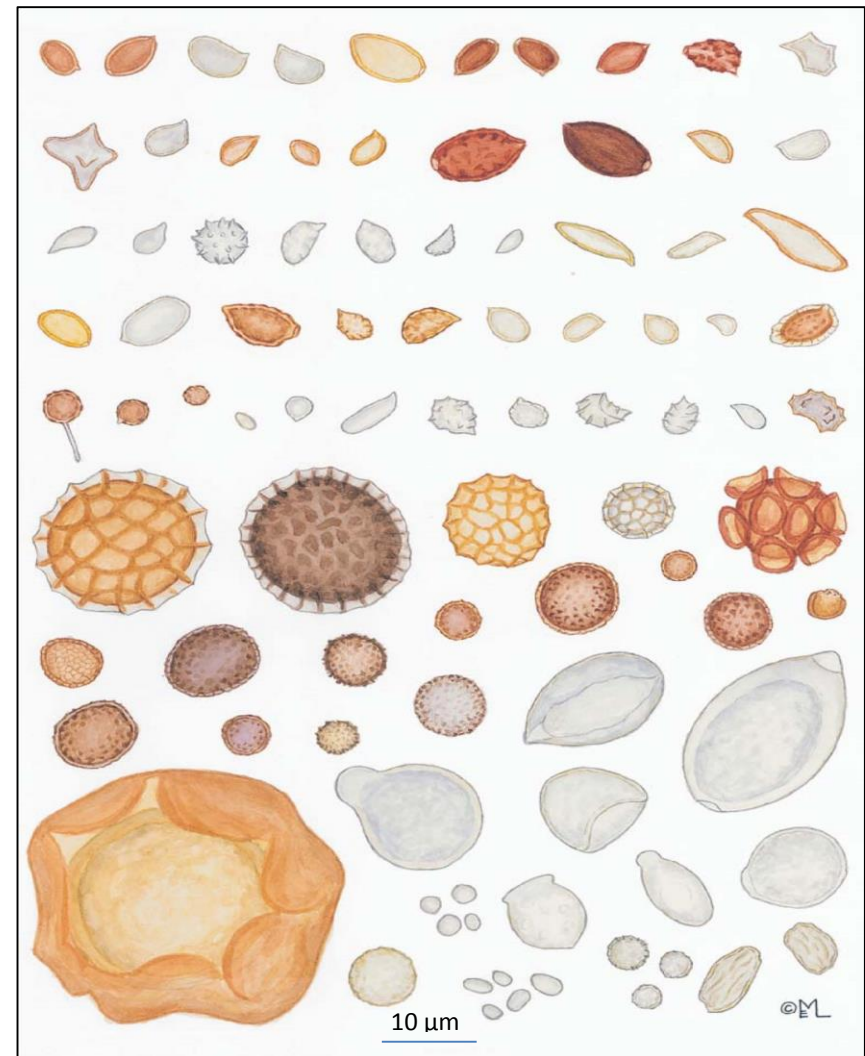
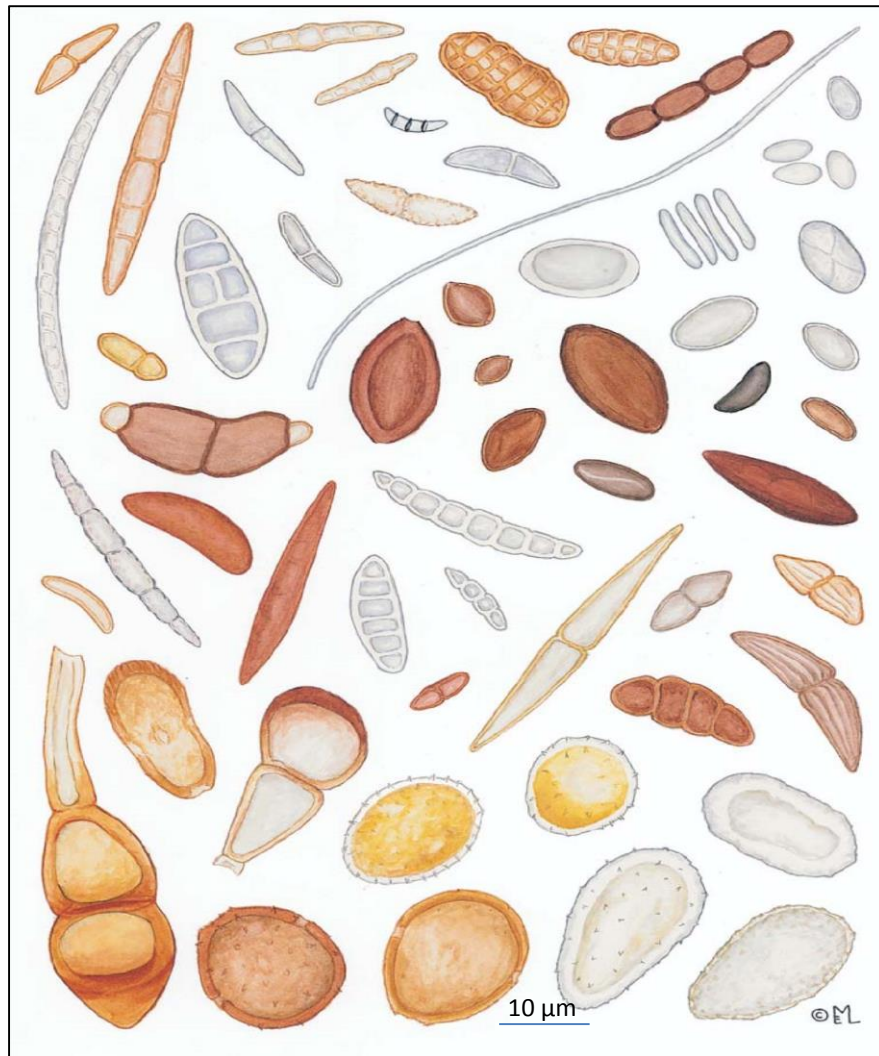


**Figure 12:** (a) Collecte de spores AM de neuf espèces de champignons AM isolées sur un terrain herbeux qui s'est développé à partir d'un site agricole abandonné. Reproduit de **Bever et al., (2001)**, Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological

tale of why. Bioscience 51, 923-931, Copyright, American Institute of Biological Sciences, avec autorisation. (b) Spores d'*Acaulospora laevis*. On peut voir un saccule sporifère translucide attaché à l'une des spores (flèche). (c) Un groupe de spores de *Glomus mosseae*. (d) Un groupe de spores de *Gigaspora gigantea*. Les images (b), (c) et (d) sont reproduits avec l'aimable autorisation de Joe Morton (**Smith et Read, 2008**).

Les ancêtres des AMF avaient, des spores hyalines (taille entre 50 et 200  $\mu\text{m}$ ), leurs hyphes sporogènes étaient petites (diamètre entre 200 et 358  $\mu\text{m}$ ), leur formation était par glomoïde et/ou acaulosporoïde, le bouclier de germination était présent, et les structures de colonisation des racines étaient légèrement colorées en bleu de Trypan (**Dotzler et al., 2009 ; Redecker et al., 2000** ). Il n'y a aucune preuve de la présence d'arbuscules, de vésicules, de cellules auxiliaires, d'enroulements d'hyphes, d'hyphes de sous-tendance, de saccule sporifère, de septum et de cicatrice chez les ancêtres des AMF. Ces caractéristiques "ancestrales" sont très similaires à celles que l'on trouve dans les familles actuelles Ambisporaceae, Archaeosporaceae, Geosiphonaceae et Paraglomeraceae (**Redecker et al., 2000** ). Les familles Ambisporaceae et Archaeosporaceae produisent des propagules dimorphiques (les spores glomoïdes sont bi-stratifiées avec un hyphe subtensive ; les spores acaulosporoïdes sont formées à partir d'un pédicelle sur le col d'un saccule sporifère). Les géosiphonacées sont la seule famille d'AMF qui ne vit pas en association avec des plantes vasculaires (**Schübler et al., 2001**) (**Souza, 2015**). La forme et le mode de formation des spores d'AMF sont illustrés dans le **tableau 3**.

Les spores quiescentes d'AMF sont réparties dans une variété de sols et d'écosystèmes, et leur germination est favorisée par des facteurs abiotiques et biotiques. De nombreuses études ont tenté de déterminer comment ces facteurs affectent l'association mycorhizienne, la croissance du mycélium et la sporulation (**Siqueira et al. 1985a, b ; Maia et Yano-Melo 2001 ; Trépanier et al. 2005 ; Kuga et al. 2008**). Les conditions chimiques, physiques et biologiques du sol, telles que la température, le niveau d'humidité, la luminosité, le pH, les nutriments minéraux, la salinité, les acides organiques, les biomolécules, les activités des microorganismes, entre autres, peuvent affecter le développement de la symbiose et aider les AMF à compléter leur cycle de vie (**Souza, 2015**).



**Figure 13:** (a et b) a: Spores fongiques « Ascospores et Uridinales », b: Spores fongiques « Basidiospores et autre » (Lacey et West, 2007).

**Tableau 2** : Principales structures et fonctions de l'AMF (Souza, 2015).

Structure	Fonction
Arbuscules (intracellulaires)	(1) Interaction avec la plante hôte.
	(2) Régulation biochimique et échanges de carbone, d'énergie et de nutriments.
	(3) Les structures varient en fonction des ordres existants (Archaeosporales, Diversisporales, Glomerales et Paraglomerales).
Vésicules (intraradiculaires) a	(1) Stockage de composés lipidiques riches en énergie pendant le développement des mycorhizes.
	(2) Responsable du maintien et de la croissance du champignon après l'arrêt de la fonction métabolique des racines.
Cellules auxiliaires (extraradiculaires) b	(1) Cellules fragiles responsables du stockage des lipides.
	(2) Les macromolécules fournissent le carbone nécessaire à la formation des spores lors de la sporulation.
Hyphe (intraradiculaire)	(3) Établir les "unités d'infection" dans les racines de la plante hôte.
Hyphe (extraradiculaire)	(1) Responsable de l'absorption des nutriments et de l'eau de la rhizosphère.
	(2) Fournit de nouveaux points d'entrée le long de la racine de la plante hôte.
	(3) Responsable de la production de nouvelles spores.
Spores	(1) Structures de survie et de résistance.
	(2) Responsable de la dispersion et de l'établissement des AMF.
	(3) Valeur taxonomique pour l'identification des espèces d'AMF.
Parois de spores	(1) Importantes pour la croissance, la survie et la dispersion des spores dans le sol.
	(2) Les couches extérieures sont responsables des interactions avec d'autres microorganismes.
Murs germinatifs	(1) Directement impliqués dans les événements de germination.
Structures germinatives	(1) Fournit la base structurelle permettant au tube germinatif de se développer et de traverser les parois des spores.

a Structures qui ne se trouvent que dans la famille des Archaeosporaceae, Glomeraceae et Paraglomeraceae. b Structures caractéristiques de la famille des Diversisporaceae.

**Tableau 3:** Les genres AMF et leurs formes de spores (Souza, 2015).

Genres	Spore	
	Mode de formation	Forme
<i>Acaulospora</i>	Individuellement	Acaulosporoïde
<i>Ambispora</i>	Individuellement	Acaulosporoïde/glomoïde
<i>Archaeospora</i>	Individuellement	Acaulosporoïde/glomoïde
<i>Diversispora</i>	Individuellement	glomoïde
<i>Entrophospora</i>	Individuellement	Entrophosporoïde ; Péridium présent
<i>Funneliformis</i>	Individuellement	Radial-glomoïde
<i>Geosiphon</i>	Individuellement	glomoïde
<i>Gigaspora</i>	Individuellement	Gigasporoïde
<i>Glomus</i>	Individuellement, en petits groupes ou sporocarpes	Glomoïde ; Peridium présent
<i>Claroideoglomus</i>	Individuellement, ou en petits groupes	Glomoïde ; Peridium présent
<i>Otospora</i>	Individuellement	glomoïde
<i>Pacispora</i>	Individuellement	glomoïde
<i>Paraglomus</i>	Individuellement ou en petits ou grands groupes	glomoïde
<i>Racocetra</i>	Individuellement ou en petits ou grands groupes	Gigasporoïde
<i>Redeckera</i>	Individuellement	glomoïde
<i>Rhizophagus</i>	Individuellement ou en petits ou grands groupes	glomoïde
<i>Scutellospora</i>	Individuellement	Gigasporoïde
<i>Sclerocystis</i>	Sporocarpes	Radial-glomoïde avec péridium

## I.2.4 Partenaires

### I. 2.4.1 Champignons

Chez les mycorhizes arbusculaires, les champignons impliqués sont des organismes omniprésents dans le sol (Phylum Glomeromycota ; Classe des Gloméromycètes) appartenant

à quatre ordres : Archaeosporales, Paraglomerales, Diversisporales et Glomerales (**Schüßler et al., 2001**). Huit genres de champignons mycorhiziens à arbuscules ont été reconnus, principalement sur la base des caractéristiques morphologiques des spores asexuées, bien que des méthodes moléculaires et divers paramètres biochimiques soient maintenant utilisés dans des études systématiques. Ces genres, *Glomus*, *Paraglomus*, *Sclerocystis*, *Scutellospora*, *Gigaspora*, *Acaulospora*, *Archaeospora* et *Entrophospora*, comprennent environ 150 espèces ; cependant, la délimitation des espèces reste incertaine et continue à changer à mesure que de plus en plus d'isolats sont examinés et que l'utilisation des techniques moléculaires augmente (**Morton et Redecker, 2001**) (**Peterson et al., 2004**). La diversité des champignons ectomycorhiziens est estimée entre 20 000 à 25 000 espèces (0,5 à 0,7 % de la diversité fongique totale) (**Duponnois et al., 2013**). Les ectomycorhizes formant des plantes comprennent 140 genres de plantes à graines appartenant aux familles des Betulaceae, Fagaceae, Pinaceae, Rosaceae, Mimosaceae et Salicaceae. Les ectomycorhizes sont absents des monocotylédones. Les champignons impliqués dans cette symbiose sont presque exclusivement des basidiomycètes et des ascomycètes, à l'exception du genre *Endogone* qui appartient aux Zygomycètes. Les champignons basidiomycorhiziens comprennent des genres *hypogeous* et épigés tels que *Amanita*, *Boletus*, *Leccinium*, *Suillus*, *Hebeloma*, *Gomphidius*, *Paxillus*, *Clitopilus*, *Lactarius*, *Russula*, *Laccaria*, *Thelephora*, *Rhizopogon*, *Pisolithus*, *Scleroderma* et autres (**Gupta et al., 2000**). Un nombre limité d'ascomycètes ont été identifiés comme partenaires fongiques dans les ectendomycorhizes. La plupart des isolats de champignons ectendomycorhiziens appartiennent à deux espèces de *Wilcoxina*, *W. mikolaear. mikolae*, *W. mikolaear. tetraspora* et *W. rehmi* dans l'ordre des ascomycètes, Pezizales (**Egger, 1996**). Un autre membre des Pezizales (*Sphaerosporella brunnea*) forme des ectendomycorhizes avec *Pinus contorta*. Deux genres chez les Leotiales (*Phialophora finlandia* et *Chloridium paucisporum*) forment des mycorhizes ressemblant à des ectendomycorhizes (**Yu et al., 2001a**). Une caractéristique intéressante de plusieurs de ces espèces fongiques est qu'elles sont capables de former des ectomycorhizes typiques avec un certain nombre d'espèces de conifères et d'angiospermes (**Scales et Peterson, 1991a**). Par conséquent, bien que peu d'espèces fongiques soient impliquées, de nombreuses espèces d'arbres pourraient potentiellement former des ectomycorhizes avec elles (**Yu et al., 2001a**) (**Peterson et al., 2004**).

#### I.2.4.2 Plantes hôtes

Les mycorhizes arbusculaires ont été identifiées dans un large éventail de plantes, y compris certaines plantes non vasculaires, les fougères et d'autres plantes vasculaires sans

graines, des groupes au sein des gymnospermes, y compris les conifères (par exemple, *Thuja*, *Sequoia*, *Metasequoia*), le *Ginkgo biloba*, les cycadées et la majorité des familles d'angiospermes. Les quelques familles d'angiospermes qui n'ont pas de mycorhizes à arbuscules forment d'autres catégories de mycorhizes ou sont dépourvues de mycorhizes. Parmi ces dernières familles, on trouve les Brassicacées (cette famille comprend le colza, les moutardes, les choux, etc.) et les Chénopodiacées (cette famille comprend les betteraves de jardin et les betteraves à sucre, les épinards et le grand genre *Chenopodium*), bien que même ici, des associations de mycorhizes à arbuscules aient été signalées pour quelques espèces (**Peterson et al., 2004**). Il est généralement estimé que 6 000 espèces de plantes terrestres présentent un statut ectotrophe (**Taylor et Alexander, 2005 ; Tedersoo et al., 2010**). Les espèces de plantes ectotrophes sont des gymnospermes et surtout des angiospermes. Les arbres sont majoritairement impliqués dans cette symbiose qui intéresse également des arbustes, des lianes et des herbacées. Les arbres sont représentés principalement dans les familles ou sous-familles des Betulaceae, Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae, Fagaceae, Myrtaceae, Papilionoideae et Pinaceae. En général, les arbres ectotrophes dominent la strate arborée des forêts boréales et tempérées de l'hémisphère nord, des forêts tempérées et subtropicales de l'hémisphère sud, des forêts à Dipterocarpaceae en Asie du Sud-Est et à Caesalpinioideae (tribu des Amherstieae) en Afrique tropicale. Les arbres ectotrophes sont fréquemment associés avec des symbiotes endomycorhizogènes et/ou plus rarement avec des symbiotes formant des ectendomycorhizes, en particulier chez les Ericaceae. Par exemple, chez le genre *Eucalyptus*, *Helianthemum* et *Quercus*, les mycorhizes à arbuscules sont dominantes sur les jeunes semis alors que les ectomycorhizes sont principalement détectées chez les arbres adultes (**Dos Santos et al., 2001 ; Egerton- Warburton et Allen, 2001**) (**Duponnois et al., 2013**). Seuls deux genres de conifères (*Pinus* et *Larix*), tous deux dans les Pinaceae, forment de véritables ectendomycorhizes. Les rapports sur les autres genres ayant cette catégorie de mycorhizes sont principalement basés sur des échantillons prélevés sur le terrain et ceux-ci peuvent représenter des ectomycorhizes sénescents. Bien que la présence d'ectendomycorhizes soit actuellement limitée à deux genres de conifères, cela représente une distribution significative dans la mesure où il existe près de 100 espèces de *Pinus* et 10 à 12 espèces de *Larix*. Cependant, peu d'espèces de ces deux genres ont été étudiées, que ce soit sur le terrain ou en laboratoire, pour détecter la présence d'ectendomycorhizes (**Peterson et al., 2004**).

*Chapitre II : Biologie et rôle des  
champignons mycorhiziens*

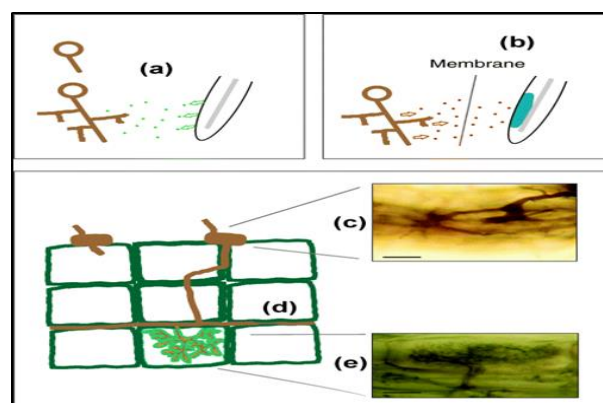
## II.1. biologie des mycorhizes

Le type morphologique AM, selon certaines études (**Brundrett et Kendrick, 1990 ; Smith et Smith, 1997**), est largement dépendant de l'espèce végétale et selon les autres (par exemple **Cavagnaro et al., 2001**) est influencé par l'identité fongique. Si ces deux types de champignons sont connus pour entraîner un transfert de phosphore vers la plante hôte, la proportion plus élevée de colonisation de type Arum que de type Paris chez les plantes adventices (**Yamoto, 2004**) et la diminution du rapport entre la colonisation de type Arum et de type Paris de la MA, du stade pionnier au stade de succession tardive (**Ahulu et al., 2005**), sont cependant révélatrices de certaines différences fonctionnelles entre eux. Au fil des ans, des progrès importants ont été réalisés pour comprendre la biologie et le développement des champignons MA. Les champignons MA produisent de grandes spores (jusqu'à 500µm de diamètre), à paroi épaisse et à noyaux multiples, riches en lipides de stockage, en certains glucides et en chitine (**Gianinazzi-Pearson et al., 1994a ; Lemoine et al., 1995**). Les spores varient non seulement par le nombre de noyaux (de 800 à environ 35 000 noyaux haploïdes) mais aussi par le contenu de l'ADN (de 1,7 à 3,4 pg) et la taille du génome (de 16,54 à 1 058,4 Mb) (**Shah, M. A., 2014**).

## II.2. Développement de la symbiose

### II.2.1. Cycle de développement du champignon et formation des mycorhizes

La mise en place de la symbiose MA peut être envisagée comme une séquence programmée de changements phénotypiques, correspondant à des événements de reconnaissance distincts qui conduisent les deux partenaires, plante hôte et symbiote fongique, à un degré élevé d'intégration morphologique et physiologique (**Garg et Chandel, 2010**) (**Mekahlia, 2014**). Voir la **Figure 14**.



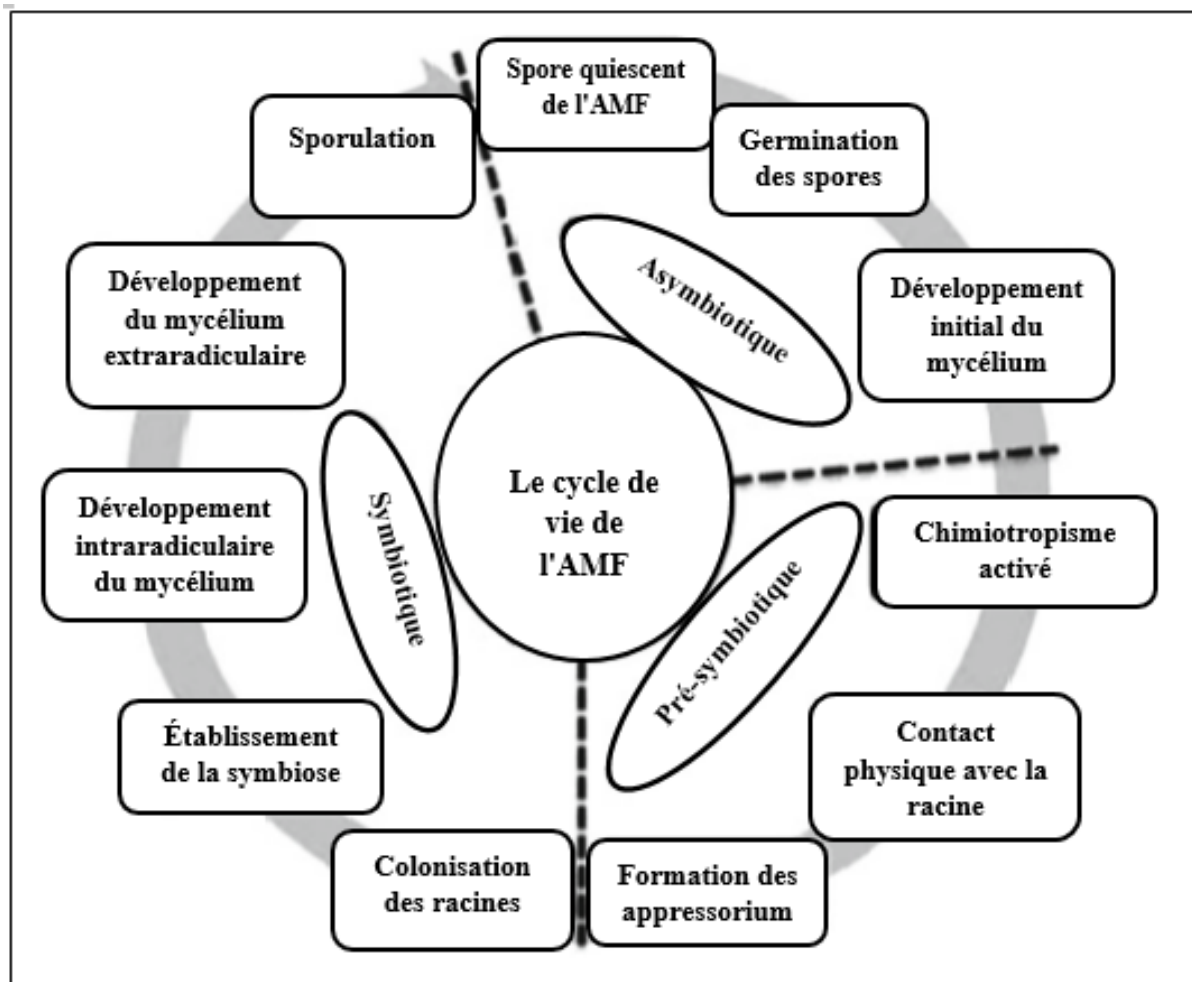
**Figure 14** : Stades de colonisation des racines par un champignon mycorhizien à arbuscules (AM). **(a)** La ramification des hyphes se produit lors de la perception de strigolactone libérée par la plante ; **(b)** expression de pENOD11: GUS lors de la perception du ou des facteurs Myc; **(c)** formation d'appressoriums et passage à travers les couches cellulaires externes des racines ; **(d)** propagation longitudinale du champignon apoplastique ; **(e)** formation d'arbuscules dans le cortex interne. Les microphotographies montrent des racines de riz colorées au chlorazole noir E et colonisées par des intraradices de *Glomus*. Barres, 25 µm. **(Paszkowski, 2006)**.

### II.2.1.1 Réactions fongiques aux signaux d'origine végétale

Pour les deux symbiotes, la période précédant le contact physique (formation d'évaluation) implique la reconnaissance et l'attraction de partenaires appropriés et d'autres événements favorisant une alliance. La survie du champignon biotrophe est renforcée par la germination et la colonisation rapide des plantes hôtes. Les spores de champignons AM persistent dans le sol et germent spontanément, indépendamment des signaux d'origine végétale. Toutefois, les exsudats racinaires et les substances volatiles peuvent favoriser ou supprimer la germination des spores, ce qui indique l'existence de « récepteurs » de spores sensibles aux altérations. Après la germination, le tube de germe d'hyphe pousse dans le sol. En l'absence d'hôte potentiel (phase asymbiotique) **(Paszkowski, 2006)**. Ceci constitue la phase pré-symbiotique et son succès est très dépendant de deux conditions : les propriétés du sol (par exemple, le pH, l'humidité et la température), et la plante hôte (par exemple, les exsudats de racines, comme les flavonoïdes, le CO<sub>2</sub>, et les facteurs cationiques inconnus du ramification) **(Buee et al., 2000 ; Besserer et al., 2006; Zsögön et al., 2008)**. Ces conditions sont capables de modifier le métabolisme des AMF, stimulant ainsi la croissance du mycélium et des ramifications hyphales **(Buee et al., 2000 ; Campelli et al., 2005 ; Requena et al., 2007)**. Après l'établissement d'un contact physique avec la surface de la racine, les cellules des hyphes extraradiculaires se différencient en cellules d'appressorium, et la phase symbiotique commence **(Brundrett, 2004 ; Ramos et al., 2009a, b ; Kiriacheck et al., 2009) (Souza, 2015)**. À partir du moment où un hyphe entre en contact avec la paroi d'une cellule épidermique, l'interaction passe en phase symbiotique **(Genre et Bonfante, 2016)**.

Les champignons semblent coloniser les tissus des racines de la plante hôte par l'intermédiaire d'une combinaison de processus mécaniques et enzymatiques et la participation coordonnée de la cellule hôte, ce qui facilite la pénétration des champignons mycorhiziens dans le cortex de la racine **(Bonfante et Perotto, 1992)** par l'action d'enzymes qui dissolvent les

parois cellulaires (Linderman, 1994) (Mekahlia, 2014). La morphologie des structures symbiotiques intraracinaires a été classée en deux types, Paris et Arum, selon les deux plantes où ils ont été décrits pour la première fois. Dans la colonisation de type Arum, le champignon prolifère le long de la racine dans les espaces intercellulaires et l'arbuscule entre dans les cellules par les axes résultants. Dans le type Paris, le champignon diffuse de cellule à cellule, et dans de nombreux cas des pelletons d'hyphes sont formés sans ou avec des arbuscules (Bonfante et Genre, 2008). La plupart des plantes forment une structure intermédiaire entre ces deux modèles, ce qui conduit à la formulation du terme « type Arum-Paris continuum » (Dickson, 2004) (Driai, 2016). Une brève description de différentes phases de développement de la symbiose mycorhizienne des AMF montre dans la figure 15.



**Figure 15** : Principaux processus au cours du cycle de vie des AMF (Souza, 2015).

### II.3 Spécificité des associations mycorhiziennes

On appelle spécificité d'une interaction entre deux organismes, la possibilité ou non qu'ont deux espèces données de contracter cette interaction. Dans le cas de la symbiose mycorhizienne, nous venons de voir que toutes les plantes ne s'associent pas avec n'importe quel champignon. Dans certains cas, des groupes bien délimités de plantes ne forment des mycorhizes qu'avec un groupe également bien délimités de champignons, comme par exemple les Ericales avec quelques genres seulement Ascomycètes. A l'inverse, la plupart des espèces de champignons endomycorhiziens arbusculaires semblent pouvoir coloniser les racines pratiquement toutes les plantes susceptibles d'héberger des Gloméromycètes, c'est-à-dire plus de 80 % des espèces connues (**Garbaye, 2013**).

### II.4 Rôle des mycorhizes

Les champignons mycorhiziens arbusculaires (MA), en tant que biotrophes obligatoires, dépendent pour leur croissance et leur activité du carbone fourni par leur plante hôte et, en échange, ils améliorent la nutrition minérale de la plante, en particulier l'acquisition du phosphore et, dans une certaine mesure, de l'azote et d'autres nutriments mineurs. Cet échange de nutriments a lieu à travers les interfaces symbiotiques qui se développent lorsque le champignon colonise le système racinaire (**Ferrol et Pérez-Tienda, 2009**).

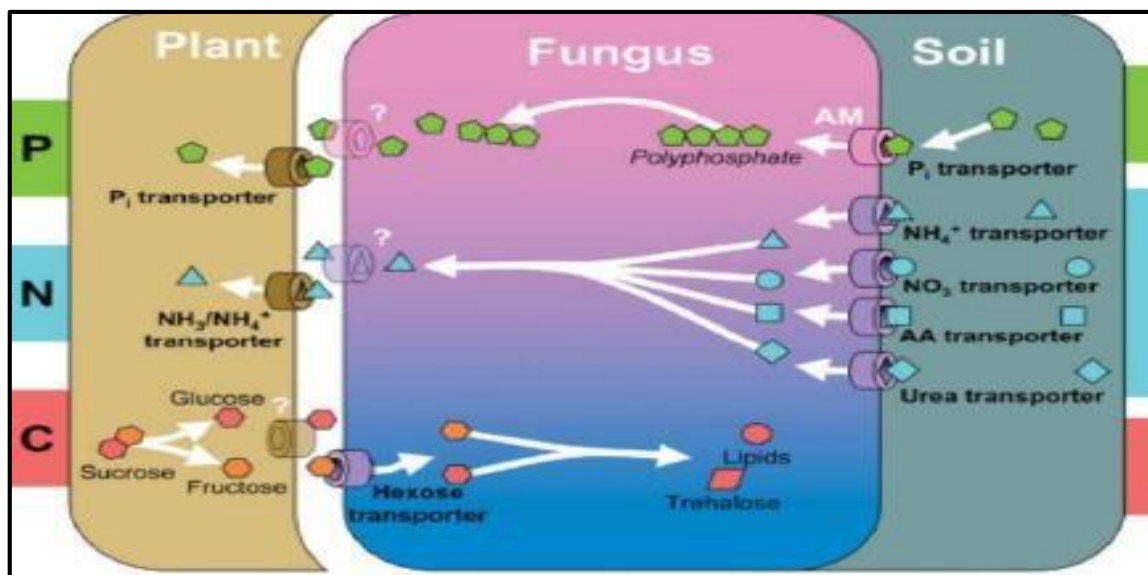
#### II.4.1 Alimentation en eau

Même si la plupart des travaux effectués avec les CMA s'est concentrée sur leurs effets sur la nutrition minérale dans les plantes, il y a aussi un intérêt croissant pour la résistance à la sécheresse des plantes mycorhizées (**Allen et Boosalis, 1983**). Les CMA sont importants dans l'agriculture durable, car ils améliorent les relations avec l'eau des plantes hôtes et augmentent ainsi leur résistance à la sécheresse (**Allen et Allen, 1986; Nelsen, 1987**) (**Mekahlia, 2014**).

#### II.4.2 Nutrition minérale

Les champignons MA ont une importance extraordinaire en ce qu'ils facilitent l'absorption des nutriments par la plante et lui confèrent une résistance aux stress biotiques et abiotiques (**Barea et al. 2002**). En raison de sa capacité à améliorer la nutrition de la plante, cette association est très utile pour la plante car celle-ci maintient sa croissance dans un environnement à teneur limitée en nutriments (**Nadeem et al., 2017**). Les champignons

mycorhiziens sont capables d'absorber presque tous les nutriments à des rythmes différents. Cependant, les champignons sont capables d'absorber le P le plus élevée efficacité, qui est dû à la production d'enzymes telles que la phosphatase. Bien qu'il ait été indiqué que les champignons sont capables d'absorber l'azote minéral et organique du sol, la question de savoir comment les champignons peuvent affecter l'absorption de l'azote par leur plante hôte fait encore l'objet d'un débat. Cela peut être dû aux différences chimiques qui existent entre ces éléments. Les champignons sont également capables d'absorber le K, le Mg, le Ca et le S. L'absorption des nutriments par les champignons est également importante dans des conditions de stress, où les champignons peuvent significativement augmenter l'absorption des nutriments par la plante. Par exemple, dans des conditions de stress salin, l'augmentation de l'absorption de nutriments tels que le K, le Mg et le Ca par les champignons peut aider la plante à tolérer le stress (Miransari, 2013).



**Figure 16:** Schéma récapitulant les principaux processus d'échanges de nutriments dans l'ensemble des symbioses mycorhiziennes (Bonfante et Genre, 2010). Les interfaces entre les trois compartiments sol, champignon et racine sont représentées. Le P inorganique (Pi) et les formes d'N organique ou inorganique, telles que  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  et les acides aminés (AA), sont prélevés dans le sol par des transporteurs spécialisés localisés dans le mycélium extra-racinaire.  $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$  et Pi (après hydrolyse des groupements poly-phosphate (Poly-P) chez les CMA) sont importés au niveau de l'interface symbiotique au niveau des arbuscules chez les CMA vers les cellules végétales grâce à des transporteurs spécifiques. Les transporteurs d'hexoses importent le carbone (C) de la plante jusqu'au champignon (Driai, 2016).

Quelques exemples sélectionnés ont été rapportés dans le tableau 4 qui indiquent le potentiel des champignons mycorhiziens pour améliorer la nutrition des plantes. Les champignons mycorhiziens sont impliqués dans la facilitation de l'absorption du phosphore par les plantes. Les champignons mycorhiziens ont un transporteur de phosphate pour le transport du Pi (phosphate inorganique) du sol à la plante (**Harrison et Van Buuren, 1995**). Les champignons MA augmentent la concentration de P dans les plantes en facilitant son absorption accrue à partir du sol grâce à une croissance hyphale extensive qui permet aux plantes d'explorer un plus grand volume de sol que les plantes non mycorhiziennes (**Ruiz-Lozano et Azcon, 2000**) (**Nadeem et al., 2017**).

**Tableau 4:** Amélioration de la nutrition des plantes grâce aux mycorhizes (**Nadeem et al., 2017**).

Nutriment	Culture	Mycorhizes	Références
Azote (N)	Pois d'Angole ( <i>Cajanus cajan</i> )	<i>Glomus mosseae</i>	( <b>Garg et Manchanda, 2008</b> )
	Chanvres de rivière ( <i>Sesbania aegyptiaca</i> )	<i>Glomus macrocarpum</i>	( <b>Giri et Mukerji, 2004</b> )
	Trèfle blanc ( <i>Trifolium repens</i> )	<i>Glomus mosseae</i>	( <b>Medina et al., 2006</b> )
Phosphore (P)	Soja ( <i>Glycine max</i> )	<i>Glomus etunicatum</i>	( <b>Sharifi et al., 2007</b> )
	Coton ( <i>Gossypium arboreum</i> )	<i>Glomus mosseae</i>	( <b>Tian et al., 2004</b> )
	Maïs ( <i>Zea mays</i> )	<i>Glomus mosseae</i>	( <b>Feng et al., 2002</b> )
	Tomate ( <i>Lycopersicon esculentum</i> )	<i>Glomus mosseae</i>	( <b>Al-Karaki, 2000</b> )
	Trèfle blanc ( <i>Trifolium repens</i> )	<i>Glomus mosseae</i>	( <b>Medina et al., 2006</b> )
	Trèfle blanc ( <i>Trifolium repens</i> )	<i>Glomus mosseae</i>	( <b>Medina et al., 2006</b> )
Potassium (K)	Soja ( <i>Glycine max</i> )	<i>Glomus etunicatum</i>	( <b>Sharifi et al., 2007</b> )
	Trèfle blanc ( <i>Trifolium repens</i> )	<i>Glomus mosseae</i>	( <b>Medina et al., 2006</b> )
Calcium (Ca)	Soja ( <i>Glycine max</i> )	<i>Glomus etunicatum</i>	( <b>Giri et Mukerji, 2004</b> )
Magnésium (Mg)	Chanvre de rivière ( <i>Sesbania aegyptiaca</i> )	<i>Glomus macrocarpum</i>	( <b>Giri et Mukerji, 2004</b> )
Soufre (S)	Criquet noir ( <i>Robinia pseudoacacia</i> )	<i>Rhizophagus intraradices</i>	( <b>Yang et al., 2016</b> )

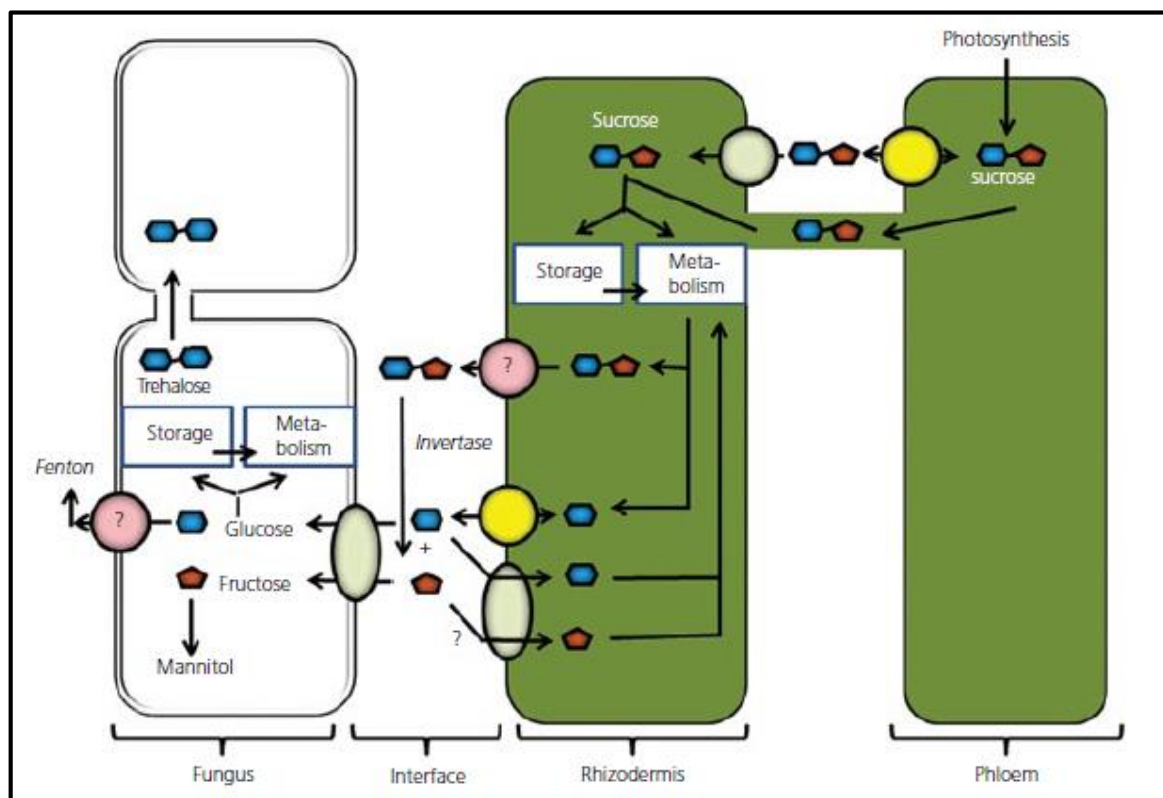
Chlorure (Cl)	Coton ( <i>Gossypium arboreum</i> )	<i>Glomus mosseae</i>	(Tian et al., 2004)
Zinc (Zn)	<i>Glycine max</i>	<i>Glomus etunicatum</i>	(Sharifi et al., 2007)
	Saule à corbeille ( <i>Salix viminalis</i> )	<i>Glomus intraradices</i>	(Bissonnette et al., 2010)
	Tomate ( <i>Solanum lycopersicum</i> )		(Watts-Williams et al., 2013)
Cuivre (Cu)	<i>Elsholtzia splendens</i>	<i>Gigasporamargarita</i> , <i>G. decipiens</i> , <i>Scutellospora gilmori</i> , <i>Acaulospora spp.</i>	(Wang et al., 2005)

Lorsque l'hyphes pénètre dans une cellule corticale de racine pour former un arbuscule, la paroi de la cellule fongique devient plus mince. La chitine, un composant principal des parois des cellules des champignons MA, présente une structure amorphe dans ces parois par rapport à la structure laminée et fibrillaire de la chitine dans les hyphes extraradiculaires et intercellulaires. Parallèlement à la pénétration du champignon dans la cellule hôte, la membrane plasmique de l'hôte est invaginée de près le long des hyphes pénétrants pour entourer les hyphes arbusculaires. La membrane plasmique végétale qui entoure les hyphes à arbuscules est appelée membrane périarbusculaire, comme la membrane péribactérienne qui entoure le bactérien dans le nodule racinaire de la légumineuse. La paroi cellulaire végétale est presque absente autour d'un arbuscule, de sorte que la membrane périarbusculaire fait étroitement face à la paroi fugitive à travers la matrice interfaciale. La matrice interfaciale est riche en B-glucane, en glycoprotéines riches en hydroxy-proline et en polysaccharides avec des résidus de N-acétyl galactose et de galactose. Ainsi, l'arbuscule donne aux deux symbiotes une grande surface dans laquelle les deux membranes sont en contact étroit à travers une fine matrice interfaciale. De telles caractéristiques micro-morphologiques de l'arbuscule sont adaptées au transfert de nutriments entre les symbiotes (Saito, 2000).

#### II.4.2.1 Cloisonnement du carbone

Des mécanismes doivent exister pour garantir que les racines mycorhiziennes reçoivent un approvisionnement adéquat en sucres pour la formation, le maintien et le fonctionnement des structures fongiques. Comme le saccharose est la principale forme de

transport des photoassimilats dans les plantes supérieures, ce sucre devrait jouer un rôle important dans le transfert de carbone dans la symbiose. Le mécanisme et le site de transfert du carbone restent flous. Il est probable que le saccharose délivré dans l'apoplaste à l'interface arbusculaire est hydrolysé par une invertase de la paroi cellulaire, et que les hexoses résultants, principalement le glucose, sont ensuite absorbés par la membrane plasmique du champignon. Une autre hypothèse est que les hyphes intercellulaires qui se développent parmi les cellules corticales sont les principaux sites d'absorption de l'hexose par le champignon. Dans cette section, nous examinons la nutrition in planta des champignons MA telle qu'elle est établie par les outils biochimiques et moléculaires. Les questions centrales se rapportent aux composés acquis par les structures fongiques intraradiculaires et à la régulation du métabolisme des glucides de l'hôte en réponse à la symbiose (Ferrol et Pérez-Tienda, 2009).



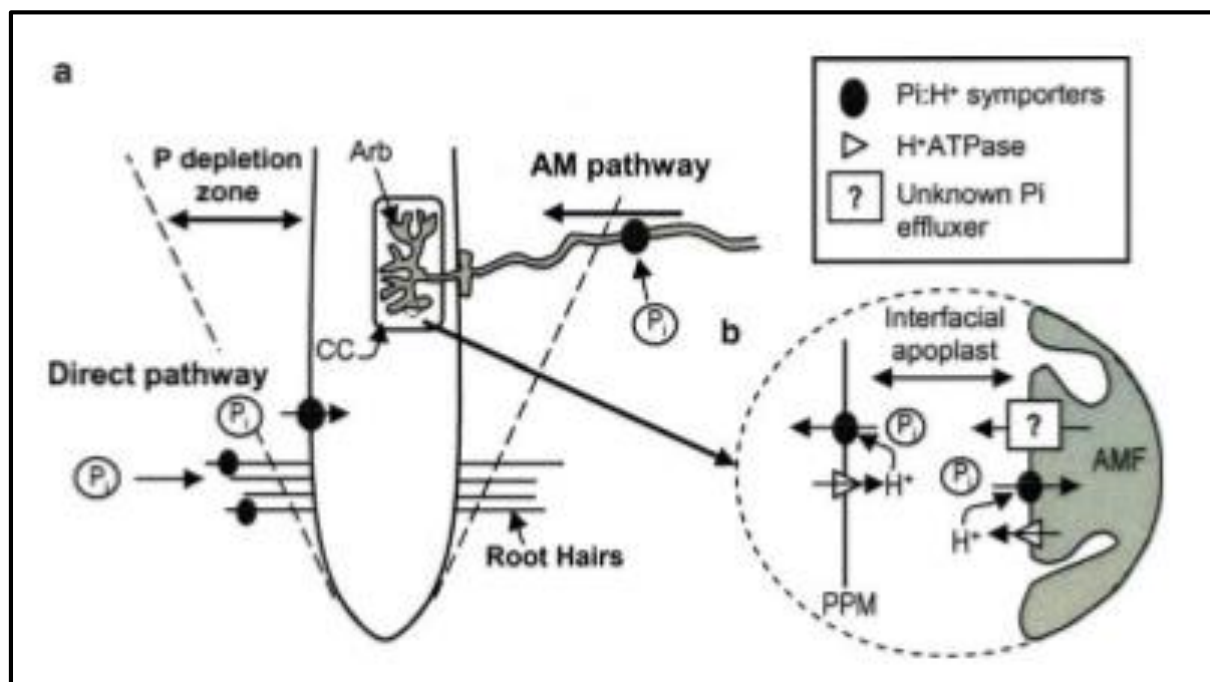
**Figure 17:** Distribution des glucides en symbiose ectomycorhizienne. Le saccharose, principal glucide de transport des plantes, est libéré du phloème par des voies symplastiques ou apoplastiques. Lorsqu'ils atteignent les cellules rhizodermiques, les glucides sont métabolisés, stockés ou exportés dans l'apoplaste commun. Les monosaccharides peuvent être importés par des cellules végétales ou des hyphes fongiques, puis canalisés dans le métabolisme, le stockage ou la réexportation. Cercles rouges - exportateurs ; cercles jaunes - facilitateurs bidirectionnel; ovales verts - importateurs couplés aux protons (Nehls et al., 2016).

### II.4.2.2 Mobilisation d'azote

On a constaté que les champignons VAM amélioraient la fixation biologique de l'azote et facilitaient ainsi l'apport d'azote dans le système de sol des plantes. L'inoculation de *Glomus deserticola* a induit une plus grande absorption de N par les racines du manioc, cultivé en allée avec *Glyricida* et *Leucaena*, que par les racines du manioc cultivé en allée avec *Senna* et sole. L'absorption active de  $\text{NO}_3^-$  par le mycélium externe de *Glomus intraradices* est monoxénique et a été signalée par **Bago et al.**, **Azcon et al.** ont indiqué que la mobilité du  $\text{NO}_3^-$  est sévèrement limitée par la sécheresse en raison de sa propre concentration et de son taux de diffusion. Dans ces conditions, le rôle des mycorhizes dans le transport du  $\text{NO}_3^-$  à la surface des racines peut donc être important. Des concentrations d'azote significativement plus élevées ont également été signalées dans les plantes inoculées par les mycorhizes que dans les plantes non mycorhiziennes, ce qui suggère que les hyphes de l'AVL peuvent utiliser des formes d'azote moins disponibles pour les plantes non mycorhiziennes (**Davamani et al., 2010**).

### II.4.2.3 Transport du phosphate

Selon la définition de **Smith et al., (2003)**, les plantes mycorhiziennes ont deux voies d'absorption du  $\text{P}_i$  : la voie "directe" à l'interface plante-sol, à travers les cellules épidermiques des racines, et la voie "mycorhizienne" via le mycélium fongique. Pour certaines espèces de plantes et combinaisons de champignons AM, il a été constaté que la colonisation AM entraîne une inactivation complète de la voie d'absorption directe du  $\text{P}_i$ , et que 100 % du phosphore (P) dans les tissus végétaux est fourni par le champignon AM (**Smith et al., 2004**) (**Ferrol et Pérez-Tienda, 2009**). Une fois que  $\text{P}_i$  est transféré dans les arbuscules, il est libéré du champignon et transporté à travers la membrane périarbusculaire dans la cellule corticale. Le mécanisme impliqué dans la libération de  $\text{P}_i$  des arbuscules est encore inconnu. Comme le flux de  $\text{P}_i$  à travers la membrane plasmique du champignon suit probablement un gradient de concentration, il pourrait être facilité par un canal anionique, un porteur ou une pompe non encore identifiés. Au cours des dernières années, les transporteurs végétaux impliqués dans l'absorption du  $\text{P}_i$  exporté à travers la membrane de l'arbuscule ont été identifiés chez plusieurs espèces de plantes (**Ferrol et Pérez-Tienda, 2009**).



**Figure 18** : Représentation chimique de l'absorption de P dans une racine d'AM. (a) L'absorption de P à partir d'une solution de sol est médiée par les symporteurs  $P_i : H^+$  végétaux et fongiques exprimés dans les hyphes externes ou l'épiderme et les poils de la racine. L'absorption rapide du P par les racines conduit à la formation d'une zone de déplétion, les hyphes fongiques s'étendent au-delà des zones de déplétion en absorbant le P et en le transportant vers les arbuscules intracellulaires (Arb) dans les cellules corticales colonisées (CC). (b) Le P absorbé par le champignon est libéré dans l'apoplaste interfacial par un mécanisme inconnu. L'absorption du P végétal à travers la membrane plasmique végétale (PPM) aux interfaces symbiotiques est également médiée par les symporteurs  $P_i : H^+$  en compétition avec la récupération du champignon AM (Grace et al., 2009).

### II.4.3 Synthèse des protéines et protection aux pathogènes

On a constaté que le mycorhize résistant aux maladies offre une protection adéquate au système racinaire contre l'attaque des champignons pathogènes. Le flétrissement, les maladies des racines et des tiges dans les cultures horticoles provoquent chaque année d'importantes pertes économiques. Ces agents pathogènes qui envahissent les racines influencent le type de sol, le pH, la température, la fertilité, l'humidité et la présence d'autres organismes du sol (Hemalatha et al., 2010). Plusieurs types de protéines sont synthétisées ou activées par la pénétration d'un champignon pathogène dans les tissus des pousses ou des racines et sont considérées comme des marqueurs des réactions de défense de l'hôte qui contrôlent le dévelop-

pement du pathogène (Ward 1986; Tahiri et al., 1990). En revanche, d'autres éléments impliqués dans le métabolisme cellulaire normal, comme l'ATPase de la membrane plasmique, disparaissent d'une cellule végétale infectée par un agent pathogène biotrophe (Spencer-Phillips et Gay, 1981 ; Gay, 1984 ; Woods et Gay, 1987). Les infections endomycorhiziennes ont été analysées pour détecter la présence de certaines de ces molécules afin d'élucider si une plante réagit à un symbiote fongique mycorhizien ou en contrôle le développement de manière similaire à celle des agents pathogènes (Gianinazzi-Pearson et al. 1995) (Gianinazzi-Pearson et al., 1995).

#### II.4.4 Activités hormonales

L'action globale des hormones produites par le champignon affecte le port général de la plante, dont la croissance des parties aériennes est souvent favorisée par rapport à celles des racines. Le champignon pour ainsi dire remplace partiellement les racines et cela à un moindre coût énergétique (Hamza, 2014).

#### II.4.5 Biostabilisation du sol

Les hyphes des CMA étant présents en quantité importante dans les sols, ils peuvent atteindre 111 m.cm<sup>-3</sup> de sol (Miller et al., 1995). Ils possèdent la propriété d'agir sur la macroagrégation des constituants du sol et donc sur sa stabilité (Tisdall, 1991). En effet, ces hyphes excrètent une glycoprotéine, la glomaline, permettant l'agglomération des microagrégats d'un diamètre inférieur à 250 µm pour former des macroagrégats stables supérieur à 250 µm (Tisdall, 1994; Wright et Upadhyaya, 1998). La concentration de la glomaline dans les sols dépend de la plante hôte et du champignon associé (Rilling et al., 2002). La stabilité du sol ainsi produite permet de lutter contre l'érosion, la perte de nutriments et de la matière organique par lixiviation, qui sont à l'origine d'une baisse de productivité en agriculture (Schreiner et Bethlenfalvay, 1995) (Driai, 2016).

#### II.4.6 Protection contre le stress biotique et abiotique

Les plantes mycorhiziennes ont été capables de produire mieux que les plantes non mycorhiziennes dans diverses situations de stress. De nombreux champignons mycorhiziens possèdent des caractéristiques individuelles spécifiques en ce qui concerne la tolérance aux températures extrêmes du sol, au pH, à l'humidité, à la faible fertilité, à la salinité, aux substances toxiques, etc., qui peuvent fournir à la plante hôte un avantage concurrentiel écolo-

gique facilitant l'augmentation de la survie, de la croissance, de la nutrition et/ou du rendement des plantes dans des conditions de stress. En outre, grâce à l'exploitation d'un plus grand volume de sol, à une croissance prolongée des racines et à une plus grande surface d'absorption, les plantes mycorhiziennes présentent une meilleure croissance que les plantes non mycorhiziennes, en particulier dans les régions arides et semi-arides où une faible humidité et une température élevée sont très critiques pour la survie et la croissance des plantes. Les champignons mycorhiziens sont également impliqués dans la détoxification des sols riches en métaux toxiques. Les mécanismes de tolérance aux métaux lourds sont également connus pour être présents dans les champignons mycorhiziens. On sait que les champignons endomycorhiziens ont un impact plus important que les champignons ectomycorhiziens sur la production de cultures horticoles et la revégétalisation de sites indésirables, en raison de leur gamme d'hôtes plus large (**Hemalatha et al., 2010**).

#### II.4.7 Rôle écosystémique et écologique

Les hyphes des CMA contribuent à la structure du sol. En effet, Les champignons mycorhiziens sont une composante majeure de matière organique du sol et ferait un grand apport pour le stockage du carbone dans le sol. Ces hyphes représentent aussi des canalisations pouvant transporter le carbone à partir des racines de plantes à d'autres organismes du sol impliquées dans les processus du cycle des éléments nutritifs (**Brundrett et Abbott, 2002**). Les champignons mycorhiziens peuvent aider les plantes à survivre dans les sols affectés par les précipitations acides (**Malcova et al., 1998**) et peuvent parfois être nécessaires pour remettre en état les habitats ou la conservation des espèces rares (**Koske et Gemma, 1995**) et même jouer le rôle de bioindicateurs (**Oehl et al., 2011b**). De plus, ces champignons sont une source importante de nourriture pour certains animaux (**McGee et Baczocha, 1994; Janos et al., 1995**) (**Mekahlia, 2014**).

## ***Conclusion***

## **Conclusion**

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

On découvre les différentes catégories de mycorhizes au niveau morphologiques et structurales, les principales structures des champignons mycorhiziens (les hyphes, les arbuscules et les vésicules), ainsi que le développement de la symbiose, son fonctionnement et les principaux facteurs abiotiques et biotiques qui peuvent intervenir dans le développement du mycorhize. Le développement des symbioses commence avec la germination des spores qui ne dépend pas de la plante hôte.

La symbiose mycorhizienne joue un rôle essentiel dans le fonctionnement et la structuration des communautés végétales, la restauration des sites dégradés et l'augmentent d'absorption des nutriments du sol. Ils sont essentiels à la germination des graines et à l'établissement des semis.

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

Notre étude nous aura permis d'apporter notre contribution à la connaissance des champignons mycorhiziens, leur diversité, structures et rôles.

*Références*

*Bibliographiques*

## Références bibliographiques

**Agerer, R. (1987–2002).** Colour atlas of Ectomycorrhizae. 1st–12th del. *Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, Germany*. In Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173 P.

**Agnolucci, M., Turrini, A., Giovannetti, M. (2019).** Molecular and functional characterization of beneficial bacteria associated with AMF spores. In *Methods in Rhizosphere Biology Research* (pp. 61-79). Springer, Singapore.

**Ahulu, E. M., Nakata, M., Nonaka, M. (2005).** Arum and Paris-type of arbuscular mycorrhiza in a mixed pine forest on sand dune soil in Niigata Prefecture, central Honshu, Japan. *Mycorrhiza*, 15, 129–136. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Al-Karaki, G.N. (2000).** Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. *Mycorrhiza* 10:51–54. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). *Arbuscular mycorrhizas: An overview*. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Allen E.B., Allen M.F.(1986).** Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizas and competition. *New Phytologist* 104: 559–571. In Mekahlia, M. N. (2014). *Dépendance mycorrhizienne de l'olivier (*Olea europaea* L.) dans l'est algérien et mycorrhization contrôlée de la variété Ferkeni*. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160P.

**Allen M. F., Boosalis MG.(1983).** Effects of two VA-mycorrhizal fungi on drought tolerance of winter wheat. *New Phytol* 93: 67–76. In Mekahlia, M. N. (2014). *Dépendance mycorrhizienne de l'olivier (*Olea europaea* L.) dans l'est algérien et mycorrhization contrôlée de la variété Ferkeni*. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160P.

**Ames, R.N. Schneider, R.W. (1979).** *Entrophospora*, a new genus in the Endogonaceae. *Mycotaxon* 8: 347-352. In Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bâ, A. M. (2013). *Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires*, 511P.

**Azcon, R., Gomez, M. and Tobar, R. (1996).** Biol Fertil Soil. 22:156-161. In Davamani, V., Lourduraj, A. C., Yogalakshmi, R. P., Velmurugan, M. (2010). Role of VAM in Nutrient Uptake of Crop Plants. In *Mycorrhizal Biotechnology* (pp. 43-52). CRC Press.

**Bâ, A., Duponnois, R., Diabaté, M. et Dreyfus, B. (2011).** Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest. Marseille: IRD. 254P.

**Bago, B., Vierheilig, H., Piche, Y. et al. (1996).** New Phytol. 133:273-280. In Davamani, V., Lourduraj, A. C., Yogalakshmi, R. P., Velmurugan, M. (2010). Role of VAM in Nutrient Uptake of Crop Plants. In *Mycorrhizal Biotechnology* (pp. 43-52). CRC Press.

**Barea, J., Azcon-Aguilar, C., Azcon, R. (2002).** Interactions between mycorrhizal fungi and rhizo- sphere micro-organisms within the context of sustainable soil-plant systems. In: Gange A.C., Brown, V.K. (eds). Multitrophic interactions in terrestrial systems. Cambridge University Press, Cambridge, pp 65–68. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Baudin, M. (2014).** Structure et fonction des complexes protéiques impliquant les facteurs de transcription NF-Y au cours de l'interaction symbiotique entre *Medicago truncatula* et *Sinorhizobium meliloti*. Thèse de doctorat. Université de Toulouse, Toulouse, France, 360P.

**Berbara R.L.L, Souza F.A., Fonseca, H.M.A.C. (2006).** Fungos micorrízicos arbusculares: muito além da nutrição. In: FENANDES, M. S. (ed). Nutrição Mineral de plantas. SBCS, Viçosa, pp 54–79. In Souza, T. (2015). Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi. Cham: Springer, 153P.

**Béreau, M., Louisanna, E., Grandcourt, A., Garbaye, J. (2003).** Symbiose mycorhizienne et nutrition minérale. Description et dynamique des milieux forestiers. Rev. For. Fr. LV., Numéro spécial: 74 - 83.

**Bertrand, I., Sauvadet, M., Guillot, E., D'hervilly, C., Plassard, C., Taschen, E., Marsden, C. Hedde, M. (2019).** Relations entre modes de gestion des agroécosystèmes et biodiversité fonctionnelle des sols. Innovations Agronomiques, 75: 107 - 124.

**Besserer A., Puech-Pagès, V., Kiefer, P., Gomez-Roldan, V., Jauneau, A., Roy S, Portais, J-C., Roux, C., Bécard, G., Sejalon-Delmas, N. (2006).** Strigolactones stimulate arbuscular

**Bever, J. D., Schultz, P. A., Pringle, A., Morton, J. B. (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(11), 923-931.

**Bever, J. D., Schultz, P. A., Pringle, A., Morton, J. B. (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(11), 923-931. In Smith, S. E., Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis* 3rd edn Academic Press: San Diego. CA, USA, 787P.

**Bever, J. D., Schultz, P. A., Pringle, A., Morton, J. B. (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(11), 923-931. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Bissonnette, L., St-Arnaud, M., Labrecque, M. (2010).** Phytoextraction of heavy metals by two Salicaceae clones in symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi during the second year of a field trial. *Plant Soil*. 332:55–67. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). *Arbuscular mycorrhizas: An overview*. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Bjorkman, E. (1960).** *Monotropa hypopitys* L.-an epiparasite on tree roots. *Physiologia Plantarum*, 13(2), 308-27. In Dexheimer, J. et Gérard, J. (1993). Application de quelques techniques cytochimiques à l'étude des interfaces des ectendomycorhizes de *Monotrope* (*Monotropa hypopitys* L.). *Acta Botanica Gallica*, 140 (5): 459-472.

**Blasius, D., Feil, W., Kottke, I., Oberwinkler, F. (1986).** Hartig net structure and formation in fully ensheathed ectomycorrhizas. *Nordic Journal of Botany* 6, 837–842. In Balestrini, R., Kottke, I. (2016). Structure and development of ectomycorrhizal roots. *Molecular mycorrhizal symbiosis*, 47-61.

**Bonfante, P. Genre, A. (2010).** Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature communications*, 48: 1038 – 1046.

**Bonfante, P., Genre, A. (2008).** Plants and arbuscular mycorrhizal fungi: an evolutionary-developmental perspective. Trends in Plant Science. 13, 492–498. *In* Driai, S. (2016). Impact des polluants d'origine industrielle sur le développement des champignons mycorrhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. Université BADJI MOKHTAR-ANNABA, 137P.

**Bonfante, P., Genre, A. (2010).** Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. Nature Communications. 1, 48. *In* Driai, S. (2016). Impact des polluants d'origine industrielle sur le développement des champignons mycorrhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. Université BADJI MOKHTAR-ANNABA, 137P.

**Bonfante-Fasolo P, Perotto S (1992).** Plant and endomycorrhizal fungi: the cellular and molecular basis of their interaction, In: Verma D (Ed), Molecular signals in plant-microbe communications, CRS Press, Boca Raton, FL, USA, pp. 445–470. *In* Mekahlia, M. N. (2014). Dépendance mycorrhizienne de l'olivier (*Olea europaea L.*) dans l'est algérien et mycorrhization contrôlée de la variété Ferkeni. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160p.

**Bonfante-Fasolo, P., Gianinazzi-Pearson, V. (1982).** Ultrastructural aspects of endomycorrhiza in the Ericaceae. III. Morphology of dissociated symbionts and modifications occurring during their re- association in axenic culture, New Phytologist 91: 691-704. *In* Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Brundrett, M. (2004).** Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews*, 79(3), 473-495. *In* Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Brundrett, M. C., Kendrick, B. (1990).** The roots and mycorrhizas of herbaceous woodland plants I. Quantitative aspects of morphology. *New Phytologist*, 14, 457–468. *In* Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Brundrett, M.C., Abbott, L.K. (2002).** Microorganisms in Plant Conservation and Biodiversity. Kluwer Academic Publishers. K.Sivasithamparam, K.W.Dixon & R.L.Barrett (eds) pp: 151–193. *In* Mekahlia, M. N. (2014). Dépendance mycorrhizienne de l'olivier (*Olea*

*europaea* L.) dans l'est algérien et mycorhization contrôlée de la variété Ferkeni. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160P.

**Buee, M., Rossignol, M., Jauneau, A., Ranjeva, R., Bécard, G. (2000).** The pre-symbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 13(6), 693-698. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Burgeff, H. (1959).** Mycorrhiza of orchids. In 'The orchids: a scientific survey'. (Ed. CL. Withner) pp. 361–395. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Campelli L.B., Ramos A.C, Façanha A.R., Campos, E. (2005).** Modulation of phosphohydrolases activities in apoplastic fluid from maize roots by arbuscular mycorrhizal fungus. In: XXXIV Reunião. Anual da Sociedade Brasileira de Bioquímica e Biologia Molecular, SBBQ, Águas de Lindóia, Sociedade Brasileira de Bioquímica e Biologia Molecular (Org), 236p. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Cavagnaro, T. R., Smith, F. A., Lorimer, M. F., Haskard, K. A., Ayling, S. M., Smith, S. E. (2001).** Quantitative development of Paris-type arbuscular mycorrhizas formed between *Asphodelus fistulosus* and *Glomus coronatum*. *New Phytologist*, 149, 105–113. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Châtaigner, J.M. et Duponnois, R. (2017).** Les microorganismes du sol : des outils biologiques pour satisfaire les objectifs du développement durable (ODD). F.F.E. *Annales des Mines - Réalités industrielles*, 1: 94 - 97.

**Chilvers, G. A. (1968).** Some distinctive types of eucalypt mycorrhiza. *Australian Journal of Botany*, 16(1), 49-70. In Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173P.

**Clements, M. (1988).** Orchid mycorrhizal associations. *Lindleyana*, 3, 73-86. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

- Cruz, C., Correia, P., Ramos, A., Carvalho, L., Bago, A., Loução, M. A. M. (2008).** Arbuscular mycorrhiza in physiological and morphological adaptations of Mediterranean plants. In: Varma, A., Hock, B. (eds). *Mycorrhiza: biology, genetics, novel endophytes and biotechnology*. Springer, Germany, pp. 729–749. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.
- Currah, R.S., Hambelton, S., Smreciu, A. (1988).** Mycorrhizae and Mycorrhizal fungi of *Calypso bilbosa*, Amer. J. Bot. 75: 739-752. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.
- Dalpé, Y. (2005).** Les mycorhizes : un outil de protection des plantes mais non une panacée. *Phytoprotection*, 86 (1): 53-59.
- Dalpé, Y., Souza, F.A., Declerck, S. (2005).** The life cycle of *Glomus* species in monoxenic culture. In: Declerck S, Strullu D-G, Fortin JA (eds) *In Vitro culture of mycorrhizas*. Springer, Heidelberg, pp. 49–71. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham : Springer, 153P.
- Dangeard, P. A. (1896).** Une maladie du peuplier dans l'ouest de la France. *Le Botaniste*, 5, 38-43. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.
- Das, A., Varma, A. (2009).** Symbiosis: the art of living. In *Symbiotic Fungi* (pp. 1-28). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Davamani, V., Lourduraj, A. C., Yogalakshmi, R. P., Velmurugan, M. (2010).** Role of VAM in Nutrient Uptake of Crop Plants. In *Mycorrhizal Biotechnology* (pp. 43-52). CRC Press.
- Davamani, V., Lourduraj, A. C., Yogalakshmi, R. P., Velmurugan, M. (2010).** Role of VAM in Nutrient Uptake of Crop Plants. In *Mycorrhizal Biotechnology* (pp. 43-52). CRC Press.
- Dearnaley, J. D. (2007).** Further advances in orchid mycorrhizal research. *Mycorrhiza*, 17(6), 475-486. In Dearnaley, J., Perotto, S., Selosse, M. A. (2016). Structure and development of orchid mycorrhizas. *Molecular mycorrhizal symbiosis*, 63-86.

**Dearnaley, J., Perotto, S., Selosse, M. A. (2016).** Structure and development of orchid mycorrhizas. *Molecular mycorrhizal symbiosis*, 63-86.

Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.

**Dexheimer, J. et Gérard, J. (1993).** Application de quelques techniques cytochimiques à l'étude des interfaces des ectendomycorhizes de *Monotrope* (*Monotropa hypopitys* L.). *Acta Botanica Gallica*, 140 (5): 459-472.

**Dickson, S. (2004).** The Arum–Paris continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 163, 187–200. *In* Driai, S. (2016). Impact des polluants d'origine industrielle sur le développement des champignons mycorrhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. *Université BADJI MOKHTAR-ANNABA*, 137P.

**Ditengou, F. A. B eguiristain T, Lapeyrie F. (2000).** Root hair elongation is inhibited by hypaphorine, the indole alkaloid from the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius*, and restored by indole-3-acetic acid. *Planta*, 211(5), 722-728. *In* Gregory, P. J. (2008). *Plant roots: growth, activity and interactions with the soil*. John Wiley & Sons, 318P.

**Dos Santos, V. L., Muchoveg, R.M., Uchoveg, R.M., Borges, A.C., Neves, J.C.L. Kasuya, M.C.M. (2001).** Vesicular-arbuscular/ectomycorrhiza succession in seedlings of *Eucalyptus* spp. *Brazilian Journal of Microbiology*, 32: 81-86. *In* Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013). Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires., 511P.

**Dotzler, N., Walker, C., Krings, M., Hass, H., Kerp, H., Taylor, T. N., Agerer, R. (2009).** Acaulosporoid glomeromycotan spores with a germination shield from the 400-million-year-old Rhynie chert. *Mycological Progress*, 8(1), 9-18. *In* Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Driai, S. (2016).** Impact des polluants d'origine industrielle sur le développement des champignons mycorrhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. *Université BADJI MOKHTAR-ANNABA*, 137P.

**Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013).** Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.

**Egerton-Warburton, L. Allen, M. F. (2001).** Endo- and ectomycorrhizas in *Quercus agrifolia* Nee. (Fagaceae): patterns of root colonization and effects on seedling growth. *Mycorrhiza*, 11 : 283-290. In Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013). Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.

**Egger, K.N. (1996).** Molecular systematics of E-strain mycorrhizal fungi: Wilcoxina and its relationship to *Tricharina* (Pezizales). *Can. J. Bot.* 74: 773–779. In Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173 P.

**Egli, S., Brunner, I. (2002).** Les mycorhizes : Une fascinante biocénose en forêt. Notice pour le praticien, 35 : 1-8.

**Feng, G., Zhang, F., Li, X. et al. (2002).** Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza*. 12:185–190. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Ferrol, N., Pérez-Tienda, J. (2009).** Coordinated nutrient exchange in arbuscular mycorrhiza. In *Mycorrhizas-functional processes and ecological impact* (pp. 73-87). Springer, Berlin, Heidelberg.

**Ferrol, N., Pérez-Tienda, J. (2009).** Coordinated nutrient exchange in arbuscular mycorrhiza. In *Mycorrhizas-functional processes and ecological impact* (pp. 73-87). Springer, Berlin, Heidelberg.

**Frank, B. (1885).** *Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze*. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 3, 128–145. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

- Fusconi, A., Bonfante-Fasolo, P. (1984).** Ultrastructural aspects of host-endophyte relationships in *Arbutus unedo* L. mycorrhizas. *New Phytologist*, 96(3), 397-410. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.
- Gallaud, I. (1905).** Etudes sur les mycorrhizes endotrophes. *Revue General de Botanique* 17, 5-48, 66-85, 123-136, 223-239, 313-325, 423-433, 479-500. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.
- Garbaye, J. (2013).** La symbiose mycorrhizienne : Une association entre les plantes et les champignons. 6<sup>ème</sup> éd. Paris: Editions Quae. 280 P.
- Garg, N., Manchanda, G. (2008).** Effect of arbuscular mycorrhizal inoculation on salt-induced nodule senescence in *Cajanus cajan* (pigeonpea). *J. Plant Growth Regul.* 27:115-124. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.
- Garg, N., Chandel, S. (2010).** Arbuscular mycorrhizal networks: process and functions. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30: 581-599. In Mekahlia, M. N. (2014). Dépendance mycorrhizienne de l'olivier (*Olea europaea* L.) dans l'est algérien et mycorrhization contrôlée de la variété Ferkeni. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160p.
- Gay, J.L. (1984).** Mechanisms of biotrophy in fungal pathogens. In: Wood, R.K.S., Jelli, G.J. (eds) *Plant Diseases: Infection, Damage and Loss*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 49-59. In Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, S. (1995). Proteins and protein activities in endomycorrhizal symbioses. In *Mycorrhiza* (pp. 251-266). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Genre, A., Bonfante, P. (2016).** The structure of arbuscular mycorrhizas: A cell biologist's view. *Molecular Mycorrhizal Symbiosis*, 33-46.
- Gerdemann, J. W., Trappe, J. M. (1974).** The Endogonaceae in the Pacific Northwest. *Mycologia Memoir No. 5. Mycol. Soc. Amer., New York Botanical Garden, New York*, 76 p. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.
- Gerdemann, J.W. Trappe, J.M. (1974).** The Endogonaceae in the Pacific Northwest. *Mycologia memoir n° 5*, The Mycological Society of America, 76 p. In Duponnois, R., Hafidi,

M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013). Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.

**Gianinazzi-Pearson, V., Dumas-Gaudot, E., Gollotte, A., Tahiri-Alaoui, A., Gianinazzi, S. (1995).** Cellular and molecular defence-related root responses to invasion by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 113:45-57. In Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, S. (1995). Proteins and protein activities in endomycorrhizal symbioses. In *Mycorrhiza* (pp. 251-266). Springer, Berlin, Heidelberg.

**Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, S. (1995).** Proteins and protein activities in endomycorrhizal symbioses. In *Mycorrhiza* (pp. 251-266). Springer, Berlin, Heidelberg.

**Gianinazzi-Pearson, V., Gollotte, A., Dumas-Gaudot, E., Franken, P., Gianinazzi, S. (1994a).** Gene expression and molecular modifications associated with plant responses to infection by arbuscular mycorrhizal fungi. In M. J. Daniels, J. A. Downie, & A. E. Osbourn (Eds.), *Advances in molecular genetics of plant-microbe interactions* (Vol. 3, pp. 179–186). In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Gianinazzi-Pearson, V., Tahiri-Alaoui, A., Antoniw, J. F., Gianinazzi, S., Dumas-Gaudot, E. (1992).** Weak expression of the pathogenesis related PR-b 1 gene and localization of related protein during symbiotic endomycorrhizal interactions in tobacco roots. *Endocytobiosis and cell research*, 8(2-3), 177-185. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Giri, B., Mukerji, K. (2004).** Mycorrhizal inoculant alleviates salt stress in *Sesbania aegyptiaca* and *Sesbania grandiflora* under field conditions: evidence for reduced sodium and improved magnesium uptake. *Mycorrhiza*. 14:307–312. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Goto, B. T., Maia, L. C. (2006).** Glomerospores: a new denomination for the spores of Glomeromycota, a group molecularly distinct from the Zygomycota. *Mycotaxon*, 96(4), 129-132. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Grace, E. J., Smith, F. A., Smith, S. E. (2009).** Deciphering the arbuscular mycorrhizal pathway of P uptake in non-responsive plant species. *In Mycorrhizas-Functional processes and ecological impact* (pp. 89-106). Springer, Berlin, Heidelberg.

**Gregory, P. J. (2008).** *Plant roots: growth, activity and interactions with the soil*. John Wiley & Sons, 318P.

**Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000).** General aspects of mycorrhiza. *In Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Hadley, G. (1982).** Orchid mycorrhiza, in: *Orchid Biology: Reviews and Perspectives*, Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 83-188. *In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000).* General aspects of mycorrhiza. *In Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Hall, I. R. (1977).** Species and mycorrhizal infections of New Zealand Endogonaceae. *Transactions of the British Mycological Society*, 68(3), 341-356. *In Souza, T. (2015).* *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer.

**Hall, I.R. (1977).** Species and mycorrhizal infections of New Zealand Endogonaceae. *Transactions of British Mycological Research*, 341-356. *In Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013).* Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.

**HAMZA, N. (2014).** Application des mycorhizes arbusculaires en culture maraîchère cas de la pastèque (*Citrullus lanatus*). Mémoire de Magister, Université Ferhat Abbas Sétif 1, Algérie, 54P.

**Harrison, M.J., van Buuren, M.L. (1995).** From the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature*, 378P. *In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017).* Arbuscular mycorrhizas: An overview. *In Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Hemalatha, P., Velmurugan, M., Harisudan, C., Davamani, V. (2010).** Importance of mycorrhizae for horticultural crops. *In Mycorrhizal Biotechnology* (pp. 138-149). CRC Press.

- Hemalatha, P., Velmurugan, M., Harisudan, C., Davamani, V. (2010).** Importance of mycorrhizae for horticultural crops. In *Mycorrhizal Biotechnology* (pp. 138-149). CRC Press.
- Hodge, A., Storer, K. (2014).** Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems. *Plant and soil*, 386(1-2), 1-19. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.
- Ingleby, K., Mason, P. A., Last, F. T., Fleming, L. V. (1990).** *Identification of ectomycorrhizas*. Institute of Terrestrial Ecology Research Publication No. 5. HMSO, London. In Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173P.
- Jano, D.P., Sahley, C.T., Emmons, L.H. (1995).** Rodent dispersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. *Ecol* 76: 1852–1858. In Mekahlia, M. N. (2014). Dépendance mycorrhizienne de l'olivier (*Olea europaea L.*) dans l'est algérien et mycorrhization contrôlée de la variété Ferkeni. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160P.
- Janse, J. M. (1897).** Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. *Ann Jardin Bot Buitenzorg*, 14, 53-201. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India.
- Jones, F. R. (1924).** A mycorrhizal fungus in the roots of legumes and some other plants. *J. agric. Res*, 29(9), 459-470. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.
- Kiriachek, S. G., Azevedo, L. C. B. D., Peres, L. E. P., Lambais, M. R. (2009).** Regulação do desenvolvimento de micorrizas arbusculares. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 33(1), 1-16. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.
- Koske, R.E., Gemma, J.N. (1995).** Vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculation of Hawaiian plants: a conservation technique for endangered tropical species. *Pacific Sci* 49: 181–191. In Mekahlia, M. N. (2014). Dépendance mycorrhizienne de l'olivier (*Olea europaea L.*) dans l'est algérien et mycorrhization contrôlée de la variété Ferkeni. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160P.

- Krüger, M., Krüger, C., Walker, C., Stockinger, H., Schüßler, A. (2012).** Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from
- Kuga, Y., Saito, K., Nayuki, K., Peterson, R. L., Saito, M. (2008).** Ultrastructure of rapidly frozen and freeze-substituted germ tubes of an arbuscular mycorrhizal fungus and localization of polyphosphate. *New Phytologist*, 178(1), 189-200. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.
- Kulikov, P. V. and Filippov, E. G. (2001).** Specific Features of Mycorrhizal Symbiosis Formation in the Ontogeny of Orchids of the Temperate Zone. *Russian Journal of Ecology*, 32 (6): 408-412.
- Lacey, M. E., West, J. S. (2007).** *The air spora: a manual for catching and identifying airborne biological particles*. Springer Science & Business Media, 156P.
- Lemoine, M. C., Gollotte, A., Gianiozzi-Pearson, V. (1995).** Localization of  $\beta(1-3)$  glucan in walls of the endomycorrhizal fungi *Glomus mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe and *Acaulospora laevis* Gerd. & Trappe during colonization of host roots. *New Phytologist*, 129, 97–105. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.
- Linderman RG (1994).** Role of VAM fungi in biocontrol, in: Health Pflieger F.L, Linderman R.G. (Eds.), *Mycorrhizae and plants*, American Phytopathological Society, St. Paul, pp: 1–27. In Mekahlia, M. N. (2014). *Dépendance mycorrhizienne de l'olivier (Olea europaea L.) dans l'est algérien et mycorrhization contrôlée de la variété Ferkeni*. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160p.
- Lodwig, E.M., Hosie, A.H.F., Bourdès, A., Findlay, K., Allaway, D., Karunakaran, R., Downie, J.A., Poole, P.S. (2003).** Amino-acid cycling drives nitrogen fixation in the legume-Rhizobium symbiosis. *Nature* 422, 722–726.
- Lohman, M. L. (1927).** Occurrence of mycorrhiza in Iowa forest plants. *University of Iowa Studies in Natural History*, 11, 33–58. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

- Louarn, J. (2013).** Exploitation des champignons mycorrhiziens à arbuscules pour la protection du tournesol contre *Orobanche cumana*. Thèse de doctorat. Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier), Toulouse, France. 285P.
- Maia, L. C., Yano-Melo, A. M. (2001).** Germination and germ tube growth of the arbuscular mycorrhizal fungi *Gigaspora albida* in different substrates. *Brazilian Journal of Microbiology*, 32(4), 281-285. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.
- Malcova, R., Vosatka, M., Albrechtova, J. (1998).** Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and simulated acid rain on the growth and coexistence of the grasses *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia flexuosa*. *Plant. Soil* 207: 45–57. In Mekahlia, M. N. (2014). Dépendance mycorhizienne de l'olivier (*Olea europaea L.*) dans l'est algérien et mycorhization contrôlée de la variété Ferkeni. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160P.
- Massicotte, H. B., Melville, L. H., Molina, R., Peterson, R. L. (1993).** Structure and histochemistry of mycorrhizae synthesized between *Arbutus menziesii* (Ericaceae) and two basidiomycetes, *Pisolithus tinctorius* (Pisolithaceae) and *Piloderma bicolor* (Corticaceae). *Mycorrhiza*, 3(1), 1-11. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.
- Massicotte, H. B., Peterson, R. L., Ackerley, C. A., Piché, Y. (1986).** Structure and ontogeny of *Alnus crispa*–*Alpova diplophloeus* ectomycorrhizae. *Canadian journal of botany*, 64(1), 177-192. In Gregory, P. J. (2008). *Plant roots: growth, activity and interactions with the soil*. John Wiley & Sons, 318P.
- McGee, P.A., Baczocho, N. (1994).** Sporocarpic Endogonales and Glomales in the scats of *Rattus* and *Perameles*. *Mycological Res* 98: 246–249. In Mekahlia, M. N. (2014). Dépendance mycorhizienne de l'olivier (*Olea europaea L.*) dans l'est algérien et mycorhization contrôlée de la variété Ferkeni. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160P.
- Medina, A., Vassileva, M., Barea, J.M. et al. (2006).** The growth-enhancement of clover by *Aspergillus*- treated sugar beet waste and *Glomus mosseae* inoculation in Zn contaminated soil. *Appl Soil Ecol*. 33:87–98. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Mekahlia, M. N. (2014).** Dépendance mycorhizienne de l'olivier (*Olea europaea L.*) dans l'est algérien et mycorhization contrôlée de la variété Ferkeni. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160p.

**Miller, R.M., Jastrow, J.D., Reinhardt, D.R. (1995).** External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecologia*. 103, 17–23. *In* Driai, S. (2016). Impact des polluants d'origine industrielle sur le développement des champignons mycorhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. Université BADJI MOKHTAR-ANNABA, 137P.

**Miransari, M. (2013).** Arbuscular mycorrhizal fungi and uptake of nutrients. *In Symbiotic endophytes* (pp. 253-270). Springer, Berlin, Heidelberg.

**Morton, J.B, Benny, G.L. (1990).** Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* 37:471–491. *In* Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Morton, J.B. Redecker, D. (2001).** Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*, 93:181-195. *In* Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013). Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.

**Morton, J.B., Benny, J. (1990).** Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new soborders, Glominae and Gigasporinae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an amediation of Glomaceae. *Mycotaxon*, 37: 471-491. *In* . *In* Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013). Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.

**Morton, J.B., Redecker, D. (2001).** Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant

molecular and morphological characters. *Mycologia*, 93(1), 181-195. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Morton, J.B., Redecker, D. (2001).** Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*, 93: 181–195. In Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173P.

**Mosse, B. (1953).** Fructifications associated with mycorrhizal strawberry roots. *Nature*, 171, 9. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Mousain, D., Matumoto-Pintro, P., Quiquampoix, H. (1997).** Le rôle des mycorhizes dans la nutrition phosphatée des arbres forestiers. *Revue forestière française*, n° sp. : 67-81.

**Mukerji, K.G. Sharma, M. (1996).** Mycorrhizal relationships in forest ecosystem, in : *Forests: A Global Perspective*, Majumdar, S. K., Miller, E. W., & Brenner, F. J. , eds., The Pennsylvania Acad. Sci. USA, pp.95-125. In Raina, S., Chamola, B. P., Mukerji, K. G. (2000). *Evolution of mycorrhiza*. In *Mycorrhizal Biology* (pp. 1-25). Springer, Boston, MA.

mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS Biol* 4:1239–1247. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017).** Arbuscular mycorrhizas: An overview. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Nageli, C. (1842).** Pilze im Innern von Zellen. *Linnaea*, 16, 278–285. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Nehls, U., Das, A., Neb, D. (2016).** Carbohydrate metabolism in ectomycorrhizal symbiosis. *Molecular mycorrhizal symbiosis*, 10, 161-178.

**Oehl F., Jansa J., Ineichen, K., Mäder, P., van der Heijden, M. (2011b).** Arbuscular mycorrhizal fungi as bio-indicators in Swiss agricultural soils. *FAO* 2011. In Mekahlia, M. N. (2014). Dépendance mycorhizienne de l’olivier (*Olea europaea L.*) dans l’est algérien et

mycorhization contrôlée de la variété Ferkeni. Thèse de Doctorat, Université Badji Mokhtar Annaba, Algérie, 160P.

**Oehl, F., de Souza, F. A., Sieverding, E. (2008).** Revision of *Scutellospora* and description of five new genera and three new families in the arbuscular mycorrhiza-forming Glomeromycetes. *Mycotaxon*, 106(1), 311-360. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Öpik, M., Moora, M., Liira, J., Zobel, M. (2006).** Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 94(4), 778-790. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Paillart, B. Peyrière, M. (2019).** Sous Terre : Bactéries et champignons en action. Le Seuil Communications, 105: 207 - 219.

**Parniske, M. (2008).** Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 6(10), 763-775. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. *In Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Paszkowski, U. (2006).** A journey through signaling in arbuscular mycorrhizal symbioses 2006. *New phytologist*, 172: 35-46.

**Peterson, R. L., Currah, R. S. (1990).** Synthesis of mycorrhizae between protocorms of *Goodyera repens* (Orchidaceae) and *Ceratobasidium cereale*. *Canadian Journal of Botany*, 68(5), 1117-1125. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. *In Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004).** *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173P.

**Petri, L. (1903).** Ricerche sul signifacato morfologica del prosperoidi (sporangiole di Janse) nelle micorrize endotrofiche. *Nuovo Giornale Botanico Italiano*, 10, 541. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

- Peyret-Guzzon, M. (2014).** Etudes moléculaires de la diversité des communautés et populations de champignons mycorhiziens à arbuscules (Glomeromycota). Thèse de doctorat. Université de Bourgogne, France. 191P.
- Peyronel, B. (1923).** *Fructication de l'endophyte à arbuscules et à vésicules des mycorhizes endotrophes.* Bulletin of Society of Mycology of France, 39, 119–126. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world.* Springer India, 87P.
- Peyronel, B. (1924).** Specie di “*Endogone*” produttrici di micorize endotrofiche. Bollettino della Stazione di Patologia Vegetale di Roma, 5, 73-75. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world.* Springer India, 87 P.
- phylum to species level. *New phytologist*, 193(4), 970-984. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi.* Cham: Springer, 153P.
- Plenchette, C. (2005).** Mycorhizes et nutrition phosphatée des plantes. France : Dijon Cedex. PP. 217-219.
- Powell, J., Klironomos, J. (2007).** The ecology of plant–microbial mutualisms. In *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry* (pp. 257-281). Academic Press.
- Raina, S., Chamola, B. P., Mukerji, K. G. (2000).** Evolution of mycorrhiza. In *Mycorrhizal Biology* (pp. 1-25). Springer, Boston, MA.
- Ramos, A. C., Façanha, A. R., Feijó, J. A. (2008b).** Proton (H<sup>+</sup>) flux signature for the presymbiotic development of the arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 178(1), 177-188. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi.* Cham: Springer, 153P.
- Ramos, A. C., Façanha, A. R., Lima, P. T., Feijo, J. (2008c).** PH signature for the responses of arbuscular mycorrhizal fungi to external stimuli. *Plant Signaling & Behavior*, 3(10): 1–3. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi.* Cham: Springer, 153P.
- Ramos, A. C., Lima, P. T., Dias, P. N., Kasuya, M. C. M., Feijó, J. A. (2009).** A pH signaling mechanism involved in the spatial distribution of calcium and anion fluxes in ectomycorrhizal roots. *New Phytologist*, 181(2), 448-462. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi.* Cham: Springer, 153P.

**Ramos, A. C., Lima, P. T., Dias, P. N., Kasuya, M. C. M., Feijó, J. A. (2009a).** A pH signaling mechanism involved in the spatial distribution of calcium and anion fluxes in ectomycorrhizal roots. *New Phytologist*, 181(2), 448-462. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Ramos, A.C., Façanha, A.R., Feijó, J.A. (2008a).** Ion dynamics during the polarized growth of arbuscular mycorrhizal fungi: from presymbiosis to symbiosis. In: Varma A, Hock B (eds) *Mycorrhiza: biology, genetics, novel endophytes and biotechnology*. Springer, Germany, pp. 241–261. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Rayner, M. C., (1926–1927).** Mycorrhiza. *New Phytologist*, 25, 1–50, 65–108, 171–190, 248–263, 338–372, 26, 22–45, 85–114. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Read, D. J. (1996).** The structure and function of the ericoid mycorrhizal root. *Annals of Botany*, 77(4), 365-374. In Gregory, P. J. (2008). *Plant roots: growth, activity and interactions with the soil*. John Wiley & Sons, 318P.

**Read, D.J. (1991).** Mycorrhizas in ecosystems-nature's response to the law of the minimum, in: *Frontiers in Mycology*. D.L. Hawksworth, ed., CAB International, Wallingford, U.K. pp. 101-130. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). *General aspects of mycorrhiza*. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Redecker, D., Morton, J. B. Bruns, T. D. (2000).** Molecular phylogeny of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus sinuosum* and *Sclerocystis coremioides*. *Mycologia*, 92: 282-285. In Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013). *Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires*, 511P.

**Redecker, D., Morton, J. B., Bruns, T. D. (2000).** Molecular phylogeny of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus sinuosum* and *Sclerocystis coremioides*. *Mycologia*, 92(2), 282-285. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Redecker, D., Schüßler, A., Stockinger, H., Stürmer, S. L., Morton, J. B., Walker, C. (2013).** An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi

(Glomeromycota). *Mycorrhiza*, 23(7), 515-531. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Requena, N., Serrano, E., Ocón, A., Breuninger, M. (2007).** Plant signals and fungal perception during arbuscular mycorrhiza establishment. *Phytochemistry*, 68(1), 33-40. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Richardson, K. A., Peterson, R. L., Currah, R. S. (1992).** Seed reserves and early symbiotic protocorm development of *Platanthera hyperborea* (Orchidaceae). *Canadian Journal of Botany*, 70(2), 291-300. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Rilling, J.K., Gutman, D.A., Zeh, T.R., Pagnoni, G., Berns, G.S., Kilts, C.D. (2002).** A neural basis for social cooperation. *Neuron*. 35, 395–405. In Driai, S. (2016). Impact des polluants d'origine industrielle sur le développement des champignons mycorrhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. Université BADJI MOKHTAR-ANNABA, 137P.

**Rivett, M. F. (1924).** The root-tubercles in *Arbutus unedo*. *Annals of Botany*, 38(152), 661-677. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Robertson, D. C., Robertson, J. A. (1985).** Ultrastructural aspects of *Pyrola* mycorrhizae. *Canadian Journal of Botany*, 63(6), 1089-1098. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Ruiz-Lozano, J.M., Azcon, R. (2000).** Symbiotic efficiency and infectivity of an autochthonous arbuscular mycorrhizal *Glomus sp.* from saline soils and *Glomus deserticola* under salinity. *Mycorrhiza* 10:137–143. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Saad, D. (2009).** Etude des endomycorhizes de la variété Sigoise d'olivier (*Olea europea L.*) et essai de leur application à des boutures semi – ligneuses. Mémoire de Magister, en Biotechnologie, Faculté des Sciences, Université d'Oran, Oran, Algérie. P. 33.

**Sahraoui, A. L. (2013).** La Mycorhize à arbuscules: quels bénéfices pour l'homme et son environnement dans un contexte de développement durable?. *Synthèse: Revue des Sciences et de la Technologie*, 26, 06-19.

**Saito, M. (2000).** Symbiotic exchange of nutrients in arbuscular mycorrhizas: transport and transfer of phosphorus. In *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function* (pp. 85-106). Springer, Dordrecht.

**Satyanarayana, T., Garg, S. (2000).** General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

**Scales, P. F., Peterson, R. L. (1991).** Structure and development of *Pinus banksiana*–*Wilcoxina* ectendomycorrhizae. *Canadian journal of botany*, 69(10), 2135-2148. In Gupta, V., **Scales, P.F., Peterson, R.L. (1991b).** Structure and development of *Pinus banksiana* – *Wilcoxina* ectendomycorrhizae. *Can. J. Bot.* 69: 2135–2148. In Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173 P.

**Schlicht, A. (1889).** *Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen*. *Landwirtschaftliche Jahrbcher*, 18, 478–506. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Schreiner, R.P., G.J. Bethlenfalvay. (1995).** Mycorrhizal interactions in sustainable agriculture. *Critical Reviews in Biotechnology*. 15, 271-285. In Driai, S. (2016). Impact des polluants d'origine industrielle sur le développement des champignons mycorrhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. Université BADJI MOKHTAR-ANNABA, 137P.

**Schüßler, A., Schwarzott, D., and Walker, C. (2001).** A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413–1421. In Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173P.

**Schüßler, A., Schwarzott, D., Walker, C. (2001).** A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413–1421. In Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173P.

**Schüßler, A., Walker, C. (2010).** The Glomeromycota: a species list with new families and new genera. The Royal Botanic Garden, Edinburgh. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Schüßler, A., Walker, C. (2010).** The Glomeromycota: a species list with new families. Arthur Schüßler & Christopher Walker, Gloucester. Published in December 2010 in libraries at The Royal Botanic Garden Edinburgh, The Royal Botanic Garden Kew, Botanische Staatssammlung Munich, and Oregon State University. Printed copy available under ISBN-13: 978-1466388048, ISBN-10: 1466388048. <http://www.amf-phylogeny.com>. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Schüßler, A., Schwarzott, D., Walker, C. (2001).** A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological research*, 105(12), 1413-1421. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Selosse, M. A., Boullard, B., Richardson, D. (2011).** Noël Bernard (1874–1911): orchids to symbiosis in a dozen years, one century ago. *Symbiosis*, 54(2), 61-68. In Dearnaley, J., Perotto, S., Selosse, M. A. (2016). Structure and development of orchid mycorrhizas. *Molecular mycorrhizal symbiosis*, 63-86.

**Selosse, M. A., Le Tacon, F. (2001).** Les stratégies symbiotiques de conquête du milieu terrestre par les végétaux. *L'Année Biologique*, 40, 3-20.

**Shah, M. A. (2014).** *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Sharifi, M., Ghorbanli, M., Ebrahimzadeh, H. (2007).** Improved growth of salinity-stressed soybean after inoculation with salt pre-treated mycorrhizal fungi. *J. Plant Physiol.* 164:1144–1151. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Siqueira, J. O., Bruce, B., Hubbell, D. H. (1985a).** Inibição da germinação de esporos de fungos micorrízicos vesicular-arbuscular por substâncias voláteis produzidas por actinomicetos isolados d solo. In: III Reunião Brasileira sobre Micorrizas, ESAL/FAEPE, Lavras. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Siqueira, J. O., Sylvia, D. M., Gibson, J., Hubbell, D. H. (1985b).** Spores, germination, and germ tubes of vesicular- arbuscular mycorrhizal fungi. *Can J Microbiol* 31:965–997. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Smith, S.E., Smith, F.A., Jakobsen, I. (2003).** Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiol* 13: 16 – 20. In Ferrol, N., Pérez-Tienda, J. (2009). Coordinated nutrient exchange in arbuscular mycorrhiza. In *Mycorrhizas-functional processes and ecological impact* (pp. 73-87). Springer, Berlin, Heidelberg.

**Smith, F. A., Smith, S. E. (1997).** Structural diversity in vesicular-arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 137, 373–388. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.

**Smith, S. E., Read, D. J. (2008).** *Mycorrhizal Symbiosis*, Elsevier and Academic. *New York, London, Burlington, San Diego*, 787P. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Smith, S. E., Read, D. J. (2008).** *Mycorrhizal symbiosis*. (Academic Press Ltd: Cambridge, UK), 787P. In Dearnaley, J., Perotto, S., Selosse, M. A. (2016). Structure and development of orchid mycorrhizas. *Molecular mycorrhizal symbiosis*, 63-86.

**Smith, S. E., St John, B. J., Smith, F. A., Nicholas, D. J. D. (1985).** Activity of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in *Trifolium subterraneum L.* and *Allium cepa L.*: effects of mycorrhizal infection and phosphate nutrition. *New Phytologist*, 99(2), 211-227. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Smith, S.E., Read, D. J. (2008).** *Mycorrhizal Symbiosis 3rd edn* Academic Press: San Diego. CA, USA, 787P.

**Smith, S.E., Read, D.J. (1997)** *Mycorrhizal Symbiosis*, 2nd edn. Academic Press, London, 605P. In Gregory, P. J. (2008). *Plant roots: growth, activity and interactions with the soil*. John Wiley & Sons, 318P.

**Smith, S.E., Read, D.J. (1997).** *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London, 605P. In Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, 173P.

**Smith, S.E., Smith, F.A., Jakobsen, I. (2004).** Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytol.* 162: 511 – 524. In Ferrol, N., Pérez-Tienda, J. (2009). Coordinated nutrient exchange in arbuscular mycorrhiza. In *Mycorrhizas-functional processes and ecological impact* (pp. 73-87). Springer, Berlin, Heidelberg.

**Soualmia, A. (2010).** Biodiversité et isolement des symbiotes mycorrhiziens et symbiotes fixateurs d'azote d'*Alnus glutinosa* (L.Gaertn) et d'*Acacia melanoxylon* (R.) de la station du lac Tonga (Nord-Est Algérien). Mémoire de magister, en écologie végétale et environnement, Faculté des sciences, Université Badji Mokhtar, Annaba, Algérie. 125p.

**Souza, F. A., Declerck, S., Smit, E., Kowalchuk, G. A. (2005).** Morphological, ontogenetic and molecular characterization of *Scutellospora reticulata* (Glomeromycota). *Mycological Research*, 109(6), 697-706. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer.

**Souza, T. (2015).** *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.

**Spencer-Phillips, P.T.N., Gay, J. L. (1981).** Domains of ATPase in plasma membranes and transport through infected plant cells. *New Phytol.* 89:393-400. In Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, S. (1995). Proteins and protein activities in endomycorrhizal symbioses. In *Mycorrhiza* (pp. 251-266). Springer, Berlin, Heidelberg.

**Strullu, D. J. Gourret, J. P. (1980).** Données ultrastructurales sur l'intégration cellulaire de quelques parasites ou symbiotes de plantes. II. Champignons mycorrhiziens. *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques*, (1): 97-106.

**Tahiri-Alaoui, A., Dumas, E., Gianinazzi, S. (1990).** Detection of PR-b proteins in tobacco roots infected with *Chalara elegans*. *Plant MoI BioI*14:869-871. In Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, S. (1995). Proteins and protein activities in endomycorrhizal symbioses. In *Mycorrhiza* (pp. 251-266). Springer, Berlin, Heidelberg.

**Taylor, A. F. S. Alexander, I. (2005).** The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist*, 19: 102-112. In Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bâ, A. M. (2013). Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.

**Tedersoo, L., May, T.W. Smith, M.E. (2010).** Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20: 217-263. *In* Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013). Des champignons symbiotiques contre la désertification: écosystèmes méditerranéens, tropicaux et insulaires, 511P.

**Tian, C.Y., Feng, G., Li, X.L. et al. (2004).** Different effects of arbuscular mycorrhizal fungal isolates from saline or non-saline soil on salinity tolerance of plants. *Appl Soil Ecol.* 26:143–148. *In* Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. *In* Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants (pp. 1-24). Springer, Singapore.

**Tisdall, J.M. (1991).** Fungal hyphae and structural stability of soil. *Soil Research.* 29, 729–743. *In* Driai, S. (2016). Impact des polluants d’origine industrielle sur le développement des champignons mycorrhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. Université BADJI MOKHTAR-ANNABA, 137P.

**Tisdall, J.M. (1994).** Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. *Plant and Soil.* 159, 115–121. *In* Driai, S. (2016). Impact des polluants d’origine industrielle sur le développement des champignons mycorrhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. Université BADJI MOKHTAR-ANNABA, 137P.

**Trappe, J. M., Berch, S. M. (1985).** The prehistory of mycorrhizae: AB Frank's predecessors. *In* 6th North American Conference on Mycorrhizae, Bend, Oregon (USA), 25-29 Jun 1984. Oregon State University. Forest Research Laboratory, pp. 2–11. *In* Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world.* Springer India.

**Trépanier, M., Bécard, G., Moutoglis, P., Willemot, C., Gagné, S., Avis, T. J., Rioux, J. A. (2005).** Dependence of arbuscular-mycorrhizal fungi on their plant host for palmitic acid synthesis. *Applied and environmental microbiology*, 71(9), 5341-5347. *In* Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi.* Cham: Springer, 153P.

**Trevor, E. J-C., Yu, T. E., Egger, K. N. Peterson R. L. (2001).** Ectendomycorrhizal associations – characteristics and functions. *Mycorrhiza*, 11: 167 - 177.

- Trevor, E. Y., Egger, K. N., Peterson, L. R. (2001a).** Ectendomycorrhizal associations—characteristics and functions. *Mycorrhiza*, 11(4), 167-177. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world*. Springer India, 87P.
- Walker, C., Sanders, F.E. (1986).** Taxonomic concepts in the endogonaceae. III: The separation of *Scutellospora* gen. Nov. From *Gigaspora* Gerd. & Trappe. *Mycotaxon*, XXXII 17: 169-182. In Duponnois, R., Hafidi, M., Ndoye, I., Ramanankierana, H., Bà, A. M. (2013).
- Walker, C., Sanders, F.E. (1986).** Taxonomic concepts in the endogonaceae. III: The separation of *Scutellospora* gen. Nov. From *Gigaspora* Gerd. & Trappe. *Mycotaxon*, XXXII 17: 169-182. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Cham: Springer, 153P.
- Wang, F., Lin, X., Yin, R. (2005).** Heavy metal uptake by arbuscular mycorrhizas of *Elsholtzia splendens* and the potential for phytoremediation of contaminated soil. *Plant Soil* 269:225–232. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.
- Ward, E.W.B. (1986).** Biochemical mechanisms involved in resistance of plants to fungi. NATO.ASI Series, Cell Biology. Vol. R1:107-131. In Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, S. (1995). Proteins and protein activities in endomycorrhizal symbioses. In *Mycorrhiza* (pp. 251-266). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Watts-Williams, S.J., Patti, A.F., Cavagnaro, T.R. (2013).** Arbuscular mycorrhizas are beneficial under both deficient and toxic soil zinc conditions. *Plant Soil*. 371:299–312. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). Arbuscular mycorrhizas: An overview. In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.
- Williamson, B., Hadley, G. (1970).** Penetration and infection of orchid protocorms *Thanetophorus cucumeris* and other *Rhizoctonia* isolates, *Phytopathol.* 60: 1092-1096. In Gupta, V., Satyanarayana, T., Garg, S. (2000). General aspects of mycorrhiza. In *Mycorrhizal biology* (pp. 27-44). Springer, Boston, MA.

- Woods, A.M., Gay, J.L.(1987).** The interface between *haustoria* of *Puccinia poarum* (monokaryon) and *Tussilago farfara*. *Physiol MoI Plant Pathol.* 30:73-88. In Gianinazzi-Pearson, V., Gianinazzi, S. (1995). *Proteins and protein activities in endomycorrhizal symbioses.* In *Mycorrhiza* (pp. 251-266). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Wright, S.F., 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.
- In Driai, S. (2016).** Impact des polluants d'origine industrielle sur le développement des champignons mycorrhiziens à arbuscules, sur leur diversité et sur la viabilité microbienne des sols des agro-écosystèmes du Nord-est algérien. Université BADJI MOKHTAR-ANNABA, 137P.
- Yamoto, M. (2004).** Morphological types of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of weeds on vacant land. *Mycorrhiza*, 14, 127–131. In Shah, M. A. (2014). *Mycorrhizas: novel dimensions in the changing world.* Springer India, 87P.
- Yang, Y., Liang, Y., Han, X. et al. (2016).** The roles of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in phytore- mediation and tree-herb interactions in Pb contaminated soil. *Sci Report.* 6:20469. In Nadeem, S. M., Khan, M. Y., Waqas, M. R., Binyamin, R., Akhtar, S., Zahir, Z. A. (2017). *Arbuscular mycorrhizas: An overview.* In *Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants* (pp. 1-24). Springer, Singapore.
- Yu, T. E. J-C., Egger, K.N., Peterson R.L. (2001a).** Ectendomycorrhizal associations – characteristics and functions. *Mycorrhiza*, 11: 167–177. In Peterson, R. L., Massicotte, H. B., Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology.* NRC Research Press, 173 P.
- Zsögön, A., Lambais, M. R., Benedito, V. A., Figueira, A. V. D. O., Peres, L. E. P. (2008).** Reduced arbuscular mycorrhizal colonization in tomato ethylene mutants. *Scientia Agricola*, 65(3), 259-267. In Souza, T. (2015). *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi.* Cham: Springer, 153P.

# Champignons mycorhiziens chez les plantes : structures et rôles.

## Résumé

Ce travail vise à acquérir des connaissances sur la relation symbiotique entre les racines des plantes (hôtes) et les champignons mycorhiziens. On peut distinguer plusieurs types d'associations selon le champignon et la plante impliquée. Les hyphes, les arbuscules et les vésicules sont les principales structures des champignons mycorhiziens à arbuscules qui constituent le groupe le plus courant. La formation de cette symbiose va de la germination des spores à la fusion cellulaire du deux partenaires. La diversité biologique des spores en termes de forme, de couleur et de taille est liée à la diversité des mycorhizes. Des facteurs abiotiques et biotiques majeurs peuvent être impliqués dans le développement de ces champignons. Les bénéfices mutuels entre les deux partenaires garantissent cette coexistence.

**Mots clés:** Mycorhizes, Mycorhizes à arbuscules, Plante hôte, Symbiose, Spore.

## Abstract

This work aims to gain knowledge about the symbiotic relationship between plant roots (hosts) and mycorrhizal fungi. Several types of associations can be distinguished according to the fungus and the plant involved. Hyphae, arbuscules and vesicles are the main structures of arbuscular mycorrhizal fungi which constitute the most common group. The formation of this symbiosis ranges from spore germination to cell fusion of the two partners. The biological diversity of the spores in terms of shape, color and size is related to the diversity of the mycorrhizae. Major abiotic and biotic factors may be involved in the development of these fungi. The mutual benefits between the two partners guarantee this coexistence.

**Key words:** Mycorrhizae, Arbuscular mycorrhizae, Host plant, Symbiosis, Spore.

## ملخص

يهدف هذا العمل إلى اكتساب معارف حول العلاقة التكافلية بين جذور النباتات (المضيفة) والفطريات الجذرية. يمكننا أن نميز عدة أنواع من الارتباط اعتمادًا على الفطر والنبات المشاركة. الخيوط، الشجيرات والحوصلات هي البنيات الرئيسية للفطريات الجذرية الداخلية، وهي المجموعة الأكثر شيوعًا. حدوث هذا التعايش يبدأ من إنتاش الأبواغ إلى غاية دمج خلايا الشريكين. إن التنوع الحيوي للأبواغ من حيث الشكل، اللون والحجم مرتبط بتنوع الميكوريز. يمكن أن تتدخل العوامل الرئيسية غير الحيوية والحيوية في تطور هذه الفطريات. المنافع المتبادلة بين الشريكين تضمن هذا التعايش.

**الكلمات المفتاحية:** الفطريات الجذرية، الفطريات الجذرية الشجرية، النبات المضيف، التعايش، الأبواغ.