

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



جامعة باجي مختار - عنابة
UNIVERSITE BADJI MOKHTAR - ANNABA



FACULTE DES SCIENCES
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE

LABORATOIRE DE BIOLOGIE VEGETALE ET ENVIRONNEMENT

Thèse

Présentée en vue de l'obtention d'un

Diplôme de Doctorat en Sciences

En

Biologie Végétale

Intitulé

**Les mycorhizes du chêne liège (*Quercus suber* L.) dans
l'extrême Nord-est algérien et recherche d'un substrat de
culture pour une production optimale en pépinière**

Presentée par : **ADOUANE Meriem**

Directeur de thèse : **BEDDIAR Arifa**

Professeur Université de Annaba

Devant le Jury:

Président :

Mr. BOUDELA A Mokhtar

Prof. Université de Annaba

Examineurs :

Mme. IGHILHARIZ Zohra

Prof. Université d'Oran I

Mr. MAAZI Mohamed Cherif

Prof. Université de Souk-Ahras

Mme. CHALABI BELHADJ Ghania

M.C.A. Université d'El Taref

Mme. BOUDIAF Imène

M.C.A. Université de Annaba

2018 /2019

قال رسول الله صلى الله عليه وسلم

« من سلك طريقا يلتمه فيه علما سهل الله له طريقا إلى الجنة وإن
الملائكة لتضع أجنحتها لطالب العلم رضى بما يصنع وإن العالم
ليستغفر له من في السماوات ومن في الأرض حتى الحيتان في
الماء وفضل العالم على العابد كفضل القمر على سائر الكواكب
وإن العلماء ورثة الأنبياء وإن الأنبياء لم يورثوا دينارا ولا درهما
وإنما ورثوا العلم فمن أخذه أخذ بحظ وافر »

“Une raison, à jeun de science et de sagesse, maigrit. Plaignons, à l’égal des estomacs, les esprits qui ne mangent pas. S’il y a quelque chose de plus poignant qu’un corps agonisant faute de pain, c’est une âme qui meurt de la faim de la lumière.”

– Victor Hugo, *Les Misérables*, 1862

*À mon père, que la mémoire a trahit
et qui lutte contre l'oubli*

À ma mère, la combattante

À la mémoire de ma grand-mère

À la mémoire de Farida A. et Mimi B.

Remerciements

Cette thèse peut s'apparenter à une naissance, c'est le fruit et l'aboutissement de huit années d'efforts, une vie, durant laquelle des événements sont survenus, des personnes nous ont quittées, d'autres sont apparues ... C'est pourquoi je souhaite exprimer ma gratitude envers toutes les personnes qui m'ont accompagnée sur ce chemin, qui m'ont soutenue et qui ont participé de près ou de loin au bon déroulement de ce travail de doctorat.

Mes premiers remerciements et les plus sincères vont tout naturellement à ma directrice de thèse, Pr. Beddiar Arifa pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser cette recherche et m'avoir ouvert les yeux sur le monde fascinant des mycorhizes et donc sur de vastes horizons. Elle a toujours fait preuve d'un grand sérieux, de compétences scientifiques et d'une grande exigence à l'égard de mon travail. Elle veille à ce que le travail se déroule dans les plus bonnes conditions. Je la remercie pour son encadrement, son enseignement et ses conseils avisés tout au long de ce parcours ; un beau et riche parcours qui remonte à plus de dix années, au cours desquelles j'ai acquis beaucoup de connaissances, et j'en garde de bons souvenirs.

Mes remerciements sincères vont également aux membres du jury de ma soutenance : Pr. BOUDELAIA Mokhtar, Pr. IGHILHARIZ Zohra, Dr. CHALABI-BELHADJ Ghania, Pr. MAAZI Mohamed Cherif et Dr. BOUDIAF Imene, pour m'avoir fait l'immense honneur d'évaluer mon travail de doctorat.

Un grand merci à Mr Chouial Ali, l'ex-directeur de l'INRF-Jijel et Mr Roula Bilel le directeur actuel pour leur aide précieuse, leur générosité et pour m'avoir prodiguée de bons conseils et la documentation nécessaire en matière de confection de substrats et de m'avoir fourni les granulés de liège, les écorces de pin et les noyaux d'abricot.

Je remercie sincèrement le Coordinateur de l'Unité de phytopathologie et entomologie du département d'agriculture à l'Université de Sassari (Italie), le Prof. Antonio Franceschini, de m'avoir accueillie au sein du laboratoire de mycologie, et je remercie vivement mon directeur de stage, Mr Enrico Lancellotti de m'avoir transmis son savoir faire en termes de collecte d'échantillons d'ectomycorhizes en forêt et de description morpho-anatomique des ectomycorrhizes et aussi de m'avoir donné l'opportunité de réaliser une identification des champignons symbiotiques à l'aide de techniques moléculaires.

Je remercie le directeur de la pépinière de Guerbes, Mr Laaboudi Bachir pour son accueil et pour avoir mis à ma disposition les caissettes, les conteneurs WM et les grignons d'olive.

Une pensée toute particulière au regretté Mr Messaoudene « Allah yarhmou » qui a tant donné pour sauvegarder la forêt de chêne liège et pour avoir mis à ma disposition une documentation utile.

Je remercie Mme Guetari ainsi que Mr Benslama d'avoir mis leur expérience en matière d'analyses physico-chimiques à mon service.

Une pensée pleine d'émotion à Oumelkhir Belkhir (Mimi) « Allah yarhamha », je ne la remercierai jamais assez pour m'avoir accueillie chez elle, sans me connaître, pendant presque deux moi du stage en Sardaigne et pour m'avoir fait découvrir la ville de Sassari et les plats sardes, je n'oublierai jamais sa gentillesse, sa générosité et de s'être comportée comme une grande sœur. Sa force d'esprit et son combat contre la maladie m'ont profondément marquée. Que Dieu l'accueille dans son vaste paradis.

Une pensée nostalgique aux sorties mycologiques en forêt dans les hauteurs de Tempio Pausania avec le mycologue Renato Brotzu et Pino. Je les remercie pour les moments d'échanges scientifique, culturel et humain.

Une pensée profonde pleine d'émotion et de chagrin à Farida Azzouz « Allah yarhamha » qui me manque terriblement, et qui n'a malheureusement pas eu la chance de soutenir son doctorat et d'assister à ma soutenance. Merci à toi ma sœur pour les moments de bonheur qu'on a partagé, pour les sorties mycologiques durant lesquelles on a eu la chance d'explorer la diversité fongique, pour les fous rires, pour les chants au laboratoire, pour ta sincérité et ton bon cœur. Tu seras toujours présente dans mon cœur. Que Dieu dans sa grande miséricorde t'accorde la paix de l'âme et le repos en son vaste paradis.

J'adresse mes remerciements à l'ensemble des personnes du laboratoire de BVE, donc dans le désordre, merci à Souad, Imene, Rafika et Salah pour leur gentillesse, Imene Boudiaf pour les moments d'échange scientifique, Ali pour ses conseils en chimie, Tarek et Rachid pour leurs coups de main concernant le travail de terrain et de m'avoir aidé à transporter les caissettes des plants, les inséparables Djalil et Samir pour leur aide en matériel informatique.

Ce travail n'aurait pas pu s'accomplir sans l'aide des techniciennes des laboratoires Wafa, Chahira, Meriem et tout particulièrement Nassima qui m'aidait à arroser les plants.

Je voudrais exprimer mon remerciement et ma reconnaissance à Betty de Jijel et sa gentille famille pour m'avoir reçue chez eux, fait découvrir la ville de Jijel tout particulièrement Ziam Mansouriah et aidée à accomplir les visites de la conservation des forêts de Jijel et l'INRF.

Je me dois d'exprimer mes remerciements et ma reconnaissance vis-à-vis de certaines personnes dont la contribution et l'amitié m'ont été précieuses, merci à elles du fond du cœur pour leur encouragements, générosité et gentillesse, il s'agit de :

Amina Hassaine qui a toujours su dédramatiser la situation, je salue son dynamisme, sa bonne humeur contagieuse ; Hana Ksentini pour sa patience et qui a toujours répondu présente dans les moments cruciaux et ce jusqu'à la dernière minute, Roubaila Meksem qui, comme une petite sœur

pleine de sagesse et de tendresse me boostait et avec laquelle le verbe "poussiner" est un néologisme nécessaire et Zouleikha Guerfi pour son sens d'initiative et pour s'être toujours montrée disponible lorsque j'avais besoin d'aide.

Merci à mes chères amies Meriem, Sandra, Nawel, Ahlem et Abir pour leur soutien de tous les jours et leurs encouragements.

En dehors du travail, j'adresse un merci particulier à Mad gdv pour ses vidéos attractives qui ont été une source d'apaisement dans les moments d'inquiétude et de mauvaise humeur.

Les mots me trahissent pour exprimer ma gratitude vis-à-vis de ma famille particulièrement mes très chers oncle Amar, tante Sacia, tante Leila, et oncle Merouani pour m'avoir accompagnée durant mes moments les plus difficiles, pour leur soutien moral et leur affection.

Un grand merci à mes chers cousin(e)s Zinou, Imene, Bella, Anis et sa femme Noor, Nacereddine, Mehdi et tout particulièrement à ma très chère Rania qui m'a aidée à finaliser la mise en page du manuscrit et supporté mon exigence, je lui souhaite beaucoup de bonheur et succès.

Un merci à mes deux chers frères Nazim et Riane et plus particulièrement à Riane pour avoir assuré les travaux lourds et supporté ma mauvaise humeur.

Enfin, il m'est agréable d'exprimer ma gratitude à mes chers parents, de m'avoir soutenue durant les moments de doute et de stress, merci à eux de m'avoir fait confiance et de m'avoir poussée à toujours donner le meilleur de moi-même. Quant à ma mère que je qualifie de combattante, je ne la remercierai jamais assez pour son dévouement et que sans son appui moral et son amour, l'accomplissement de ce travail ne serait jamais réalisable.

Résumé

Les subéraies du Nord-est algérien sont dans un état de dépérissement accentué, leur régénération naturelle est difficile suite à une série de contraintes et aléas. Il est donc nécessaire d'intervenir pour leur mise en valeur par des reboisements à base de plants de chêne liège (*C. liège*) de bonne qualité et de reprise sur le terrain.

Ce travail vise d'une part, la recherche d'un substrat de culture adéquat préparé à partir de matériaux locaux pour la production de plants de *C. liège* conformes aux normes communément admises, d'autre part, le piégeage et l'exploration de la communauté ectomycorhizienne associée aux plants de cet arbre élevés en pépinière sur de l'humus forestiers provenant de quatre subéraies différentes du Nord-est algérien. Enfin un essai d'inoculation contrôlée du *C. liège* avec le champignon mycorhizien *Pisolithus tinctorius* sous différentes formes a été tenté.

Pour répondre au premier objectif, quatre matériaux ont été testés, soient le granulé de liège, l'écorce de pin, le noyau d'abricot et le grignon d'olive, utilisés comme aérateurs mélangés à de l'humus forestier. L'expérience a été réalisée en conteneurs WM et soumises aux conditions d'une pépinière forestière. L'influence des substrats de culture sur les plants de *C. liège* a été évaluée par la mesure des paramètres de croissance de ce dernier, l'estimation de son statut mycorhizien et de la composition spécifique et fonctionnelle de la communauté fongique ectomycorhizienne qui lui est associée, caractérisée morpho-anatomiquement.

Les résultats obtenus, permettent de conclure que les plants cultivés dans les substrats à base de granulés de liège et d'écorce de pin présentent les meilleures performances qui s'expriment par une meilleure croissance en hauteur et un meilleur diamètre au collet d'où un meilleur rapport H/D, ainsi que par une plus forte teneur en chlorophylle. Le substrat à base de granulés de liège offre en revanche les meilleures biomasse racinaire, colonisation mycorhizienne et richesse spécifique.

L'étude menée sur la communauté mycorhizienne associée au *C. liège* élevé durant 15 mois sur différents sols forestiers permet de déduire que ce dernier s'associe symbiotiquement à 16 champignons ectomycorhiziens différents appartenant à plusieurs familles et caractérisés par différents modes d'exploration du sol. Les modes d'exploration à courte et à moyenne distance étant les plus représentés. En associant ces modes d'exploration, le *C. liège* au stade pépinière, assure l'équilibre entre les coûts en carbone et les apports en éléments minéraux. La structure de la communauté mycorhizienne reste variable en fonction des provenances des sols.

Enfin l'inoculation contrôlée de *P. tinctorius* n'a abouti qu'avec les spores mélangées directement au substrat, elle a engendré la formation d'un morphotype conforme à celui du champignon inoculé et a amélioré légèrement certains paramètres de croissance du *C. liège*.

D'autres essais sur la sélection des substrats et leur caractérisation, sur l'identification moléculaire des morphotypes ectomycorhiziens décrits, sur la mycorhization contrôlée devraient être poursuivies pour obtenir des plants de bonne qualité permettant des reboisements réussis.

Mots-clés : Chêne-liège, grignon d'olive, écorce de pin, noyau d'abricot, granulé de liège, conteneurs WM, croissance, communauté ectomycorhizienne, type d'exploration, mycorhization.

Abstract

Cork forests of northeastern Algeria are in a severe withering status and their natural regeneration is difficult due to a series of stresses and hazards. It is therefore necessary to intervene for their development by reforestation based on good quality cork oak seedlings and recovery in the field.

This work aims on the one hand, the search for an adequate culture substrate prepared from local materials for the production of cork oak plants conforming to commonly accepted standards, on the other hand, the trapping and the exploration of the ectomycorrhizal community associated with the seedlings of this tree raised in nursery on forest humus originating from four different cork forests of Northeastern Algeria. Finally, a controlled inoculation test of cork oak with the mycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* in different forms was attempted.

To meet the first objective, four materials were tested: cork pellet, bark pine, apricot kernel and olive snack, used as aerators mixed with forest humus. The experiment was carried out in WM containers and submitted to the conditions of a forest nursery. The influence of culture substrates on cork oak seedlings was evaluated by measuring these growth parameters, the estimation of its mycorrhizal status and the specific and functional composition of the ectomycorrhizal fungal community which is associated, characterized morpho-anatomically.

The results obtained, allow the conclusion that seedlings grown in substrates based on cork granules and pine bark have the best performance that is expressed by good growth in height and better diameter at the collar, hence a better H/D ratio, as well as higher chlorophyll content. The cork pellet substrate also offers the best root biomass, mycorrhizal colonization and specific richness.

The study of the mycorrhizian community associated with cork oak grown for 15 months on different forest soils suggests that it is symbiotically associated with 16 different ectomycorrhizal fungi belonging to several families and characterized by different exploration types of soil. Short and medium-distance exploration types are the most represented. By combining these exploration types, cork oak in nursery stage ensures the balance between carbon costs and mineral inputs. The structure of the mycorrhizal community remains variable depending on the origin of the soils.

Finally, controlled inoculation of *P. tinctorius* resulted only with the spores mixed directly with the substrate, it caused the formation of a morphotype consistent with that of the inoculated fungus, and slightly improved certain growth parameters of cork oak.

Further trials on substrate selection and their characterization, on the molecular identification of described ectomycorrhizal morphotypes, on controlled mycorrhization should be pursued to obtain good quality plants that allow successful reforestation.

Key words : Cork oak, Olive pomace, Pine bark, Apricot kernel, Cork granulate, WM containers, Growth, Ectomycorrhizal community, Exploration type, Mycorrhization.

ملخص

إن غابات الفلين في شمال شرق الجزائر في حالة من الاضمحلال الشديد وتجدها الطبيعي صعب بسبب سلسلة من الضغوط والمخاطر لذلك من الضروري التدخل لتطويعها من خلال إعادة التشجير باستخدام شتلات البلوط الفليني ذات نوعية جيدة واستئناف العمل في الميدان.

يهدف هذا العمل من ناحية إلى البحث عن ركيزة ملائمة تم إعدادها من مواد محلية لإنتاج نباتات الفلين وفقا للمعايير المقبولة عموما ،و من ناحية أخرى ، محاصرة المجتمع الميكوريزي الخارجي المرتبط بشتلات هذه الشجرة التي كبرت في الحضانة علي دبال غابي من أربعة أنواع من غابات فلين مختلفة لشمال شرق الجزائر. أخيراً، تمت تجربة اختبار التلقيح المتحكم به على الفلين مع الفطر الميكوريزي *Pisolithus tinctorius* بأشكال مختلفة.

ولتحقيق الهدف الأول، تم اختبار أربع مواد وهي حبيبات الفلين، لحاء الصنوبر، نواة المشمش وثفل الزيتون اذ تستخدم لتهوة التربة المختلطة مع دبال الغابات للحفاظ على الماء. لقد أجريت التجربة في حاويات WM تحت ظروف حضانة غابية. تم تقييم تأثير الركائز على شتلات الفلين من خلال قياس معايير نموها، وتقدير وضعها الميكوريزي كذا المكون المحدد والوظيفي للمجتمع الميكوريزي الخارجي لها، متميزة مورفو-تشريحيًا.

النتائج المحصل عليها، تعرض أن النباتات التي تزرع في ركائز من حبيبات الفلين ولحاء الصنوبر لديها أفضل نتيجة والذي يعبر عنه نمو أفضل في الارتفاع وقطر أفضل للجذر: اي أفضل نسبة H / D ، فضلا عن ارتفاع محتوى الكلوروفيل. ومن ناحية أخرى، تقدم الركيزة القائمة على الفلين أفضل كتلة حيوية جنزية واستعمار الميكوريزي بالاضافة الى تنوع ثري.

تشير الدراسة التي أجريت على المجتمع الميكوريزي المرتبط بالفلين والمتشكل لمدة 15 شهرا على مختلف الانترية الغابية باستنتاج ان هذا الاخير يرتبط بشكل تكافلي مع 16 فطر ميكوريزي خارجي مختلف ينتمي إلى عدة أسر ويتميز بأنماط مختلفة من استكشاف التربة. ان اساليب الاستكشاف القصيرة والمتوسطة هي الأكثر تمثيلا. من خلال الجمع بين هذه الأساليب من الاستكشاف، الفلين في مرحلة الحضانة يضمن التوازن بين تكاليف الكربون والمدخلات المعدنية. ان هيكل المجتمع الميكوريزي يبقى متغيراً وفقاً لمصادر التربة.

أخيراً، التطعيم المراقب لـ *P. tinctorius* نجح فقط مع الابواغ الممزوجة مباشرة مع الركيزة، مما أدى إلى تكوين نموذج مورفولوجي متوافق مع شكل الفطريات الملقة وتحسين بعض معلمات نمو معينة للفلين. يجب إجراء مزيد من الاختبارات حول اختيار الركائز وتوصيفها، بشأن التحديد الجزيئي للنماذج الميكوريزية الخارجية الموصوفة، حول عملية التعايش الفطري الخاضع للرقابة للحصول على نباتات جيدة النوعية لإعادة التشجير بنجاح.

الكلمات المفتاحية : الفلين ، ثفل الزيتون ، لحاء الصنوبر ، نواة المشمش ، حبيبات الفلين ، حاويات WM ، النمو ، المجتمع الميكوريزي الخارجي ، نوع الاستكشاف ، معايشة فطرية.

Table des matières

Résumé / Abstract / ملخص.....	i
Table des matières.....	iv
Abréviations.....	xii
Liste des figures.....	xiv
Liste des tableaux.....	xvi
Introduction générale.....	1
Première partie : Revue bibliographique	
Chapitre 1 : Le chêne liège (<i>Quercus suber</i> L.)	5
1. Généralités	5
2. Systématique	5
3. Caractéristiques botaniques	6
4. Aire de répartition	7
4.1 Aire de répartition mondiale	7
4.2 Aire de répartition en Algérie	8
5. Exigences écologiques	9
6. Importance socio-économique et environnementale	10
7. Aspects et facteurs de dégradation des subéraies.....	10
8. Régénération du chêne liège	11
8.1 Régénération naturelle.....	11
8.2 Régénération artificielle ou assistée.....	12
9. Production des plants forestiers en pépinière	12
9.1 Conteneurs	13
9.2 Substrats.....	13
Chapitre 2 : La Symbiose mycorhizienne	16
1. Origine du concept.....	16
2. Mycorhize	16
2.1 Définition.....	16
2.2 Échanges réalisés.....	16
2.3 Typologie	17
2.3.1 La mycorhize arbusculaire (MA)	17
2.3.2 L'ectomycorhize (ECM)	19
2.4 Typologie fonctionnelle des ectomycorhizes.....	22
2.5 Les partenaires fongique et végétal.....	22
3. Aspects fonctionnels de la symbiose ECM	23
3.1 Rôles écologique et économique.....	24

3.2	Stimulation de la croissance des arbres	24
3.2.1	Rôle des CEMs dans la nutrition minérale	24
3.2.2	Amélioration du statut hydrique de la plante-hôte	25
3.2.3	Protection contre les agents pathogènes	25
3.2.4	Protection contre les substances toxiques	26
3.2.5	Stimulation de la croissance racinaire	26
4.	Établissement de l'ectomycorhize (Dialogue chimique)	27
5.	Communautés ectomycorhiziennes.....	27
5.1	Facteurs abiotiques	28
5.2	Facteurs biotiques	28
6.	Mycorhization contrôlée.....	29

Deuxième partie : Méthodologie

Chapitre 1 : Influence de substrats de culture à base de matériaux locaux sur la croissance et le statut mycorhizien de jeunes plants de chêne liège	30
1. Introduction	30
2. Substrat de culture et conduite de l'essai.....	31
2.1 L'élément rétenteur	31
2.2 L'élément aérateur	31
2.2.1 Le granulé de liège incinéré	31
2.2.2 L'écorce de pin compostée	31
2.2.3 Les grignons d'olive compostés	32
2.2.4 Les noyaux d'abricot broyés	32
2.3 Préparation des substrats et composition des modalités	32
3. Présentation de la station de prélèvement du sol	32
4. Caractérisation physico-chimique des substrats.....	32
4.1 pH	33
4.2 Conductivité électrique	33
4.3 Dosage du carbone organique total et de la matière organique	33
4.4 Porosité totale p%	33
4.5 Dosage du calcaire total (CaCo ₃)	34
4.6 Calcaire actif	34
5. Prélèvement des glands.....	34
6. Le conteneur	35
7. Dispositif expérimental et conduite de l'essai	35
8. Paramètres mesurés	35
8.1 Évaluation de la croissance des semis de chêne liège	35
8.2 Détermination du statut ectomycorhizien des semis de chêne liège	36
8.2.1 Méthode d'estimation de la colonisation ectomycorhizienne.....	36

8.2.2 Méthodes d'observation et d'estimation de la richesse et de la composition spécifique de la communauté ectomycorhizienne associé aux plants de chêne liège	36
8.2.2.1 Morphotypage	36
8.2.2.2 Méthodes de caractérisation morpho-anatomique des ectomycorhizes	36
a. Caractérisation morphologique	37
b. Technique et équipement pour photographier les ectomycorhizes	37
c. Caractérisation anatomique	37
8.2.2.3 Caractéristiques anatomiques pour la reconnaissance du partenaire fongique	40
a. Surface du manteau en vue de plan	40
b. Typologie des rhizomorphes (Rh).....	42
c. Typologie des cystides (Cys)	44
d. Hyphes émanantes.....	44
8.2.2.4 Morphologie fonctionnelle des ECM (Types d'exploration).....	47
9. Traitement statistique des données	49
Chapitre 2 : Les communautés ectomycorhiziennes associées au Chêne liège dans diverses stations du Nord-est algérien.....	50
1. Introduction	50
2. Prélèvement de sols forestiers	51
3. Présentation des stations d'étude	51
3.1 Station d'El-Aouana	51
3.1.1 Présentation	51
3.1.2 Caractéristiques générales.....	51
3.2 Station de Mechroha	52
3.2.1 Présentation	52
3.2.2 Caractéristiques générales.....	52
3.3 Station de Seraïdi.....	52
3.3.1 Présentation	52
3.3.2 Caractéristiques générales.....	53
3.4 Station de Bougous.....	53
3.4.1 Présentation	53
3.4.2 Caractéristiques générales.....	54
4. Caractérisation physico-chimique des sols forestiers	54
4.1 Texture	54
5. Récolte, aseptisation et prégermination des glands de chêne liège	54
6. Le conteneur.....	54
7. Dispositif expérimental et conduite de l'essai	54
8. Paramètres mesurés	55
9. Estimation de la colonisation par les champignons mycorhiziens arbusculaires	56

10.	Traitement statistique	56
Chapitre 3 : Tentative de mycorhization contrôlée		57
1.	Introduction	57
2.	Le choix du symbiote fongique	57
3.	Méthodologie	58
3.1	Origine de la souche fongique	58
3.2	Mise en culture du champignon et préparation de l'Inoculum mycorhizien	58
3.2.1	Culture solide (inoculum mycélien)	58
3.2.2	Culture liquide (suspension de mycélium)	59
3.3	Conditions d'application	59
4.	Évaluation de la colonisation ectomycorhizienne des semis	60
5.	Paramètres biométriques des semis	60
Troisième partie : Résultats et Discussion		
Chapitre 1 : Influence de substrats de culture à base de matériaux locaux sur la croissance et le statut mycorhizien de jeunes plants de chêne liège		61
1.	Caractéristiques physico-chimiques des substrats de culture	61
1.1	Présentation des résultats	61
1.1.1	Le pH	61
1.1.2	La conductivité électrique	61
1.1.3	Les bases échangeables	61
1.1.4	Le phosphore	62
1.1.5	L'azote total	62
1.1.6	Le carbone	62
1.1.7	La matière organique	62
1.1.8	Le rapport C/N	62
1.1.9	La porosité totale (P %)	62
1.1.10	La densité apparente (Da)	62
1.1.11	Le calcaire total et actif	63
1.2	Discussion	63
2.	Taux de survie des semis du chêne liège en fonction des substrats de culture	66
2.1	Présentation des résultats	66
2.2	Discussion	67
3.	Croissance des plants en fonction des substrats de culture	68
3.1	Présentation des résultats	68
3.1.1	Hauteur de la tige (H)	68
3.1.2	Diamètre au collet (D)	68
3.1.3	Rapport H/D	68
3.1.4	Biomasse fraîche souterraine (BFS)	69

3.1.5	Biomasse fraîche aérienne (BFA)	69
3.1.6	Nombre de feuilles par plant (NF)	69
3.1.7	Teneur en chlorophylle	70
3.2	Discussion	73
4.	Mycorhization des plants du chêne liège en fonction des substrats de culture	75
4.1	Présentation des résultats	75
4.1.1	Taux de mycorhization (M%)	75
4.1.2	Richesse spécifique moyenne	75
4.1.3	Richesse spécifique globale de la communauté ECM en fonction des substrats	76
4.1.4	Répartition des morphotypes ECM en fonction des substrats de culture	76
4.1.5	Les ectomycorhizes du chêne liège élevé sur les différents substrats de culture	76
4.1.6	Corrélation entre les paramètres d'appréciation des plants	76
4.2	Discussion	79
4.2.1	Statut mycorhizien des plants du chêne liège en fonction des substrats de culture	79
4.2.1.1	Mycorhization des plants et statut nutritionnel des substrats	79
4.2.1.2	Répartition des ECM en fonction des substrats de culture	80
4.2.2	Corrélation entre le statut mycorhizien et les paramètres de croissance	81
4.2.3	Statut mycorhizien et stimulation de la croissance racinaire	81
4.2.4	Statut mycorhizien et croissance des plants en hauteur	83
Chapitre 2 : Les communautés ectomycorhiziennes associées au Chêne liège dans diverses stations du Nord-Est algérien		84
1.	Caractéristiques physico-chimiques des sols forestiers	84
1.1	Présentation des résultats	84
1.1.1	Le pH	84
1.1.2	La conductivité électrique	84
1.1.3	Les bases échangeables	84
1.1.4	Le phosphore	84
1.1.5	L'azote total	85
1.1.6	La matière organique	85
1.1.7	Le rapport C/N	85
1.1.8	La texture	85
1.1.9	La porosité totale et la densité apparente	85
1.1.10	Le calcaire total et le calcaire actif	85
1.2	Discussion	86
2.	Taux de survie des semis	87
2.1	Présentation des résultats	87
2.2	Discussion	87
3.	La croissance des semis	88

3.1	Présentation des résultats	88
3.1.1	Croissance aérienne.....	88
3.1.2	Croissance radiale	89
3.1.3	Production de biomasse	89
3.1.4	Teneur en chlorophylle	90
3.2	Discussion	92
4.	Statut symbiotique mycorhizien des plants de C. liège en fonction des provenances des sols	93
4.1	Présentation des résultats	94
4.1.1	La colonisation mycorhizienne.....	94
4.1.2	La richesse spécifique des communautés ECM des sols forestiers	94
4.1.2.1	Richesse moyenne par plant	94
4.1.2.2	Richesse globale par sol	94
4.1.3	Variation des communautés ECM du chêne liège en fonction de la provenance du sol	96
4.1.4	Composition taxonomique de la communauté ectomycorhizienne	96
4.1.5	Structure de la communauté ECM	97
4.1.5.1	Fréquence des morphotypes ectomycorhiziens	97
4.1.5.2	Abondance, Dominance et Fréquence des ECM au sein de chaque sol forestier	98
4.1.6	Composition exploratoire fonctionnelle de la communauté fongique ECM	99
4.1.7	Structure des types d'exploration dans les différents sols forestiers.....	101
4.1.8	Corrélation entre les paramètres d'appréciation de la qualité du plant	101
4.2	Discussion	102
4.2.1	Colonisation et richesse mycorhiziennes	102
4.2.2	Colonisation mycorhizienne en fonction des sols forestiers	103
4.2.3	Colonisation mycorhizienne M % et croissance des plants	104
4.2.4	Richesse spécifique en fonction des sols forestiers	104
4.2.5	Composition taxonomique de la communauté fongique ECM associée au C. liège dans les différents sols forestiers	105
4.2.6	Réponse des plants de C. liège à la composition et la structure de la communauté ECM	106
4.2.7	Composition exploratoire fonctionnelle de la communauté ectomycorhizienne	109
4.2.7.1	Composition exploratoire fonctionnelle en fonction des sols forestiers	110
4.2.7.2	Impact des groupes fonctionnels exploratoires sur la croissance des plantes	113
5.	Les ectomycorhizes du chêne liège dans les deux essais	115
5.1	Présentation de l'ECM 1 <i>Cenococcum geophilum</i> Fr.	116
5.1.1	Fiche descriptive (planche 1)	116
5.1.2	Discussion	120
5.2	Présentation de l'ECM 2	121
5.2.1	Fiche descriptive (planche 2)	121

5.2.2	Discussion	127
5.3	Présentation de l'ECM 3	129
5.3.1	Fiche descriptive (planche 3)	129
5.3.2	Discussion	135
5.4	Présentation de l'ECM 4	136
5.4.1	Fiche descriptive (planche 4)	136
5.4.2	Discussion	142
5.5	Présentation de l'ECM 5	143
5.5.1	Fiche descriptive (planche 5)	143
5.5.2	Discussion	148
5.6	Présentation de l'ECM 6	150
5.6.1	Fiche descriptive (planche 6)	150
5.6.2	Discussion	155
5.7	Présentation de l'ECM 7	156
5.7.1	Fiche descriptive (planche 7)	156
5.7.2	Discussion	163
5.8	Présentation de l'ECM 8	164
5.8.1	Fiche descriptive (planche 8)	164
5.8.2	Discussion	170
5.9	Présentation de l'ECM 9	171
5.9.1	Fiche descriptive (planche 9)	171
5.10	Présentation de l'ECM 10	177
5.10.1	Fiche descriptive (planche 10)	177
5.11	Présentation de l'ECM 11	182
5.11.1	Fiche descriptive (planche 11)	182
5.12	Présentation de l'ECM 12	186
5.12.1	Fiche descriptive (planche 12)	186
5.12.2	Discussion	192
5.13	Présentation de l'ECM 13	193
5.13.1	Fiche descriptive (planche 13)	193
5.14	Présentation de l'ECM 14	196
5.14.1	Fiche descriptive (planche 14)	196
5.15	Présentation de l'ECM 15	201
5.15.1	Fiche descriptive (planche 15)	201
5.16	Présentation de l'ECM 16	207
5.16.1	Fiche descriptive (planche 16)	207
5.16.2	Discussion	212
6.	Cas particulier de la mycorhize composite	213

6.1	Présentation des résultats	213
6.2	Discussion	215
6.2.1	La formation de mycorhizes composites	215
7.	La colonisation par les mycorhizes arbusculaires (MA)	216
7.1	Présentation des résultats	216
7.2	Discussion	217
7.2.1	Statut mycorhizien mixte du chêne liège	217
Chapitre 3 : La mycorhization contrôlée		219
1.	Présentation des résultats	219
1.1	Culture pure sur milieu solide.....	219
1.2	Inoculation contrôlée	219
1.3	Croissance des semis	221
2.	Discussion	223
2.1	L'inoculation	223
2.2	Réponse des plants à l'inoculation	224
Chapitre 4 : Discussion générale.....		226
Conclusion et Perspectives		231
Bibliographie		
Annexes		

Abréviations

ANF	Agence Nationale des Forêts
ANOVA	Analyse de la Variance (Analysis of Variance)
APCOR	Association Portugaise de Liège (Associação Portuguesa de Cortiça)
BFA	Biomasse fraîche aérienne
BFS	Biomasse fraîche souterraine
BNEDER	Bureau National d'Etude et de Développement Rural
BSA	Biomasse sèche aérienne
C. liège	Chêne liège
CE	Conductivité électrique
CEC	Capacité d'échange cationique
CEM	Champignon(s) ectomycorhizien(s)
Chloro.	Chlorophylle
CMA	Champignon(s) mycorhizien(s) arbusculaire(s)
CRAAQ	Centre de Référence en Agriculture et en Agro-alimentaire du Québec
Cys	Cystide(s)
D	Diamètre au collet
Da	Densité apparente
DEEMY	An Information System for Determination and Characterisation of Ectomycorrhizae
DERF	Direction de l'Espace Rural et de la Forêt
DGF	Direction Générale des Forêts
DGRF	Direction Générale des Ressources Forestières du Portugal
DRAAF	Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt
ECM	Ectomycorhize(s), ectomycorhizien (-ne(s))
EP	Écorce de pin
ET	Écart-type
FAO	Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture
GL	Granulé de liège
GO	Grignons d'olive
H	Hauteur de la tige
H%	Pourcentage d'humidité
ha	Hectare
INRF	Institut National de Recherche Forestière
M %	Taux de mycorhization
MA	Mycorhize(s) arbusculaire(s)
meq	Milliéquivalent
min	Minute
MNM	Melin et Norkrans modifié

MO	Matière organique
mS	Millisiemens
NA	Noyaux d'abricot
Nbr	Nombre
NF	Nombre de feuilles
NS	Non significatif
ONM	L'Office National de la Météorologie
P%	Porosité totale
pH	Potentiel Hydrogène
Plect.	Plectenchyme, plectenchymateux (-euses)
PNEK	Parc National d'El-Kala
PNR	Plan National de Reboisement
ppm	Partie par million
Pseudo.	Pseudoparenchyme, Pseudoparenchymateux (-euses)
RGPH	Recensement Général de la Population et de l'Habitat
RHg	Réseau de Hartig
Rh	Rhizomorphe(s)
SNK	Test de Student–Newman–Keuls
TE	Type(s) d'exploration
TE-C	Type d'exploration par contact
TE-CD	Type d'exploration à courte distance
TE-LD	Type d'exploration à longue distance
TE-MD	Type d'exploration à moyenne distance

Liste des figures

Figure 1 – Aire de répartition naturelle du chêne liège	7
Figure 2 – Superficie occupée par le chêne liège dans les pays du bassin méditerranéens	8
Figure 3 – Distribution des surfaces reboisées (en hectares) en chêne liège par conservation forestière entre 2001 et 2012.....	12
Figure 4 – Spiralisation des racines dans les sachets en polyéthylène	14
Figure 5 – Une variété des systèmes de conteneurs, à alvéoles et « WM » de Reidacker	14
Figure 6 – Principaux types mycorhiziens représentés sur une coupe transversale de la racine.....	18
Figure 7 – Deux principaux types de colonisation des racines dans les mycorhizes arbusculaires.	19
Figure 8 – Colonisation des racines par les mycorhizes arbusculaires.....	20
Figure 9 – La proportion de familles de plantes ECM étudiées jusqu'à présent.....	23
Figure 10 – Équipement et instruments pour photographier les ectomycorhizes et la coupe du manteau.	38
Figure 11 – Types d'organisations du manteau fongique.	43
Figure 12 – Types de rhizomorphes	45
Figure 13 – Types de cystides.	46
Figure 14 – Formes des hyphes émanantes.....	46
Figure 15 – Type de ramification des hyphes émanantes.....	46
Figure 16 – Formes des cellules des hyphes émanantes	47
Figure 17 – Types d'anastomoses entre les hyphes	47
Figure 18 – Types d'exploration de champignons ectomycorhiziens représentés par des coupes transversales d'ECM et du mycélium extramatriciel.	48
Figure 19 – Situation géographique des stations d'étude	55
Figure 20 – Le carpophore de <i>Pisolithus tinctorius</i> récolté sous les arbres d' <i>Eucalyptus camaldulensis</i>	58
Figure 21 – Taux de survie (%) des semis du chêne liège en fonction des substrats de culture.	67
Figure 22 – Plants du chêne liège âgés de 2 mois élevés sur différents substrats de culture.	67
Figure 23 – Effets des substrats sur la hauteur des tiges, le diamètre au collet, le rapport H/D et la biomasse fraîche aérienne BFA et souterraine BFS des plants de chêne liège.	70
Figure 24 – Effets des substrats sur le nombre de feuilles et la teneur en chlorophylle (SPAD).....	71
Figure 25 – Effets des substrats sur le taux de mycorhization M (%), la richesse spécifique moyenne / plant de C. liège et la richesse spécifique globale / substrat.....	77
Figure 26 – Le taux de survie des plants du C. liège en fonction des provenances du sol.	87
Figure 27 – Effets de la provenance du sol forestier sur la colonisation ectomycorhizienne M (%), la richesse spécifique moyenne par plant de chêne liège et la richesse spécifique globale par sol	95
Figure 28 – Fréquence des morphotypes ectomycorhiziens exprimées en pourcentage de plants où ils ont été détectés par rapport au nombre total des plants observés (20).	98

Figure 29 – Fréquences des morphotypes ectomycorhiziens exprimée en pourcentage de plants où ils ont été détectés sur un total de 5 plants de chaque sol forestier.....	99
Figure 30 – Composition exploratoire fonctionnelle de la communauté fongique ECM.	101
Figure 31 – Distribution des types d’exploration (TE) en fonction des sols forestiers et leurs proportions exprimées en pourcentage de morphotypes ectomycorhiziens par rapport au nombre total des ECM par provenance de sol.	102
Figure 32 – Proportion (%) des types exploratoires (TE) avec rhizomorphes (Rh ⁺) et sans rhizomorphes (Rh ⁻) dans la communauté ECM.....	113
Figure 33 – Les proportions des TE–Rh ⁻ et Rh ⁺ au niveau de chaque sol forestier, exprimées en pourcentages des ECM qui les adoptent.....	114
Figure 34 – Mycorhizes composites	214
Figure 35 – Le morphotype ECM 7 avec des extrémités racinaires qui émergent du manteau fongique, éclatement du manteau et désagrégation des hyphes qui le forment.	216
Figure 36 – La colonisation par les champignons mycorhiziens arbusculaires (CMA) des racines de chêne liège élevé sur le sol de Mechroha, montrant des vésicules, des hyphes et un arbuscule.....	217
Figure 37 – Culture pure de <i>P. tinctorius</i> sur milieux solide présentant un mycélium jaune vif et un mycélium noirâtre (parois mélanisées).....	220
Figure 38 – Culture de <i>Pisolithus tinctorius</i> en milieu liquide.....	220
Figure 39 – Racines fines des plants de <i>Q. suber</i> non-inoculés (témoins) montrant des poils absorbants et inoculés par <i>P. tinctorius</i> montrant de jeunes ectomycorhizes ocre dont certaines présentent des apex noirâtres.....	221
Figure 40 – Croissance des plants de C. liège inoculés ou non par les spores de <i>P. tinctorius</i>	222
Figure 41 – Plants de chêne liège inoculés âgés de 2 mois.	223

Liste des tableaux

Tableau 1. Caractéristiques des principaux types de mycorhizes	18
Tableau 2. Propriétés physico-chimiques des substrats.	63
Tableau 3. Effet des différents substrats sur le développement des plants de chêne liège.	72
Tableau 4. Répartition des morphotypes ECM en fonction des différents substrats de culture.	78
Tableau 5. Matrice des corrélations des paramètres d’appréciation de la qualité des plants.	78
Tableau 6. Caractéristiques physico-chimiques des sols forestiers.	86
Tableau 7. Effet des différents sols forestiers sur le développement des plants de chêne liège.	91
Tableau 8. Répartition des morphotypes d’ECM détectés en fonction des sols forestiers.	96
Tableau 9. Composition taxonomique de la communauté fongique ECM associée à <i>Quercus suber</i> , et la stratégie d’exploration de chaque symbiote fongique.	100
Tableau 10. Proportion des différents types d’exploration des champignons ectomycorhiziens dans les 4 sols d’étude.....	110

Introduction générale

Le chêne liège est une essence forestière typique de la région méditerranéenne occidentale et du littoral atlantique (Maire, 1961). Elle revêt un intérêt socio-économique particulier par son aptitude à produire le liège et les glands dont la récolte ne nécessite pas l'élimination des arbres, mais leur protection (Sebastiana, 2013), donc, son système de gestion est durable. De plus, la forêt de chêne liège assure également la fixation de la population riveraine dans les massifs par la création d'emploi et l'élevage et contribue à une meilleure qualité de l'environnement, à la conservation des sols et à la prévention de la désertification (Pereira et Fonseca, 2003). Elle permet aussi le maintien d'une biodiversité très importante (Bernal, 1999).

En Algérie, les subéraies sont principalement localisées dans le Tell Oriental (Zeraïa, 1982) et couvrent une superficie totale de 440 000 ha ce qui représente 11% de la superficie forestière algérienne et 18% de la subéraie mondiale (Cilp, 2000). De nos jours, seulement une superficie de 230 000 ha est révélée productive (Direction Générale des Forêts [DGF], 2012). La régression graduelle depuis 1980 de l'aire de répartition du chêne liège et par conséquent de la production annuelle en liège (Sousa et Kadiri, 2005) est justifiée par le manque d'intervention sylvicole et l'absence d'un aménagement propre aux subéraies algériennes (Zeraïa, 1982) considérées pour la plupart comme de vieilles futaies arrivées au terme de leur exploitabilité donc prédisposées au dépérissement (Bureau National d'Etude et de Développement Rural [BNEDER], 1984 ; Letreuch-Belarouci, 2010). Cette régression témoigne du déclin alarmant de la subéraie en tant qu'écosystème important. Ce déclin peut être expliqué par le dépérissement de l'arbre, la régénération naturelle difficile et par l'échec des pratiques de reboisement réalisés jusqu'à présent. L'état de dépérissement du chêne liège qui se traduit selon Costa *et al.* (2010) par une diminution de la vigueur et du statut physiologique des individus, est dû à la convergence de plusieurs facteurs dont les incendies répétés, la surexploitation du liège et son écorçage mal entrepris, les attaques parasitaires etc. De plus, la mauvaise gestion combinée aux changements climatiques en cours ont profondément marqué la santé du chêne liège le rendant moins résistant au stress du milieu. A ces problèmes, s'ajoute celui de l'introduction d'espèces à croissance rapide et à caractère invasif comme les eucalyptus et les acacias (Quézel et Médail, 2003), et l'enrésinement de la subéraie suite aux reboisements à base de Pin des années 1970 à 2000 (Nasrallah et Kefifa, 2015).

Selon Acácio *et al.*, (2007), les tentatives de restauration des peuplements de chêne liège ont été en grande partie infructueuses, en raison de la faible régénération naturelle de cette espèce et de la mortalité élevée des plantules après la transplantation due à l'augmentation des températures moyennes et la sécheresse.

L'évolution régressive de la subéraie algérienne risque de compromettre la pérennité du patrimoine subéricole (Roula et Chouial, 2005) et causer des répercussions préjudiciables sur l'économie du pays suite à la réduction de la production nationale du liège brute et la baisse d'exportation des produits de transformation de celui-ci. Elle risque aussi de provoquer des pertes microbiennes, végétales et de diversité animale (Hector *et al.*, 1999).

Pour remédier à cette situation dramatique et valoriser ces écosystèmes en déclin, l'Algérie a lancé un programme de plantation de 20 000 ha entre les années 2003 – 2007 dans le cadre du Plan national de reboisement (PNR) (DGF, 2003). Or, d'après Messaoudene (2011), les stratégies de reboisement adoptées ont été marquées d'un important échec lié notamment à la qualité des plants dont 75% présentaient des défauts contraignant du système racinaire.

En effet, en plus du patrimoine génétique, de la technique de plantation et des caractéristiques environnementales du site de plantation, la réussite d'un reboisement et la reprise des plants en pleine terre, dépendent principalement de leur qualité morpho-physiologique (Lemaire *et al.*, 2003), et nécessitent la mise au point de systèmes de culture techniquement et économiquement performants (Blanc, 1987). Ainsi, la production des plants de bonne qualité exige une optimisation des différentes phases de production depuis la semence jusqu'à la plantation (Lamhamedi, 2006), ce qui permettra de diminuer de façon significative les coûts engendrés par les regarnis répétés.

Beaucoup de chercheurs se sont intéressés à l'amélioration et à la modernisation des systèmes de culture entre autres la conception d'un bon conteneur d'élevage (Wilson, 1977 ; Reidacker, 1978; Landis, 1990, 2010 etc.) et la mise au point de substrats de culture présentant des propriétés physiques et chimiques répondant aux exigences du plant forestier et lui conférant la capacité de résister au stress de transplantation (Falconnet, 1989 ; Miller et Jones, 1995 ; Lemaire *et al.*, 2003 ; Lamhamedi *et al.*, 2000, 2006, 2011 ; M'sadak *et al.*, 2012b, 2014 ...).

L'humus forestier souvent utilisé comme support de culture dans nos pépinières forestières peut être performant et pratique. Toutefois, la production d'un grand nombre de semis à l'échelle nationale exige le prélèvement de quantités énormes de cet humus ce qui peut perturber la stabilité des milieux naturels et menacer leur durabilité. Le but est de préserver d'une part, les écosystèmes naturels en particulier la subéraie, d'autre part, de produire des plants de chêne liège robustes avec un système racinaire bien développé capable de croître et survivre dans un milieu contraignant. Les propriétés physiques du substrat de culture comptent parmi les facteurs déterminants de la qualité biologique des plants (M'Sadak *et al.*, 2012b, 2013b). Ces propriétés influent directement sur l'ensemble des fonctions racinaires des plants, notamment l'absorption de l'eau et des éléments minéraux (Landis, 1990 ; Lamhamedi *et al.*, 2000, 2006).

Dans ce contexte, plusieurs substrats ont été utilisés notamment la tourbe blonde associée à la vermiculite qui est le composant organique le plus apprécié, utilisé comme substrat de référence. Cependant, cette ressource n'est pas facilement renouvelable et son prix de vente dans les pays non-producteurs ne cesse d'augmenter. A cet effet, une attention particulière a été accordée à la recherche de substituts de tourbe et au compostage de la biomasse forestière (écorces de pins, branches d'acacia et de maquis) en pépinière (Ammari *et al.*, 2007).

En Afrique du Nord, dans son aire naturelle, le chêne liège supporte les aléas de son environnement grâce à une diversité de champignons du sol avec lesquels ses racines forment des symbioses mycorhiziennes qui seraient à l'origine de sa résistance aux contraintes environnementales qui lui sont imposées (Beddiar *et al.*,

2015). En effet, dans les sols forestiers généralement peu fertiles car pauvres en éléments nutritifs facilement assimilables, la majeure partie des réserves y est séquestrée dans la matière organique concentrée en surface sous forme d'humus (Garbaye, 2013) et le plant n'en bénéficie pas. Compte tenu de la difficulté de la réhabilitation des sols dans les milieux naturels destinés à la plantation, la mycorhization des plants en pépinières s'avère un outil prometteur qui améliore la performance des systèmes racinaires et offre ainsi aux plants une meilleure nutrition minérale et hydrique et une résistance aux conditions extrêmes du milieu de transplantation. Les champignons ectomycorhiziens (CEMs) joueraient un rôle important dans l'établissement, la croissance et la survie des plantules (Smith et Read, 2008 ; Tedersoo *et al.*, 2010 ; Sebastiana *et al.*, 2017). Ils renforcent la résistance des plantes aux agents pathogènes, aux stress des métaux lourds et autres polluants (Chung *et al.*, 2002 ; Brundrett, 2004 ; Smith et Read 2008 ; Kumla *et al.*, 2016 ; Kumar et Atri, 2018) et à la sécheresse (Alvarez *et al.*, 2009 a, b ; Beniwal *et al.*, 2010 ; Sebastiana *et al.*, 2018). Selon Reis *et al.* (2018), les CEMs sont les composants clés pour la durabilité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers de chêne liège. Ils favorisent non seulement la régénération des forêts de C. liège mais aussi la réintroduction de ces CEMs dans ces milieux (Sebastiana *et al.*, 2013).

En région méditerranéenne, la crise de transplantation des arbres juvéniles peut être atténuée par la mycorhization contrôlée (Mousain *et al.*, 1994). Par ailleurs, les différentes espèces et même souches de CEMs n'offrent pas les mêmes avantages aux plants et certaines ne sont pas bénéfiques ou moins résistantes que d'autres (Sousa *et al.*, 2012 ; Oliveira *et al.*, 2012). L'utilisation de la mycorhization en pépinière nécessite, par conséquent, de cibler des isolats mycorhizogènes suivant des critères physiologiques efficaces, compétitifs et adaptés aux conditions physiques et chimiques du sol (Mousain *et al.*, 1994). Ainsi, la mycorhization contrôlée est susceptible de fournir, pour les reboisements, des plants de pépinière de bonne qualité.

C'est dans ce cadre général que s'inscrit la présente thèse. Le but recherché sur le long terme est une contribution à la production de plants de chêne liège de qualité appréciable présentant des critères morphologiques et physiologiques conformes aux normes, notamment un bon système racinaire et un potentiel mycorhizien optimal. Ceci offrira aux plants la capacité de tolérer les conditions limitantes des sites de transplantation et augmentera les chances de succès des reboisements.

Les objectifs fixés dans la présente thèse sont :

- La recherche de matériaux efficaces en vue de mettre au point un substrat approprié pour l'élevage des plants en pépinière, leur offrant un bon développement et une bonne reprise sur le terrain.
- L'exploration de la communauté ectomycorhizienne associée aux plants de chêne liège au stade de pépinière et l'évaluation de sa structure et sa composition fonctionnelle pour mieux exploiter cette symbiose dans la réhabilitation des subéraies.

Pour ce faire, trois essais ont été entrepris présentés en trois volets,

- i)** L'essai 1 consiste à comparer l'effet de quatre substrats de cultures confectionnés à base de résidus sylvicoles et agro-alimentaires soient : les granulés de liège, l'écorce de Pin, les noyaux d'abricot et les grignons d'olive sur le développement et le statut mycorhizien des semis de chêne liège.
- ii)** L'essai 2 consiste à piéger les communautés fongiques ectomycorhiziennes associées aux plants de chêne liège élevés pendant 15 mois en pépinière sur de l'humus forestier provenant de quatre subéraies différentes du Nord-est algérien et à estimer l'effet de la structure de ces communautés sur la croissance des plants.
- iii)** Enfin dans le troisième essai et dans le but de maîtriser la mycorhization contrôlée, tenter de mycorhizer les semis de chêne liège par différents types d'inoculum du champignon ectomycorhizien *Pisolithus tinctorius* et évaluer ses effets sur la croissance des plants.

Première partie
Revue bibliographique

Chapitre 1 : Le chêne liège (*Quercus suber* L.)

1. Généralités

Le genre *Quercus* explose littéralement vers la fin du tertiaire (Kremer *et al.*, 2002), il semble avoir atteint une distribution généralisée au cours de l'Eocène supérieur et jusqu'à l'Oligocène inférieur (Manos et Stanford, 2001). Magni *et al.* (2005) ont montré que les populations de ce genre ont survécu aux glaciations du Quaternaire en se maintenant dans plusieurs refuges du sud de l'Europe, en Espagne, en Italie et dans les Balkans.

C'est l'un des genres les plus représentés dans la famille des Fagacées (Natividade, 1956). Il comprend entre 200 et 500 espèces dont 6 existent en Afrique du Nord (El Antry Tazi *et al.*, 2008). Natividade (1956) affirme que l'espèce *Quercus suber* (chêne liège) est circonscrite en Méditerranée occidentale depuis l'ère tertiaire, ce qui lui donne une soixantaine de million d'années d'existence. Sa pénétration en Afrique du Nord aurait eu lieu soit à travers la chaîne de montagnes submergée à la fin du Pliocène, qui reliait la Sicile à la Tunisie, soit par le trait d'union Ibéro-Mauritanien qui se brisa définitivement au début de l'ère quaternaire (Seigue, 1985 ; Azema, 2004). Quant à Sauvage (1961), il considère que le chêne liège est originaire de la péninsule ibérique et aurait colonisé l'Afrique du Nord depuis Gibraltar et le Rif à la fin du Miocène. Selon Ben Tiba et Reille (1982), il a survécu dans divers refuges de la partie méridionale et du littoral de la péninsule ibérique, mais aussi en Afrique du Nord, lors du dernier maximum glaciaire.

L'arbre a été décrit pour la première fois par Linee en 1753 (Natividade, 1956). Il tire son nom «Chêne» de la racine celte «*Kaër quez*» qui veut dire «Bel arbre» (Pierre et Lys, 2007).

2. Systématique

D'après Cronquist (1981), la taxonomie retenue pour le C. liège est la suivante :

Règne : Plantea

Sous règne : Tracheobionta

Embranchement : Magnoliophyta

Classe : Magnolipsida

Sous-classe : Hamamelidae

Ordre : Fagales

Famille : Fagaceae

Genre : *Quercus*

Espèce : *Quercus suber* L.

Nom vernaculaire : Ballout el feline السنديان الفليني

3. Caractéristiques botaniques

Natividade (1956) décrit le C. liège comme une espèce très polymorphe dont on a différencié de nombreuses formes botaniques. Sa longévité varie de 150 ans en moyenne (Anonyme, 1978) à 200 ans (Camus, 1938), soit en moyenne plus de 12 récoltes par arbre. Il peut atteindre jusqu'à 300 ans sans récolte de liège. Selon Gellini et Grossoni (1997), cet arbre peut atteindre jusqu'à 25 m de haut en peuplement dense. La circonférence à 130 cm du sol est de 70 cm entre 27 et 35 ans (Natividade, 1956).

La fructification commence à l'âge de 15 ans (Saccardy, 1937), mais un bon rendement ne peut être espéré avant 40 ans (Zeller, 1959), les bonnes glandées se répètent tous les 2 ou 3 ans (Saccardy, 1937). Les glands sont de couleur rouge brique, dans une cupule à écailles inégales, allongés et de tailles très variables, de 2 à 4,5 cm de long sur 1,5 à 1,8 cm de diamètre (Camus, 1938). Ils tombent en octobre et novembre, parfois jusqu'à janvier (Piazzetta, 2005). Ces glands sont ordinairement amers et ne sont pas comestibles pour l'homme, sauf quelques exceptions individuelles (Zeller, 1959).

Les feuilles du C. liège sont persistantes dont la durée de vie est de 2 à 3 ans (Piazzetta, 2005). Elles ont 3 à 5 cm de longueur et 1,5 à 4 cm de largeur, coriaces, plus ou moins elliptiques, alternes, sans poils sur le dessus, velues cotonneuses et d'un blanc grisâtre en dessous. Le limbe est pétiolé, ovale, allongé, bordé de dents épineuses, il présente 5 à 7 nervures secondaires de chaque côté de la nervure principale (Rameau *et al.*, 2008).

La floraison du C. liège commence dès l'âge de 12-15 ans (Piazzetta, 2005), et se déroule entre la fin d'avril et la fin mai, elle est conditionnée par le climat et l'exposition. Les fleurs femelles sont de petits boutons écailleux isolés ou en groupe de trois sur les rameaux de l'année en cours (Piazzetta, 2005), et les fleurs mâles pendent en chatons à l'extrémité des rameaux de l'année précédente, elles sont longues de 4 à 8 cm (Fraval, 1991).

Dès le jeune âge, le système racinaire du C. liège est constitué d'un pivot unique et un système racinaire traçant (Sauvage, 1961). Dès trois mois, les racines peuvent atteindre 55 à 60 cm, tandis que la partie aérienne atteint 9 cm (Natividade, 1956).

Le liège est un tissu parenchymateux formé par l'assise subero-phellodermique (la mère), il couvre le tronc et les branches (Veillon, 1998). C'est un tissu mort, spongieux, élastique et compressible qui résiste parfaitement aux incendies et préserve ainsi les couches corticales inférieures. Le liège mâle (liège vierge ou naturel) de couleur grisâtre est dur, d'une élasticité médiocre, profondément crevassé (Bouhraoua, 2003). Selon Boudy (1952), ce liège naturel (jamais récolté) présente une épaisseur moyenne de 3 cm, pouvant atteindre 5 à 10 cm à 100 ans et même 20 à 22 cm sur les arbres très âgés. Sa récolte qui s'appelle le démasclage, commence à l'âge de 25 à 40 ans (Zeller, 1959). Selon Bouhraoua (2003), le liège femelle ou liège de reproduction, qui se développe après le démasclage, est moins crevassé, plus homogène et plus élastique, ce liège est exploitable au bout de 8 – 15 ans (Bouhraoua, 2003).

4. Aire de répartition

4.1 Aire de répartition mondiale

Le chêne liège est une espèce qui a une distribution restreinte dans le monde. En effet, elle est endémique de la méditerranée occidentale (Quezel et Santa, 1962 ; Zeraia, 1981) soit entre 31° et 45° de latitude nord. La plus grande zone continue de peuplements de *C. liège* est située dans la péninsule ibérique, en particulier dans le Sud-ouest à la fois en Europe et en Afrique du Nord (Piazzetta, 2005), mais que l'on retrouve également sur le littoral atlantique (Quézel et Santa, 1962) (Fig. 1).

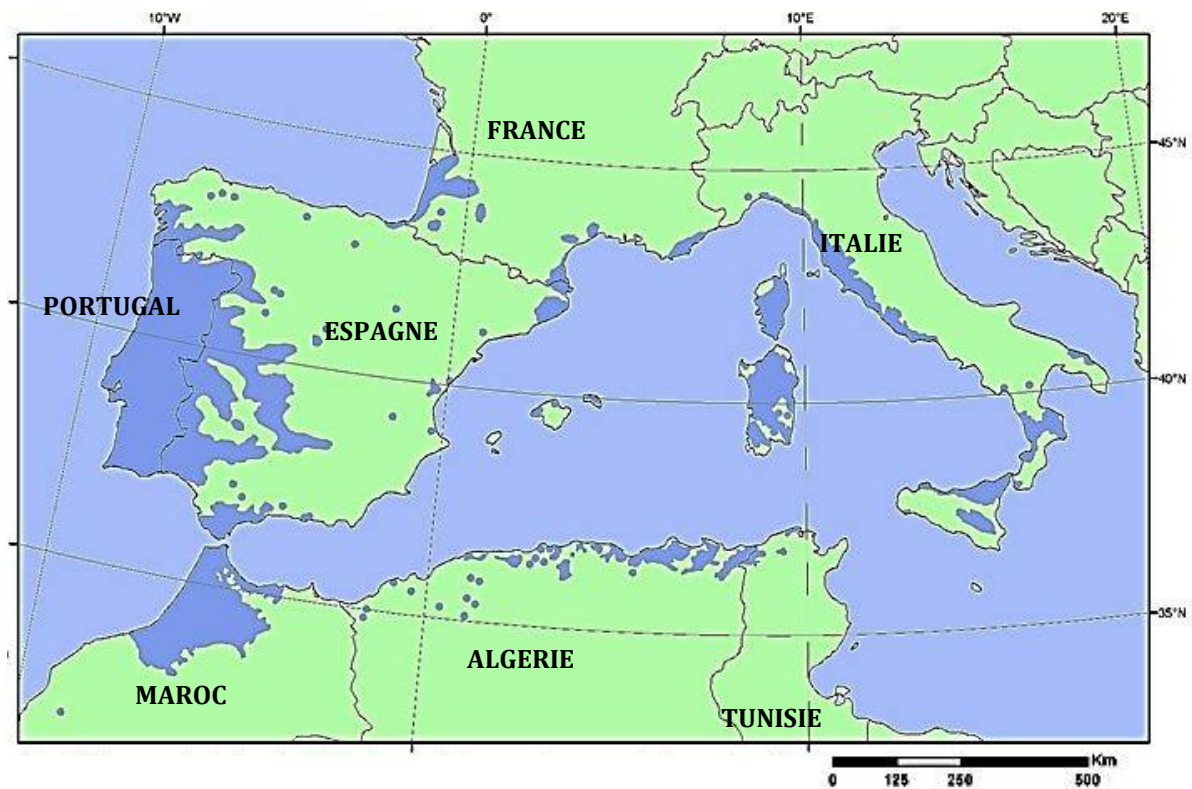


Figure 1 – Aire de répartition naturelle du chêne liège (EUFORGEN, 2009 ; <http://www.euforgen.org/species/quercus-suber/>)

Beaucoup d'auteurs divergent sur la superficie réelle de la subéraie mondiale du fait de la dégradation continue de cet écosystème et la définition de la subéraie elle-même (Bekdouche, 2010). Pausas *et al.* (2009), Bugalho *et al.* (2011) et FAO (2013), l'estiment à environ 2,5 millions d'hectares dans le bassin occidental de la Méditerranée ce qui représente 10% de la forêt totale, dont 1.5 million d'hectares en Europe méridionale et 1 million d'hectares en Afrique du Nord. Cette superficie totale se répartie sur sept pays dont quatre en Europe méridionale et trois d'Afrique du Nord soit, le Portugal (33%), l'Espagne (22%), l'Algérie (18%), le Maroc (15%), la Tunisie (4%), l'Italie (4%) et la France (4%) (Fig. 2).

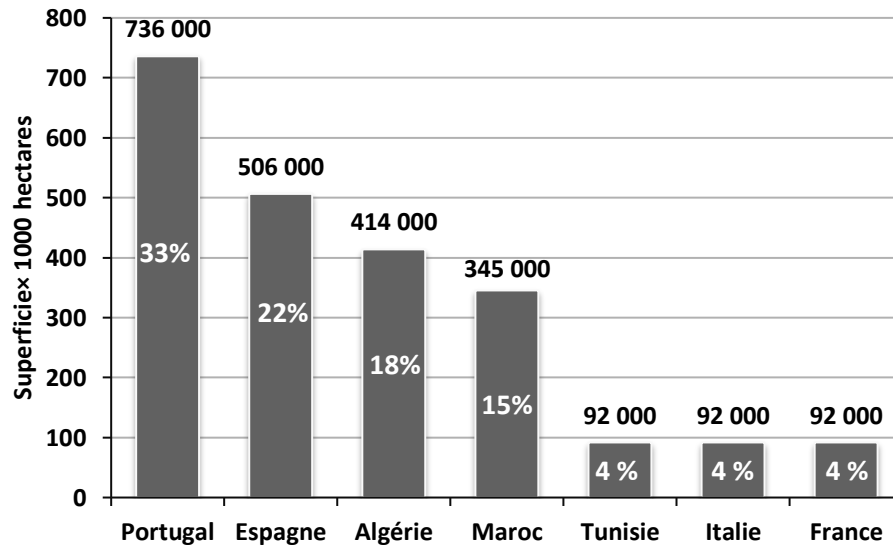


Figure 2 – Superficie occupée par le chêne liège dans les pays du bassin méditerranéens selon Lei (2010).

La distribution du chêne liège est centrée principalement dans la partie occidentale de la péninsule ibérique avec sa grande mesure, au Portugal (Blanco *et al.*, 1997) qui est le plus grand producteur de liège (près de 50% de la production mondiale) et l'un des plus gros importateurs de liège pour les industries de transformation (Silva et Catry, 2006 ; Association Portugaise de Liège [APCOR], 2016)

L'intérêt porté au matériau liège a très tôt suscité des tentatives d'acclimatation du C. liège en dehors de son aire d'origine. Cet arbre a été depuis longtemps utilisé comme essence de reboisement, en particulier en Russie (sur le littoral de la Mer Noire dès 1819), aux Etats Unis d'Amérique (en Californie dès 1858), au Japon (1933), en Argentine, en Australie et en Uruguay (Natividade, 1956 ; William, 2002).

En Afrique du Nord, le Maroc occupe une superficie de près de 377 482 ha de C. liège, ce qui le place au 4ème rang mondial, derrière le Portugal, l'Espagne et l'Algérie, soit 14% de la superficie mondiale des subéraies (El Antry, 2013). Quant à la subéraie tunisienne, elle est estimée à 92 000 ha, ce qui représente 4% de la subéraie mondiale (DGF, 2007).

4.2 Aire de répartition en Algérie

Les subéraies algériennes sont comprises entre les frontières marocaines et tunisiennes et s'étendent du littoral méditerranéen au nord jusqu'aux chaînes telliennes au sud (Boudy, 1955 ; Zine, 1992). Elles occupent une bande littorale de 450 km qui s'étend d'Alger jusqu'au Cap Roux un peu à l'Est d'El-Kala sur une largeur ne dépassant guère 70 km (Natividade, 1956). Le C. liège couvre en Algérie une superficie totale de 440 000 ha ce qui représente 11% de la superficie algérienne et 18% de la subéraie mondiale (Cilp, 2000). La DGF (2007) estime cette superficie à 414 000 ha. Le BNEDER (Bureau national d'étude et de développement rural) en

1984, évalue la superficie de la subéraie productive à 229 000 hectares. La DGF (2012) l'évalue à seulement 230 000 ha de superficie productive. Cela justifierait la diminution progressive des quantités de liège récoltés annuellement qui passe de 200 000 quintaux environ en 1973 à 32 212 quintaux en 2012 (DGF, 2013).

Selon Yessad (2000), les subéraies Algériennes couvrent trois faciès : l'occidental montagnard, l'oriental littoral et l'oriental montagnard. Elles se présentent en massif continu surtout le long de la zone littorale et le reste est disséminé sous formes d'îlots de moindre importance dans la partie Ouest (Khelifi, 1987). Les principales subéraies algériennes sont localisées dans le Tell oriental, situées essentiellement en zone humide et subhumide au Nord-est du pays jusqu'à la frontière tunisienne (Zeraia, 1982), région qui renferme à elle seule près des 4/5 de la subéraie Algérienne (Boudy, 1952 ; Natividade, 1956 ; Yessad, 2000). D'une façon générale, on retrouve le C. liège dans 22 wilayas. Il forme de vastes massifs soit à l'état pur, soit en mélange avec le chêne vert (*Quercus ilex* L.), le chêne zéen (*Quercus canariensis* Willd.), le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et quelques oliviers (Puyo, 2004).

5. Exigences écologiques

Le chêne liège est une espèce héliophile, car il exige une forte insolation. L'augmentation de l'éclairement provoque la levée de dormance d'une partie du stock de graines au sol et permet une photosynthèse plus intense (Frochot et Levy, 1986). Pour sa part, Ettoubi (1996), affirme que les semis de chêne liège (jeune) ont besoin d'ombre pour éviter les brûlures de l'apex c'est pourquoi les jeunes glands poussent souvent dans les touffes du maquis.

Le C. liège pousse aussi bien en plaine qu'en montagne, avec une préférence pour les terrains accidentés, les collines ou les montagnes peu élevées. On le retrouve dans les étages méso-méditerranéen et collinéens entre 0 et 700 m d'altitude allant jusqu'à 1300 m d'altitude en Algérie (Boudy, 1952). Selon Pereira (2007), il pousse sur des climats semi arides à humides du niveau de la mer jusqu'à 2 000 m.

Le C. liège est une espèce relativement thermophile (Boudy, 1952 ; El Antry Tazi *et al.*, 2008). Il exige des températures douces, dont l'optimum se situe entre 13°C et 18°C, il ne supporte pas les gelées de - 9°C longtemps (1 à 2 jours) (Boudy, 1952).

Selon El Antry Tazi *et al.* (2008), l'arbre est remarquablement plastique vis-à-vis des précipitations. Sa moyenne annuelle varie de 441 à 1700 mm. Selon Zeraia (1981), la fréquence des pluies pendant la période estivale constitue l'élément le plus important pour la régénération du C. liège.

D'un point de vue édaphique, Le C. liège est une essence nettement calcifuge. Il craint l'hydromorphie (Pereira, 2007), se plaisant sur tous les substrats siliceux (grès numidiens, sable, pliocène) et acides (schistes, grès, gneiss, granite) (Sauvage, 1961), présentant peu de contraintes pour la pénétration des racines, avec un horizon organique bien préservé et suffisamment drainés (El Antry Tazi *et al.*, 2008).

6. Importance socio-économique et environnementale

Les forêts de chêne liège offrent une multitude de produits dont certains constituent de véritables richesses économiques qui sont essentiellement le bois et le liège. En effet, Boudy (1952) atteste qu'en raison de la qualité, de la valeur de son écorce et de son bois, le C. liège est de point de vue économique, l'essence forestière la plus importante d'Afrique du nord. Cependant, Silva (2007) indique que son bois est lourd, d'une couleur rouge clair, très dur, compact et difficile à travailler avec peu de valeur commerciale, le plus souvent il est utilisé pour la fabrication des traverses de chemin de fer. Il constitue par contre un excellent combustible et offre un charbon de qualité.

L'importance économique du C. liège réside essentiellement dans son écorce, le liège. Ce matériau particulièrement léger, souple, élastique, imperméable et non conducteur pour la chaleur est utilisé depuis l'antiquité pour des fins diverses (bouchonnerie, parquet, isolation thermique) (Boudy, 1950). Le secteur du liège crée chaque année en Algérie plus de 3500 emplois saisonniers durant la campagne d'exploitation du liège et emploie près de 1400 travailleurs saisonniers et permanents au niveau des unités de transformation du liège (Berriah, 2014).

La subéraie présente certaines particularités liées au cortège floristique accompagnant le C. liège. En effet selon (Ouelmouhoub, 2005), elle recèle des potentialités en divers produits tels que le charbon de bois, la souche de bruyère, la transformation du bois de certaines espèces arbustives comme la filaire, l'arbusier, l'oléastre, les glands de chênes, les plantes médicinales et aromatiques (myrte, lavande, lentisque, ciste etc.), la gemme et la résine. En plus de la flore microscopique qui joue un rôle très important, ex : la mousse des chênes (*Ivernina prunastria*) utilisée en parfumeries (Benyacoub *et al.*, 1998).

En Algérie, ces forêts tiennent une place primordiale dans la vie socio-économique de la majorité de la population riveraine car elles constituent, grâce à leur abondant sous-bois, un riche terrain de parcours pour un cheptel varié (Bouhraoua, 2003). Elles fournissent également des quantités considérables de glands permettant l'alimentation du cheptel pendant les périodes de disette (Peyerimhoff, 1941).

Lecocq (2011) signale que les forêts de C. liège sont d'excellents puits à carbone. Leur exploitation a un impact positif au niveau de la fixation du carbone. Un chêne liège «exploité», en renouvelant ainsi de manière naturelle son écorce, absorbe de 2,5 à 4 fois plus de CO₂ qu'un arbre non exploité.

7. Aspects et facteurs de dégradation des subéraies

Malgré les efforts et les moyens financiers engagés dans la conservation des forêts algériennes, des surfaces forestières significatives d'une grande importance pour l'équilibre écologiques du pays sont perdues année après année (Djema et Messaoudene, 2009).

D'après Djema et Messaoudene (2009), les subéraies ont perdu 52% de leur superficie. Selon Sousa et Atay Kadiri (2005), le déclin généralisé qu'elles ont connu depuis les années 80, a induit non seulement une régression graduelle de l'aire de répartition du C. liège, mais aussi de la densité des peuplements et de la production annuelle du liège dans toute la région méditerranéenne. Ce déclin résulte des conditions environnementales, notamment les épisodes de sécheresses estivales (Trubat *et al.*, 2010 ; Costa et Madeira, 2011), le manque de traditions en matière de gestion des forêts et de sylviculture (Zéraia, 1982 ; Djema et Messaoudene, 2009), les démasclages et déliègeages mal conduits, le potentiel génétique (Veuille, 1995 In Smahi, 2018), le vieillissement des peuplements, les incendies répétés, le surpâturage, l'accumulation au fil du temps de blessures de récolte (Garolera, 1988 ; Garrec, 1994 ; Sebei *et al.*, 2004 ; Messaoudene *et al.*, 2006), les défrichements (FOSA, 2000 ; Amandier, 2002), la régénération naturelle déficiente et le faible taux de survie des plants transplantés (Sebastiana *et al.*, 2013 ; Araújo *et al.*, 2018). La conjonction de tous ces facteurs suscités, contribue à un affaiblissement général des arbres qui deviennent alors la cible des insectes ravageurs et champignons phytopathogènes (Du Merle et Attie, 1992 ; Sebei *et al.*, 2001; Trubat *et al.*, 2010; Costa et Madeira, 2011). À l'ensemble de ces facteurs s'ajoute les effets supposés des changements climatiques (Djema et Messaoudene, 2009).

8. Régénération du chêne liège

8.1 Régénération naturelle

Deux voies de régénération naturelle sont possibles :

- La voie sexuée (par semis) qui est liée directement au cycle de fructification, à l'abondance et la qualité des semences, aux conditions climatiques et à la nature du sol (Nsibi *et al.*, 2006).

D'après Boudy (1950), ce type de régénération est très délicat surtout en Afrique du Nord, car bien que le C. liège soit une essence de lumière, les jeunes plants issus de la germination des glands tombés au sol, ont besoin durant leurs premières années, d'un couvert végétal léger, pour se protéger pendant les mois d'été des insolation et des vents desséchants.

- La voie végétative (par rejets de souche) qui joue un rôle important dans la régénération notamment après un incendie ou une coupe et par conséquent assure la reconstitution et le rajeunissement des peuplements (Marion, 1956a In Bouhraoua, 2003). Le C. liège peut se régénérer vigoureusement par rejets de souche et conserver jusqu'à 120 ans environ cette faculté. Les rejets qui se forment ont une croissance assez rapide. Ils forment d'abord une cépée assez touffue, mais leur nombre se restreint dans les premières années par le jeu de la concurrence (Saccardy, 1937).

8.2 Régénération artificielle ou assistée

Elle se fait soit par semis direct des glands, dans ce cas la réussite de cette régénération est conditionnée aussi bien par la mise en défens du périmètre, que par les soins et entretiens apportés, notamment, les arrosages en été, le binage et le désherbage des jeunes plants (Belghazi *et al.*, 2001), soit par transplantation des plants élevés en pépinière (Lepoutre, 1965).

Les reboisements du C. liège ont été pratiqués dans 16 conservations dont celles de Jijel et Skikda (Fig. 3) qui sont considérées depuis longtemps comme des zones subéricoles par excellence. Elles occupent 4 200 ha.

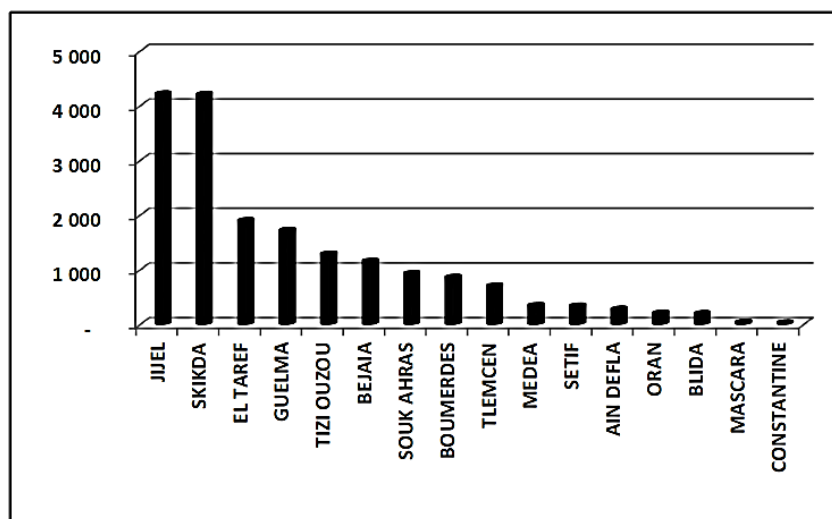


Figure 3 – Distribution des surfaces reboisées (en hectares) en chêne liège par conservation forestière entre 2001 et 2012 (DGF, 2012).

9. Production des plants forestiers en pépinière

La production des plants constitue le principal maillon de la chaîne des reboisements dont dépend leur réussite. En effet, la production de plants forestiers vigoureux ayant les caractéristiques biologiques et physiologiques requises pour assurer leur survie et leur croissance après transplantation constitue une condition essentielle pour la réussite des programmes de reboisement. Ceci requière l'amélioration des conditions d'élevage des plants par l'introduction de nouvelles techniques culturales (conteneurs, ombrière etc.) et l'amélioration des substrats d'élevage traditionnels à base de terreau forestier (Ammari *et al.*, 2006).

9.1 Conteneurs

En Afrique du Nord, la production des plants forestiers dans les pépinières forestières a commencé tout d'abord avec le mode de production des plants à racines nues. (Direction des Eaux et Forêts et de la Conservation des sols, 1978). Ce mode a été remplacé vers les années 50 par les pots en argile cuite (Lamhamedi *et al.*, 2000).

À la fin des années 60, la production de plants en sachets de polyéthylène est devenue la technique la plus utilisée en pépinières forestières dans les pays en développement pour subvenir aux besoins des programmes de reboisement en matière de production de plants forestiers, agroforestiers et de lutte contre la désertification (Jaenicke, 1999, 2006 ; Lamhamedi *et al.*, 2000).

Cependant, les sachets en polyéthylène empêchent souvent la croissance des racines qui ont tendance à grandir en spirale (Fig. 4) aboutissant à une croissance limitée des plants, une faible résistance au stress, un renversement par le vent et même un dépérissement précoce à cause des masses de racines entassées ou des pathogènes. De plus, les sachets ne sont pas durables et peuvent se déchirer prématurément. Ils sont normalement utilisés une seule fois et présentent ainsi un problème dans la gestion des déchets de pépinière, parce qu'ils ne se décomposent pas et sont souvent brûlés, produisant une pollution sérieuse de l'air (Jaenicke, 2006). Des efforts ont été déployés en vue de corriger le problème de cernage et de déformations racinaires (Lamhamedi *et al.*, 2000). C'est ainsi que beaucoup de chercheurs se sont orientés vers les méthodes de production en grands conteneurs et leur amélioration (Lanier, 1976).

Des conteneurs à alvéoles (Fig. 5a) ont été conçus. Ce sont des conteneurs rigides avec des rainures verticales intérieures qui dirigent les racines directement vers le bas pour éviter la croissance en spirale (Jaenicke, 2006). On cite également les conteneurs « WM » de Reidacker (1978) formés de deux parties et sans fond (Fig. 6b) pour permettre le cernage des racines et empêcher ainsi la formation du chignon. Ses parois présentent des cannelures qui orientent les racines vers un développement vertical empêchant ainsi la spiralisation des racines latérales.

Les conteneurs WM conviennent pour des études de recherche puisqu'ils peuvent être ouverts et fermés pendant la croissance du plant pour observer le développement des racines ou du substrat testé sans endommager les plants. Ils sont réutilisables deux à quatre fois. Leur utilisation au sein des pépinières nécessite la construction des châssis surélevés pour que la base des conteneurs soit au moins à 30 cm au-dessus du sol pour permettre le cernage de la racine (Jaenicke, 2006). La forme de ces conteneurs leur permet de s'emboîter les uns dans les autres, ce qui diminue l'espace d'entreposage (Lamhamedi *et al.*, 2000).

9.2 Substrats

Siège du développement des racines, le substrat doit présenter des caractéristiques compatibles avec leur activité métabolique (Blanc, 1987). Les propriétés physiques du substrat interviennent sur le fonctionnement

du végétal par l'intermédiaire de la rétention de la solution nutritive (nutrition minérale, alimentation en eau) et de l'aération des racines (Gras In Blanc, 1987).

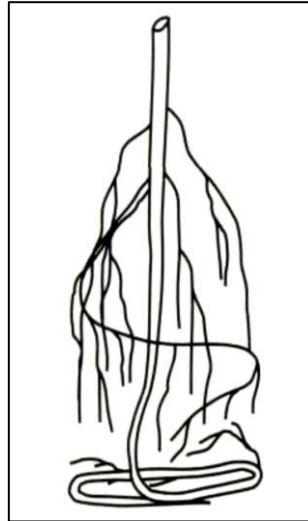


Figure 4 – Spiralisation des racines dans les sachets en polyéthylène (Jaenicke, 2006).

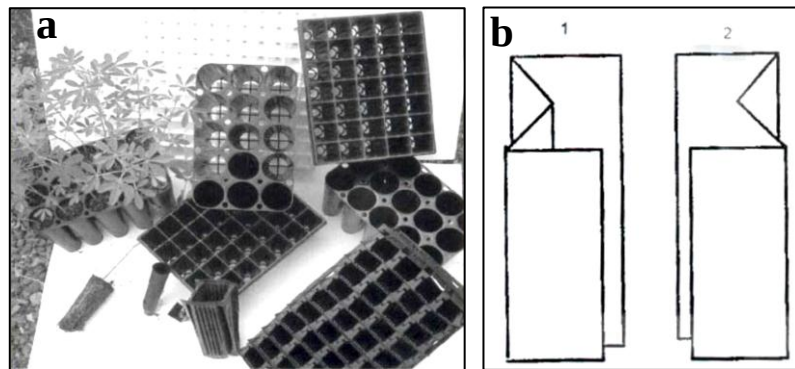


Figure 5 – Une variété des systèmes de conteneurs **(a)** à alvéoles (Jaenicke, 2006), **(b)** « WM » de Reidacker (1978).

Utilisé depuis des décennies comme substrat de culture en pépinières forestières traditionnelles, le terreau (l'humus bien décomposé) a montré des caractéristiques (physico-chimiques) limitées quant à la production des plants de qualité. De plus, son prélèvement sous les peuplements forestiers constitue également une pratique anti-environnementale (Ammari *et al.*, 2007) et contribue de façon significative à l'épuisement de la couche de matière organique qui prend de nombreuses années à se reconstituer (Lamhamedi *et al.*, 2006).

Pour substituer l'humus forestier beaucoup d'efforts ont été fournis en matière de confection de substrats de culture. Il existe plusieurs variantes pour leur constitution. Beaucoup d'auteurs insistent sur le fait que les propriétés physiques du substrat de culture comptent parmi les facteurs déterminants de la qualité biologique des plants (M'Sadak *et al.*, 2012b ; M'Sadak *et al.*, 2013b) car elles influent directement sur le système racinaire (Landis, 1990). Ces substrats doivent être légers, avoir une bonne porosité et stables tout au long de la saison de croissance (Ammari *et al.*, 2007). C'est pour cette raison que les chercheurs se sont investi dans la mise au point d'un substrat adéquat. Nous citerons Lamhamedi et Fortin (1994), Argillier *et al.* (1999), Chouial *et al.* (2004), Roula et Chouial (2005), Lamhamedi *et al.* (1997-2011), M'sadak *et al.* (2012-2016).

Les composants de substrats de culture peuvent être : non organiques (ex : gravier, sable, vermiculite, perlite, tuf et ponce, polystyrène) et organiques (ex : tourbe, charbon, écorces de bois tendre, écorces de bois lourd, compost, balles de riz, sciure et autres déchets organiques) (Jaenicke, 2006). La tourbe blonde qui est le composant organique le plus apprécié (Blanc, 1987), associée le plus souvent à de la vermiculite, est utilisé comme substrat de référence, ce mélange a une bonne rétention en eau et une capacité d'échange en ions élevée, c'est le substrat le plus répandu aux USA et au Québec (Patrick *et al.*, 1992). Néanmoins, en plus de l'importance de la tourbe pour l'environnement dans le maintien de la biodiversité (Fenner *et al.*, 2007) son prix ne cesse d'augmenter (Ribeiro *et al.*, 2007).

Plusieurs matériaux alternatifs ont été mis à l'essai en vue de leur valorisation pour la confection de nouveaux supports de culture, par le recours au compostage des déchets sylvicoles (Veijalainen *et al.*, 2007) et agricoles (Manios, 2004) qui a donné d'excellents résultats en matière de confection des substrats de croissance destinés à la production des plants en pépinières horticoles et forestières (Lemaire *et al.* 1989 ; Landis, 1990 ; Miller et Jones, 1995 ; Rose *et al.*, 1995 ; Fitzpatrick, 2001 ; M'Sadak *et al.*, 2012a ; M'Sadak *et al.*, 2013a).

Chapitre 2 : La Symbiose mycorhizienne

1. Origine du concept

Le terme « Mycorhize », qui provient des mots grecs *mykes* qui signifie champignon et *rhiza* qui signifie racine a été inventé pour la première fois par le phytologiste allemand Albert Bernhard Frank (Frank, 1885) qui a réussi à synthétiser toutes les observations de ses prédécesseurs et a démontré expérimentalement le caractère obligatoire et bénéfique de l'association entre les champignons et les racines des plantes tout en constatant que les filaments fongiques étaient répandus sur les systèmes racinaires de quasiment toutes espèces d'arbres dans une grande diversité d'habitats et de sols (Garbaye, 2013).

2. Mycorhize

2.1 Définition

La mycorhize est une structure mixte issue de l'interaction symbiotique mutualiste entre une plante, partenaire autotrophe et un champignon, partenaire hétérotrophe (Smith et Read, 2008). En d'autres termes, c'est une racine colonisée par un champignon mycorhizien qui en a modifié la morphologie (Egli et Brunner, 2002). Cette symbiose est obligatoire dans les conditions naturelles, c'est-à-dire que ni le champignon ni l'arbre ne peuvent vivre indépendamment l'un de l'autre (Strullu *et al.*, 1991).

La symbiose mycorhizienne est la plus répandue et la plus ancienne des symbioses impliquant des plantes et des champignons et a probablement contribué à la colonisation du monde terrestre par les plantes (Brundrett, 2002 ; Kohler *et al.*, 2015).

Tous les Gymnospermes terrestres, près de 85 % des Angiospermes et une partie des Ptéridophytes (Fougères, Prêles etc.) sont mycorhizées, ce qui représente près de 95 % des plantes vasculaires (Davet, 1996). Seuls des membres de quelques familles sont quelques fois dépourvus de mycorhizes, par exemple, les crucifères et les chénopodiacées (Fortin *et al.*, 2008).

2.2 Échanges réalisés

La mycorhize est une association durable et à bénéfice réciproque pour les deux partenaires (Drénou *et al.*, 2006 ; Smith et Read, 2008), dans laquelle la plante fournit au champignon de la matière carbonée sous forme de sucre issus de la photosynthèse, ainsi que certaines molécules indispensables en petite quantité que le champignon est incapable de synthétiser, comme des acides aminés ou des vitamines, en particulier la thiamine ou vitamine B1 (Garbaye, 2013). En retour, le champignon fournit à la plante des minéraux et de l'eau (Fortin *et al.*, 2008 ; Smith et Read, 2008) présents dans le sol en faibles quantités ou difficilement mobilisables (Harley, 1989).

2.3 Typologie

À l'heure actuelle sept catégories d'associations mycorhiziennes classées en fonction du partenaire fongique et de la structure de l'organe symbiotique formé par les deux symbiotes sont reconnues (Tab. 1) : les mycorhizes à arbuscules (MA), les ectomycorhizes (ECM), les ectendomycorhizes, les mycorhizes éricoïdes, les mycorhizes arbutoïdes, les mycorhizes monotropoïdes et les mycorhizes à orchidées (Fig. 6) (Smith et Read, 2008). Les mycorhizes à arbuscules, les mycorhizes orchidoïdes et les ectomycorhizes sont les plus fréquentes et les plus étudiées, mais pour rester dans le domaine des arbres, Seul le cas des ECM et des MA sera développé dans le présent chapitre.

2.3.1 La mycorhize arbusculaire (MA)

Les MA sont les plus primitives et les plus répandues dans les écosystèmes naturels et cultivés (Smith et Read, 2008). Elles seraient apparues il y a 450 millions d'années (Simon *et al.*, 1993) et seraient à l'origine des autres types de symbiose mycorhizienne et leur apparition coïnciderait avec le passage des végétaux du milieu aquatique au milieu terrestre (Wang et Qiu, 2006).

Elles concernent environ 80 % des plantes actuelles connues, soit au moins 400 000 espèces. Les champignons partenaires de ce type de symbiose appartiennent tous à un groupe très ancestral, celui des Gloméromycètes, qui existait déjà il y a plus d'un demi-milliard d'années, dans lequel on a décrit environ 250 espèces distribuées dans quatre ordres, onze familles et dix-sept genres (Garbaye, 2013). Les champignons mycorhiziens arbusculaires (CMA) sont essentiellement des Zygomycètes de l'ordre des Glomales (Smith et Read, 2008).

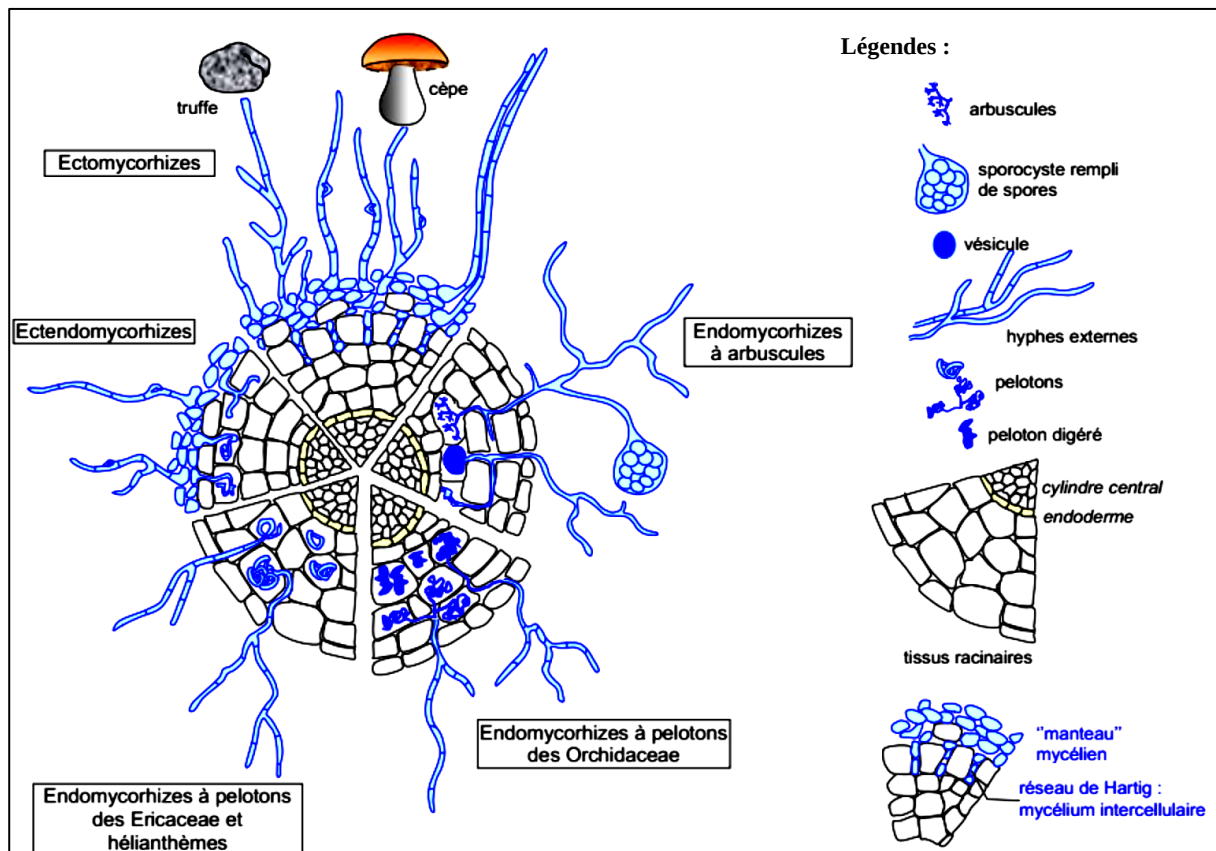
Ce groupe de champignons se différencie des autres lignées en particulier des Ascomycètes et Basidiomycètes par l'absence de cloisons ou septations qui divisent les hyphes en cellules distinctes, un tel mycélium est qualifié de type cénotique (ou siphonné) (Fortin *et al.*, 2008 ; Garbaye, 2013). Ils sont dotés d'une propriété originale : leur mycélium extra-racinaire, qui colonise le sol, secrète en abondance une glycoprotéine appelée glomaline, elle joue un rôle essentiel dans la stabilité et la fertilité des sols (Garbaye, 2013).

Les MA n'entraînent pas de modifications particulières de l'aspect externe de la racine, contrairement à ce qui peut être observé chez les ECM. Le plus souvent, on constate une diminution dans la densité des poils absorbants comme chez tous les autres types de mycorhizes (Smith et Read, 2008).

Tableau 1. Caractéristiques des principaux types de mycorhizes (d'après Smith et Read, 2008).

Types de mycorhizes	Mycorhizes arbusculaires	Ecto-mycorhizes	Ectendo-mycorhizes	Mycorhizes arbutoïdes	Mycorhizes monotropoïdes	Mycorhizes éricoïdes	Mycorhizes à orchidée
Champ. Septés	-	+	+	+	+	+	+
Champ. Aseptés	+	-	-	-	-	-	-
Colonisation intracellulaire	+	-	+	+	+	+	+
Manteau fongique	-	+	±	±	+	-	-
Réseau de Hartig	-	+	+	+	+	-	-
Achlorophylle	- (+)	-	-	-	+	-	+
Taxon fongique	Glomero.	Basidio./Asco. (Glomero.)	Basidio./Asco.	Basidio.	Basidio.	Asco.	Basidio.
Taxon végétal	Bryo. Pterido. Gymno. Angio.	Gymno. Angio.	Gymno. Angio.	Ericales	Monotropacées	Ericales Bryo.	Orchidales

Gloméro. : Gloméromycètes ; Basidio. : Basidiomycètes ; Asco. : Ascomycètes ; Bryo. : Bryophytes ; Pterido. : Ptéridophytes ; Gymno. : Gymnosperme ; Angio. : Angiospermes ; (-) absent ; (+) présent. Les caractères structuraux donnés concernent l'état mature, et non les états en développement ou sénescents. Les entrées entre parenthèses indiquent des conditions rares.

**Figure 6** – Principaux types mycorhiziens représentés sur une coupe transversale de la racine (modifié d'après F. LeTacon, 1985 repris par F. Hallé, 2008).

Les filaments du champignon occupent le parenchyme cortical des racines fines sur de grandes longueurs (plusieurs centimètres) (Drénou et *al.*, 2006). Le mycélium non seulement s'immisce entre les cellules de racines mais pénètre à l'intérieur de celles-ci (Fig. 7, 8). Ces invaginations s'enfoncent profondément en se ramifiant en arbuscules (type-*Arum* ; Fig. 7a) ou en édifiant des pelotons (type-*Paris* ; Fig. 7b) dans la cellule de la racine. Malgré cette situation intracellulaire, le champignon n'est pas véritablement intra-cytoplasmique comme le révèlent les coupes ultrafines. Il reste entouré par le plasmalemme de la cellule qui l'héberge (Roland et Viaa, 2004). C'est au niveau de ces arbuscules, qui développent une très grande interface, qu'ont lieu les échanges caractéristiques de la symbiose (Drénou et *al.*, 2006).

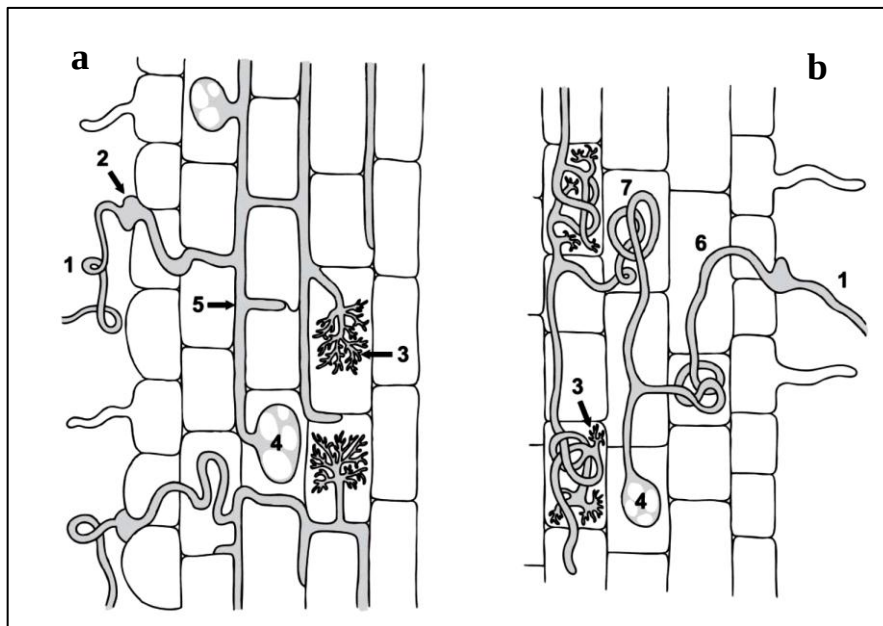


Figure 7 – Deux principaux types de colonisation des racines dans les mycorhizes arbusculaires.

(a) type – *Arum*, (b) type - *Paris*. (1) hyphes extra radiculaires ; (2) appressorium ; (3) arbuscules ; (4) vésicules ; (5) hyphe intercellulaire ; (6) hyphe intracellulaire ; (7) peloton (Smith et Read, 2008).

2.3.2 L'ectomycorhize (ECM)

La symbiose ectomycorhizienne est beaucoup plus récente à l'échelle de l'évolution, puisqu'elle n'est apparue qu'au Crétacé, il y a environ 150 millions d'années (Duhoux et Nicole, 2004).

Les ectomycorhizes (du grec *ektos* : à l'extérieur) sont formées par des champignons dont le mycélium se développe essentiellement autour de la racine colonisant la surface des cellules racinaires pour former un

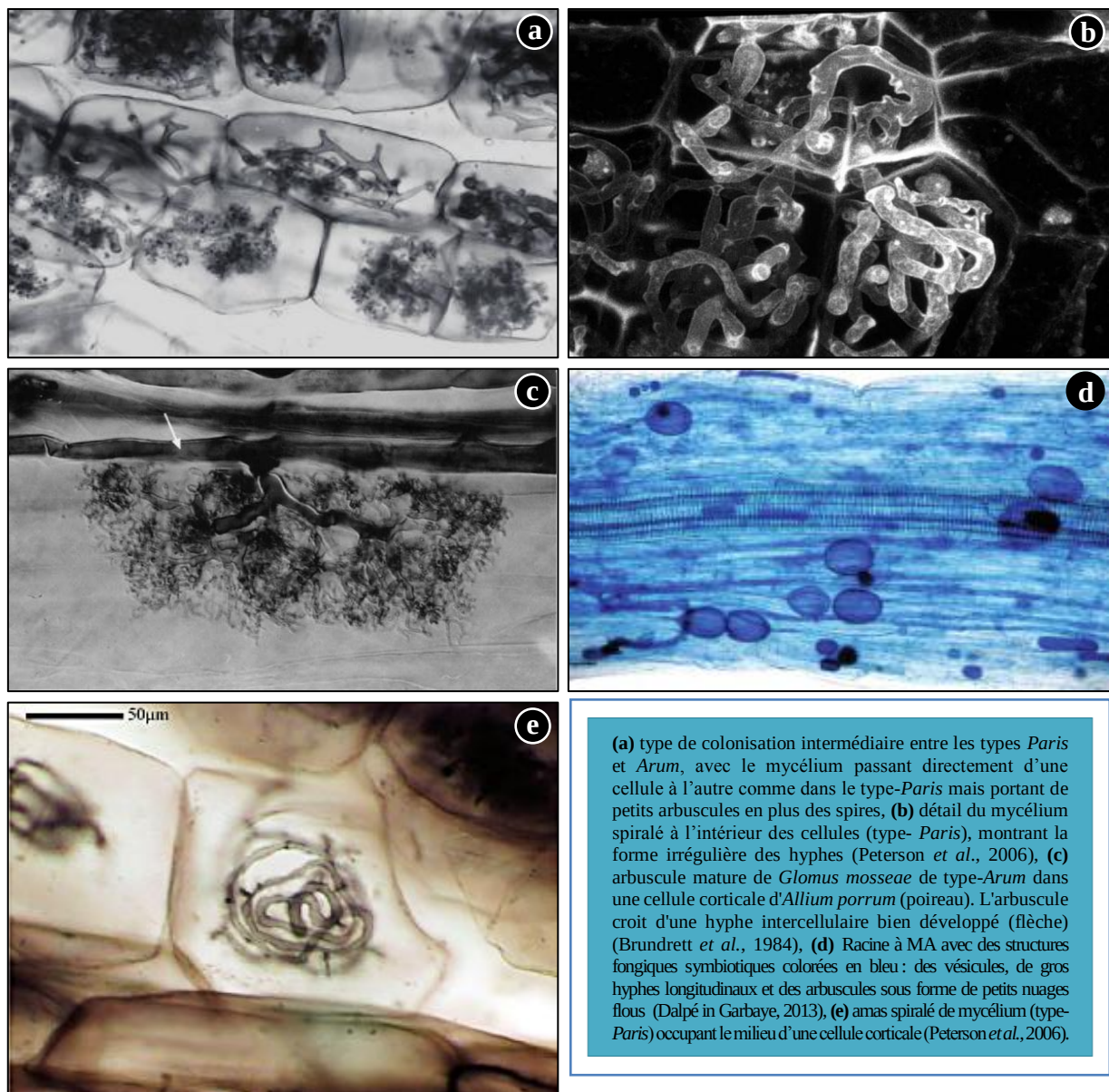


Figure 8 – Colonisation des racines par les mycorhizes arbusculaires. (Légendes, voir zone de texte).

manteau fongique à partir duquel se développent des hyphes qui s'insèrent entre les cellules corticales de la racine pour former le réseau de Hartig (Smith et Read, 2008).

L'interaction entre les symbiotes fongiques et les racines des plantes implique la mise en place d'un « dialogue » moléculaire (synthèse de Phytohormones) entre les deux partenaires et la régulation de l'expression de nombreux gènes chez ces derniers (Lagrange *et al.*, 2001 ; Le Quéré *et al.*, 2005 ; Plett et Martin, 2012 ; Sebastiana *et al.*, 2014). Elle aboutit à de profondes modifications morphologiques de la racine. Le processus de colonisation s'accompagne d'un arrêt de la croissance des racines latérales et de la disparition des poils

absorbants (Peterson, 1992 ; Sukumar *et al.*, 2013). Ces modifications conduisent à la morphogenèse de l'organe symbiotique mixte, l'ectomycorhize.

Au niveau anatomique, l'ECM est constituée de :

- **Un manteau**

Les filaments des CEMs gainent et recouvrent complètement l'extrémité des racines fines et forment un manteau compact, de couleur et de texture très variables (Drénou *et al.*, 2006). Agerer (1987-2002) distingue deux types principaux de développement des hyphes dans le manteau des ECM : le mode plectenchymateux dans lequel les hyphes sont linéaires, vaguement entrelacées et peuvent être identifiés individuellement et le mode pseudoparenchymateux présentant une organisation dense avec des éléments hyphaux hautement différenciés. Dans ce cas les hyphes individuels agrandis perdent leur forme originale et prennent un aspect d'un vrai parenchyme. Le manteau pseudoparenchymateux semble être plus évolué que le plectenchymateux dans un sens structurel et évolutif (Agerer, 1995).

Le manteau peut être divisé en trois couches en vue plane : interne, moyen et manteau externe (Agerer et Rambold, 2004-2019). Du point de vue physiologique, le manteau fongique montre des cellules âgées vers l'extérieur et des cellules jeunes riches en cytoplasme vers l'intérieur (Strullu *et al.*, 1991).

Les différents types de manteau sont décrits en détail par Agerer (1987-2006, 1991, 1995, 2006) et Agerer et Rambold (2004-2019) et sont développés dans la méthodologie (cf. chap.1 section 8.2.2.3 p. 42)

Dans la plupart des ECM, alors que le réseau de Hartig contient encore des hyphes vivantes, les cellules de la première assise du parenchyme cortical sont rapidement mortes constituant ainsi une barrière et se remplissent de substances polyphénoliques brunes de type tanin d'où l'appellation couche de cellules à tanin (Dexheimer, 1997). Elles sont considérées comme des réactions de défense que la plante emploie face à l'agression par un champignon pathogène (Garbaye, 2013).

- **Un réseau de Hartig (RHg)**

Ce sont les racines fines, de deuxième ou troisième ordre, qui se prêtent à la mycorhization. Le RHg ne peut se développer que sur ces racines nouvellement formées. En effet, au fur et à mesure de la croissance de la racine, la paroi des cellules végétales se lignifie, ne permettant plus la pénétration des hyphes (Smith et Read, 1997). Alors, les hyphes fongiques forment un « manteau » entourant les racines courtes de la plante, de ce manteau partent des hyphes qui pénètrent progressivement l'espace apoplastique des cellules racinaires (Taylor et Alexander, 2005) et forment le réseau de Hartig du nom du naturaliste T. Hartig qui fut le premier à décrire ce réseau (Trappe, 2005). Ce réseau peut se limiter à l'épiderme chez les feuillus (les angiospermes) formant un RHg «épidermique» (Godbout et Fortin, 1983) ou s'étendre jusqu'à l'endoderme chez les résineux (les gymnospermes) (Voiry, 1981), c'est le lieu où se feront alors les échanges trophiques bidirectionnels et la communication entre les deux partenaires (Peterson et Massicotte, 2004).

- **Une phase extra-matricielle : le mycélium**

Du manteau fongique partent des hyphes vers l'extérieur, et explorent un grand volume de sol allant au-delà de la rhizosphère, formant ainsi un réseau extramatriciel. Ce dernier détermine la mycorrhizosphère et est relié aux fructifications des champignons ou sporophores qui peuvent être épigés ou hypogés sous le houppier des plantes-hôtes (Bâ et al. 2011).

Chez les Ascomycètes et les Basidiomycètes, la structure hyphale n'est plus cénocytique comme chez les glomérormycètes (MA) mais plutôt formée d'hyphes cloisonnées (Fortin et al., 2008).

Selon l'espèce du champignon associé, il peut s'agir d'hyphes isolées ou le plus souvent agrégées entre elles de façon à former des mèches ou des cordons (Garbaye, 2013)

Les stratégies d'acquisition de l'eau par les CEMs se distinguent en deux grandes catégories en fonction des propriétés de la surface des hyphes externes et de la façon dont elles sont organisées au sein du sol : i) Les hyphes isolées, ou faiblement agrégées en faisceaux lâches, à surface hydrophile (c-à-d mouillable) qui absorbent l'eau sur toute leur longueur (ex : *Russula*), elles sont revêtues d'un film d'eau capillaire lorsque le sol est humide et la conduction de l'eau se fait par ce film, ii) Les faisceaux d'hyphes solidement collées les unes aux autres formant les cordons et les rhizomorphes, se ramifient dans le sol à des distances de la racine qui peuvent atteindre plusieurs mètres. Ils sont à parois externes hydrophobes (c-à-d non mouillable) sur toute leur longueur sauf à leur extrémité. La conduction de l'eau se fait par l'intérieur (ex : *Boletus*) (Agerer, 1991 ; Unestam et Sun, 1995 ; Garbaye, 2013).

- Des rhizomorphes (Rh)

Le terme « rhizomorphe » provient du grec : « rhizos » qui signifie racine et « morphè » forme ; « rhizomorphe = en forme de racine » fait référence à leur morphologie semblable à une racine (Brumelli et Göpfert, 2003). Ces structures constituent en quelque sorte un moyen, pour les champignons, d'augmenter la résistance de leurs mycéliums à des conditions difficiles à l'intérieur du substrat (gel, excès ou manque d'humidité par exemple). Ce sont des structures efficaces pour le transport de l'eau et des nutriments (Agerer, 1999, 2006).

2.4 Typologie fonctionnelle des ectomycorhizes

Les CEMs peuvent explorer le substrat environnant grâce à des mycéliums extramatriciels qui sont soit concentrés près du manteau mycorhizien ou formant des Rh de grandes portées. Agerer (2001) a établi une catégorisation du mycélium en différents types d'exploration (TE) dont chacun reflète une stratégie d'acquisition et de translocation des nutriments. Ils peuvent aussi être représentatifs de certaines relations fongiques. Cette catégorisation est illustrée dans la partie méthodologique (cf. chap.1 section 8.2.2.4 p.47).

2.5 Les partenaires fongique et végétal

La symbiose ECM implique une grande diversité d'espèces fongiques. Des études récentes estiment à 10 000 (Tedersoo et al., 2010) ou entre 20 000 et 25 000 (Brundrett, 2009 ; Roy-Bolduc et al., 2016) le nombre d'espèces

d'Eumycètes qui seraient impliquées dans la symbiose ECM, issues de nombreuses familles et dont la majorité appartient aux Basidiomycètes (Agaricomycètes), certains Ascomycètes et quelques Zygomycètes.

Ce type d'association est principalement représenté chez les essences forestières des régions tempérées, méditerranéennes et boréales, mais il a été également décrit chez quelques espèces tropicales (Daguerre, 2013). Bien que les CEMs s'associent en symbiose avec seulement 3 à 5 % des plantes à graines, il s'agit d'espèces dont la vaste répartition géographique en fait un atout écologique et parfois économique important pour les essences forestières concernées (Duhoux et Nicole, 2004). D'après Brundrett (2009), Taylor et Alexander (2005) et Tedersoo *et al.* (2010), près de 6000 espèces végétales sont concernées, réparties dans 26 familles. Les Angiospermes représentent 5600 espèces (les Fagacées, les Myrtacées, Betulaceae, Ericaceae etc.), les Gymnospermes (les pinacées) près de 300 espèces (Brundrett, 2009) (Fig. 9).

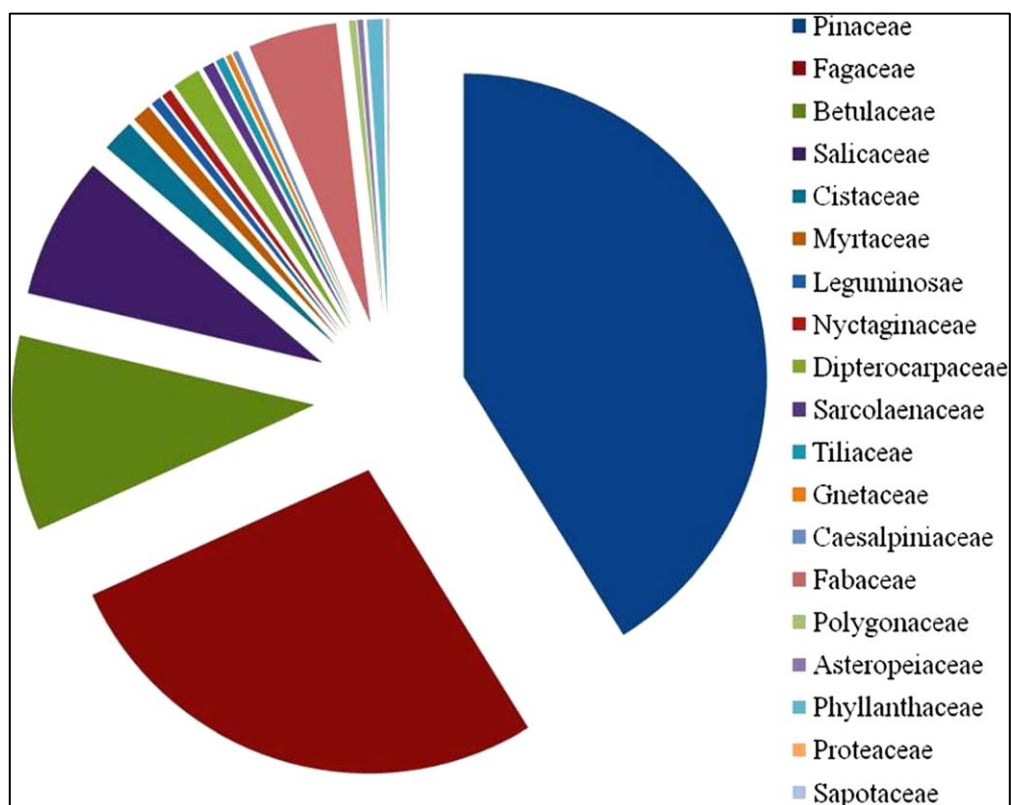


Figure 9 – La proportion de familles de plantes ECM étudiées jusqu'à présent (Kumar et Atri, 2018).

3. Aspects fonctionnels de la symbiose ECM

Comme définie précédemment, Cette association se caractérise par un flux de photosynthétats dirigé de la plante vers le champignon et pouvant représenter jusqu'à 15 à 30% de la productivité nette primaire de

l'hôte (Hobbie, 2006), faisant des racines ectomycorhizées, un puits de carbone (Smith et Read, 2008). Effectivement, les organismes photosynthétiques présentent des caractères favorisant l'exploitation des ressources atmosphériques nécessaires à la réduction du carbone : collecte en dioxyde de carbone de l'air et de l'énergie lumineuse ainsi que la mise en relation des parties aériennes et souterraines (tissus conducteurs des sèves brute et élaborée dans la plante).

Les ECM jouent plusieurs rôles :

3.1 Rôles écologique et économique

Participation au maintien de la biodiversité végétale et fongique, à la régénération naturelle et au fonctionnement des cycles biogéochimiques par une minéralisation de la litière et une altération des minéraux primaires (Leake et Read, 1990 ; Read *et al.*, 2004 ; Selosse *et al.*, 2006). Action sur la stabilité structurale des sols (Caravaca *et al.*, 2002 ; Kisa *et al.*, 2007 ; Zheng *et al.*, 2014) en formant des micro-agrégats stables favorisant la porosité (Garbaye, 2013). Enfin, les ECM ont également un intérêt économique dans le monde sylvicole via le processus de mycorhization contrôlée, utilisé dans les pépinières pour améliorer la production des plants (Le Tacon et Bouchard, 1986).

3.2 Stimulation de la croissance des arbres

(lire Landeweert *et al.*, 2001 ; Bucking *et al.*, 2012 ; Smith et Read, 2008 ; Courty *et al.*, 2010 ; Mohan *et al.*, 2015...)

3.2.1 Rôle des CEMs dans la nutrition minérale

Bien qu'une bonne partie du fonctionnement des mycorhizes dans la nutrition des plantes-hôtes soit liée au développement d'une surface de contact accrue avec le sol, plusieurs travaux démontrent clairement que le mycélium fongique intervient seul, ou en synergie avec des microorganismes du sol (Fortin *et al.*, 2008) dans la décomposition, la minéralisation de la matières organiques végétales (Gobat *et al.*, 2003 ; Lambers *et al.*, 2008) et la mobilisation des éléments minéraux nutritifs très peu mobiles dans le sol au profit de la plante-hôte en particulier le phosphore (P) et l'azote (N) (Duponnois *et al.*, 2005 ; Lambers *et al.*, 2008 ; Smith & Read, 2008 ; De Campos *et al.*, 2013).

Certaines ECM sont très spécialisées dans la décomposition des macromolécules (la cellulose, la lignine, les protéines, les polyphénols, les acides nucléiques, et les phospholipides) (Courty *et al.*, 2005).

Les CEMs sont capables de mobiliser le phosphate minéral et organique du sol de différentes manières (Colpaert et Van Laere, 1996 ; Martin *et al.*, 1997 ; Plassard *et al.*, 2000 ; Plassard *et al.*, 2011). Beaucoup de chercheurs ont souligné également l'importance des CEMs dans l'assimilation de l'azote inorganique sous forme d'ammonium et de nitrate (Plassard *et al.*, 2002) et peuvent grâce à leurs activités protéasiques rendre

accessibles certaines formes d'azote organique (Boukcim et Plassard, 2003; Guidot *et al.*, 2005) et grâce à la sécrétion des chitinases pour la dégradation des chitines des parois fongiques en glucosamines (Garbaye, 2013).

L'amélioration de la nutrition minérale des plantes ne se limite pas à ces deux éléments mais concerne également le potassium (K) et les oligoéléments (B, Br, Cl, Cu, Cr, Cs, Co, Fe, Mo, Mn, Ni, Si, Zn) (Duponnois et Bâ, 1999 ; Blaudez *et al.*, 2000)

3.2.2 Amélioration du statut hydrique de la plante-hôte

En plus de l'accroissement considérable du volume du sol prospecté grâce au mycélium extra-radicaire qui s'étend sur de grandes distances, les hyphes, du fait de leur diamètre beaucoup plus faible que celui des racines ou même des poils absorbants, sont capables d'exploiter les pores les plus fins, là où la solution du sol subsiste plus longtemps lors des épisodes de sécheresse (Garbaye, 2013). De plus, la formation de rhizomorphes va déplacer la zone d'absorption du voisinage direct des mycorhizes vers des zones plus isolées (Unestam et Sun, 1995).

En période de sécheresse, il a été démontré que la symbiose mycorhizienne avait un impact significatif sur les propriétés hydrauliques des racines en modifiant les voies apoplasiques et symplastiques (Smith & Read, 2008) et leur impact sur les aquaporines (Maurel et Plassard, 2011 ; Xu *et al.*, 2015), l'expression de l'aquaporine dans les ECM. On a également rapporté que la capacité des plantes mycorhizées à tolérer la sécheresse par ajustement osmotique est liée à une augmentation des taux de sucre (Wu et Xia, 2006) qui résultent du taux de fixation supérieure du CO₂ en cas de sécheresse (Sebastiana *et al.*, 2018). Une fermeture plus rapide des stomates peut être déclenchée par le champignon (Fortin *et al.*, 2008) en produisant un régulateur de croissance (ex : acide abscissique) (Lamhamedi *et al.*, 2006).

3.2.3 Protection contre les agents pathogènes

Beaucoup de travaux de recherches attestent un effet bio-protecteur de la symbiose mycorhizienne (Dalpé, 2005), qui se manifeste principalement par la compétition directe des micro-organismes ectomycorhiziens et pathogènes, l'amélioration de la nutrition, la croissance et la morphologie des plantes (Kumar et Atri, 2018). Les CEMs développent des mécanismes variés pour faire face aux pathogènes : barrière physique constituée par le manteau des ECM (Frey-Klett *et al.*, 2005 ; Corcobado *et al.*, 2015), production et libération d'antibiotiques (Stenström *et al.*, 1997; Cairney et Chambers, 2013; Corcobado *et al.*, 2015) ou appauvrissement du milieu en fer grâce à des sidérophores spécifiques (Stenström *et al.*, 1997).

3.2.4 Protection contre les substances toxiques

Plusieurs études ont démontré que les ECM, grâce à leurs rhizomorphes, absorbent et accumulent les métaux lourds permettant ainsi leur séquestration. Ceci permet la détoxification du sol et améliore la tolérance des plantes ectomycorhizées à la toxicité de ces métaux lourds parfois présents en excès dans certains sols acides (aluminium, cadmium, cuivre, plomb, nickel ou encore zinc) (Smith et Read, 2008). Certaines études indiquent que ces métaux lourds sont retenus dans le manteau fongique et ne parviennent à la racine de la plante-hôte qu'en quantités réduites (Egli et Brunner, 2002) et suggèrent que les ECM agissent comme une barrière ou un filtre (Egli et Brunner, 2002 ; Fernández-Fuego *et al.*, 2017).

Des études récentes sur les effets des ECM sur la résistance des plantes-hôtes aux métaux lourds ont abouti à des conclusions différentes. Elles ont montré que l'inoculation aux ECM favorise l'absorption des métaux lourds par les plantes-hôtes (Wen *et al.*, 2017 ; Tang *et al.*, 2019). Cependant, Tang *et al.* (2019) ont indiqué ainsi, que l'inoculation avec des ECM a également favorisé l'absorption de nutriments par les plantes-hôtes augmentant ainsi leur croissance (biomasse) et atténuant les effets toxiques des métaux lourds Cu / Cd en diluant leurs concentrations. Ils ont par conséquent conclu que les ECM n'agissent pas comme une barrière inhibant l'absorption des métaux lourds par les plantes-hôtes, mais favorisent plutôt cette absorption dans les racines et les pousses à travers les grandes hyphes.

Tang *et al.* (2019) indiquent que les différences de résultats entre ces études peuvent être liées à divers facteurs : Le milieu de culture utilisé, le temps de traitement par les métaux lourds et le taux de mycorhization qui sont importants à considérer pour simuler au mieux l'environnement de terrain.

3.2.5 Stimulation de la croissance racinaire

Un grand nombre de micro-organismes, bactéries et champignons sont capables de produire des hormones végétales et provoqueraient ainsi le développement des plantes (Young *et al.*, 1991). En effet, il a été rapporté que certains CEMs libèrent des cytokinines (Kraigher *et al.*, 1991), des gibbérellines (Gogala, 1971) ou de l'éthylène (De Vries *et al.*, 1987). Karabaghli *et al.* (1997) affirment que l'auxine fongique permettrait la différenciation et l'émergence de racines latérales courtes et qu'elle participe certainement à l'établissement de la symbiose ECM.

Nombreuses études (Stein *et al.*, 1990 ; Normand *et al.*, 1996) témoignent de l'effet de la colonisation ECM sur l'hyper-ramification des systèmes racinaires. Cet effet se concrétise par la production de l'auxine fongique. Selon Slankis (1973) la morphologie typique des systèmes racinaires porteurs d'ECM serait due à l'auxine fongique. Cette hormone favorise aussi le transfert des sucres, de la racine vers le champignon (Fortin *et al.*, 2008).

4. Établissement de l'ectomycorhize (Dialogue chimique)

Des molécules signal sont produites précocement, par la plante et le champignon, entraînant une cascade de réponses conduisant au contact, à l'adhésion et éventuellement à la symbiose (Martin *et al.*, 1997).

La racine émet en permanence un signal sous forme de molécules spécifiques à la plante (Garbaye, 2013). En effet, elle secrète dans la rhizosphère des exsudats sélectifs qui pourraient jouer le rôle d'attracteurs pour le champignon, par chimiotropisme sélectif (Horan et Chilvers, 1990). Les molécules signal peuvent être des phytohormones (ex : Cytokinines) et leurs précurseurs, des bêtaïnes ou encore et surtout des flavonoïdes (Garbaye, 2013). Ces signaux moléculaires seront perçus par les champignons et déclenchent une cascade de réactions. Ils peuvent, augmenter la ramification des hyphes à partir de propagule du sol (Horan et Chilvers, 1990 ; Lagrange *et al.*, 2001), activer la germination des spores ou induire la synthèse de transcrits et de protéines (Plett et Martin, 2012).

En retour, d'autres molécules signal sécrétées par les champignons, peuvent stimuler le développement des racines latérales de la plante ou influencer le développement de l'ECM (Burgess *et al.*, 1995 ; Felten *et al.*, 2009). Certains CEMs sont capables de produire de l'éthylène (Splivallo *et al.*, 2009) ou de l'acide jasmonique (Miersch *et al.*, 1999). Ces deux molécules agissent sur le développement racinaire (Sun *et al.*, 2009).

Des protéines de la paroi cellulaire du champignon (des protéines de petite taille ≈ 100 acides aminés), appelées hydrophobines et les SRAP (Symbiosis Related Acidic Polypeptides) identifiés contribuent à l'adhésion des cellules fongiques à la surface des cellules racinaires (Martin et Tagu, 1995 ; Tagu *et al.*, 1996).

5. Communautés ectomycorhiziennes

Selon Rochet (2012), l'étude de la communauté ECM consiste à déterminer la structure de cette dernière, en : i) mesurant la richesse spécifique (le nombre d'espèces présentes), ii) estimant la composition spécifique (leurs identités), et iii) évaluant la fréquence et l'abondance spécifiques relatives (la distribution des individus parmi ces espèces dans le site d'étude). L'importance d'étudier les communautés, par opposition aux espèces individuelles, provient du fait que ce sont les interactions entre espèces qui déterminent de nombreuses fonctions écosystémiques importantes, notamment le cycle des éléments nutritifs, le stockage du carbone et la productivité (Koid *et al.*, 2011).

Les facteurs régissant la structuration de la communauté ECM sont principalement liés au concept de niche écologique des espèces, bien que des processus régionaux qui considèrent des facteurs historiques de dispersion aient été envisagés aussi (ex : Ricklefs, 1987 In Rochet, 2012)

5.1 Facteurs abiotiques

Les facteurs abiotiques les plus importants qui commandent la structure des communautés ECM concernent essentiellement les caractéristiques du sol, notamment l'humidité, le pH, la température et la teneur de certains éléments nutritifs particulièrement l'azote (Lilleskov *et al.*, 2001, 2002b ; Koide *et al.*, 2011) et le phosphore (Cairney, 2011). La fertilisation accrue peut également affecter les plantes en diminuant la diversité des espèces fongiques et supprimant ainsi les atouts autres que ceux d'ordre trophique, apportés par ces champignons (Lilleskov *et al.*, 2001). Chacun de ces facteurs abiotiques peut filtrer les traits fonctionnels qui déterminent la présence d'un organisme dans une communauté. Le trait fonctionnel est utilisé par Koide *et al.* (2011) pour désigner les préférences environnementales et les tolérances, mais pas les ressources requises, qui sont supposées être les mêmes pour tous les membres de la même communauté fongique ECM. L'exemple de l'Ascomycète *Cenococcum geophilum* illustre bien la différence de tolérance à la sécheresse par rapport aux autres espèces de CEMs (Jany *et al.*, 2003). Ces derniers diffèrent également d'une espèce à l'autre par leur préférence pour le pH et la température du substrat (Xu *et al.*, 2008 ; Kumla *et al.*, 2016). Certains auteurs suggèrent que la baisse du pH dans le sol a un effet positif sur la diversité des champignons ECM (Kluber *et al.*, 2010 ; Benucci *et al.*, 2016 ; Wang *et al.*, 2017) et sur le pourcentage de colonisation (Marx *et al.*, 1984 In Kumar et Atri, 2018).

L'état nutritionnel du sol serait le facteur le plus important affectant la diversité et la richesse ECM (Erlandson *et al.*, 2016) et une nutrition élevée du sol aurait une influence négative sur la diversité et la richesse ECM (Lilleskov *et al.*, 2002b ; Erlandson *et al.*, 2016).

5.2 Facteurs biotiques

La compétition interspécifique pour les ressources limitées dans un milieu est potentiellement importante pour la structuration des communautés de CEMs (Kennedy *et al.*, 2007 ; Kennedy, 2010 ; Koide *et al.*, 2011). Il a été démontré que les CEMs peuvent être en concurrence pour les racines en tant que source de carbone (Wu *et al.*, 1999 ; Kennedy, 2010 ; Koide *et al.*, 2011).

La production saisonnière de racines et la variation de leur activité entraînent des différences saisonnières entre les communautés microbiennes de racines et de rhizosphères (Ekblad *et al.*, 2013 ; Lebeis, 2015). Wallander *et al.*, (2010) soulignent que les communautés de symbiotes fongiques ECM associées aux racines fines d'arbres sont en variation continue avec l'âge des arbres. Courty *et al.* (2010) estiment que la structure taxonomiques de la communauté ECM est influencée par la phénologie de l'arbre qui est déterminée par les saisons, l'efficacité photosynthétique qui détermine le statut alimentaire de l'arbre donc le carbone disponible pour le champignon, le statut nutritionnel de la plante pour l'eau et les propriétés du sol notamment la qualité de la matière organique. Les travaux de Maghnia *et al.* (2017) confirment l'impact du mode de gestion de la sylviculture donc la densité du couvert végétal sur la communauté de CEMs associée au chêne liège. Ces impacts sont accentués par la saison estivale qui apparaîtrait comme la période la plus critique en termes de changements de la communauté de CEMs. Zhou *et al.* (2018) ont démontré que la dégradation des forêts

affecte également la communauté microbienne souterraine. Dans les sites de déforestation, l'absence à long terme de plantes-hôtes se traduit par un déclin de la densité des propagules fongiques et des modifications de la communauté fongique ECM qui affectent négativement les taux de colonisation et la richesse en espèces (Ding *et al.*, 2011).

6. Mycorhization contrôlée

La mycorhization contrôlée est l'ensemble de techniques visant à associer artificiellement une plante-hôte et un champignon sélectionné pour son efficacité et sa compétitivité dès le stade de la pépinière (Mousain *et al.*, 1994). Elle représente un des moyens susceptibles d'améliorer la qualité physiologique et sanitaire des plants forestiers produits en pépinière afin d'atténuer les effets de la crise de transplantation des arbres juvéniles dans la région méditerranéenne. Sebastiana (2013) affirme que cette pratique augmente la survie et la croissance des plantes au cours des premières années les plus critiques d'une plantation.

À l'échelle nationale, l'inoculum courant le plus simple à utiliser au niveau des pépinières consiste en l'inoculum naturel, c'est-à-dire le sol obtenu à partir des forêts naturelles riche en propagules. Cependant, cet inoculum pose selon Lamhammedi *et al.* (2000), Kumar et Atri (2018), un sérieux problème, celui du risque d'introduction d'agents pathogènes et de mauvaises herbes. À ce problème s'ajoute celui de l'utilisation de grandes quantités de sol forestier pour inoculer un grand nombre de plants de pépinières. Castellano et Molina (1989), Garbaye (2013) relèvent le manque d'informations sur l'identité des espèces fongiques introduites. C'est de là que vient le besoin d'inoculer les plants de pépinière avec des CEMs sélectionnés pour leur efficacité en termes d'amélioration de la qualité morphologique et physiologique des plants. Mousain *et al.* (1994) estiment que l'utilisation de la mycorhization contrôlée des arbres en pépinière pour le reboisement en région méditerranéenne nécessite le criblage d'isolats efficaces selon des critères physiologiques, ce choix doit être vérifié par l'installation de boisements expérimentaux et étude écophysiological des plantations (croissance, nutrition minérale, échanges gazeux). Plusieurs techniques de mycorhization ont été développées, à savoir, les inoculums à base de spores, de substrats solides et de suspension de mycélium liquide (Molina et Trappe, 1982, 1994 ; Marx *et al.*, 1991; Wan *et al.*, 2016). L'inoculation par les spores reste la technique la plus facile, la moins coûteuse et qui ne nécessite pas beaucoup de manipulations pour préparer l'inoculum tout en respectant le maintien de la diversité génétique des CEMs. Le recours et la mise en pratique de cette technique ont donné d'excellents résultats en pépinière forestière (Lamhammedi *et al.*, 2006).

Deuxième partie

Méthodologie

Chapitre 1 : Influence de substrats de culture à base de matériaux locaux sur la croissance et le statut mycorhizien de jeunes plants de chêne liège

1. Introduction

Dans le but d'assurer les conditions favorables pour la production de plants de chêne liège tout en limitant l'usage du sol forestier (comme il est souvent pratiqué), ce travail porte sur la recherche d'un support de culture adéquat confectionné à partir de matériaux locaux consistant en des résidus agro-alimentaires ou des déchets forestiers. L'estimation de la qualité de ce substrat se fait par le biais de quelques propriétés physico-chimiques mais surtout à travers l'estimation de la qualité morpho-physiologique du plant et de son état mycorhizien. On rapporte souvent dans la littérature que la productivité est un bon indicateur des conditions édaphiques, car elle reflète directement les modifications intervenant dans la qualité et limitation du terrain. Le système racinaire par exemple est un bon critère d'évaluation de la qualité physique des substrats. Si, en milieu non-contraignant (solution nutritive), quelques racines peuvent suffire à assurer les besoins en eau et éléments nutritifs de la plante (Maertens *et al.*, 1974), il n'en est pas de même au champ, où un bon développement racinaire des cultures est un facteur essentiel de leur productivité et surtout de leurs tolérances aux aléas, en particulier climatiques (Maertens, 1964 ; Chopart et Nicou, 1976). Le protocole expérimental adopté pour cet essai se déroule en trois étapes :

Etape 1

- Préparation du matériel de culture (conteneur, caisses...) et les matériaux forestiers et agro-alimentaires nécessaires.
- Prélèvement du sol et récolte des glands de chêne liège.
- Préparation des substrats, aseptisation et prégermination des semences

Etape 2

- Empotage des conteneurs avec les substrats
- Semis

Etape 3 (exploitation des semis et collecte des données)

- Nettoyage des racines des plants prélevés aléatoirement.
- Évaluation des paramètres de croissance.
- Évaluation du statut mycorhizien
 - Estimation du taux de mycorhization M%
 - Estimation de la richesse spécifique des morphotypes ectomycorhiziens
 - Morphotypage
 - Caractérisation morpho-anatomique des morphotypes dans le but de les identifier.

2. Substrat de culture et conduite de l'essai

Le substrat de culture est composé d'un élément rétenteur et d'un élément aérateur,

2.1 L'élément rétenteur

L'élément rétenteur consiste en un humus forestier (terre végétale) provenant de la subéraie de Brabtia (El-Kala) et prélevé de la couche arable sous le chêne liège. D'un pH légèrement acide (pH= 6), il est composé de 2 % de matière organique (MO) et 0.27 % d'azote. Cette couche superficielle de 10-20 cm est très riche en minéraux et a habituellement une bonne capacité d'échange cationique (CEC) (Jaenicke, 2006). Le sol forestier présente également la faculté d'introduire de façon bénéfique des champignons mycorhiziens tout en étant une source d'agents pathogènes aussi (Lamhamedi, 2000).

2.2 L'élément aérateur

L'élément aérateur qui par définition, devrait être chimiquement neutre n'intervenant pas dans l'alimentation minérale de la plante, doit présenter une certaine stabilité et une perméabilité élevée (Crozon et Neyroud, 1990 cités par Djellabi *et al.*, 2004). Dans ce présent travail, nous avons testé quatre aérateurs différents :

2.2.1 Le granulé de liège incinéré

Ce matériau issu de l'industrie de liège de la ville de Jijel, est utilisé pour divers travaux notamment les panneaux en aggloméré. Comme l'affirment Chouial *et al.* (2004), leur passage dans le four est considéré comme étant une stérilisation permettant d'éliminer les phytotoxines et les taux élevés de tanin. Ils sont caractérisés par une porosité importante (96%) et un taux de carbone élevé (55.8%), une granulométrie de 4 à 12 mm, une capacité de rétention de 3% et une conductivité électrique de 0,07 ms/cm (Chouial *et al.*, 2001).

2.2.2 L'écorce de pin compostée

Provenant de l'écorçage de pin maritime, elle se présente sous forme de particules hétérogènes de diamètre variant entre 04 et 15 mm. Elle est caractérisée par un pH neutre, un taux de MO très important (98 %), un taux d'azote très faible (0,36%) et un rapport C/N très élevé (138.88) (Veschambre *et al.*, 1982). Ce rapport très élevé de l'écorce indique selon Domergue et Mongenot (1970), une mauvaise minéralisation de la matière organique et que sa décomposition s'oriente vers l'humification. Le compostage a pour effet de stabiliser et d'homogénéiser le produit (Blanc, 1987).

2.2.3 Les grignons d'olive compostés

Ce sont des résidus provenant des huileries de la région de Guerbès (Ben Azzouz, Wilaya de Skikda). Ils ont été entreposés en amas retourné plusieurs fois pendant 1 à 3 ans afin de réduire le taux des acides et des composés toxiques qui peuvent y exister (chouial *et al.*, 2004).

Les grignons d'olive sont caractérisés par un taux de MO aux alentours de 68 %, par un taux d'azote élevé (2.03) et un rapport C/N de 19.48, le diamètre de leurs particules est faible de 1 à 4 mm.

2.2.4 Les noyaux d'abricot broyés

Issus de l'industrie agro-alimentaire, les noyaux d'abricot sont réduits en fragments plus ou moins grossiers. Ils sont caractérisés par un taux très élevé en azote (42.9) et en MO.

2.3 Préparation des substrats et composition des modalités

Quatre types de substrats binaires sont confectionnés. Les proportions du rétenteur et de l'aérateur retenues sont inspirées des travaux de Chouial *et al.* (2004). Elles sont réparties comme suit :

Le substrat 1 : 50 % d'humus forestier + 50% de granulé de liège (GL),

Le substrat 2 : 50 % d'humus forestier + 50% de l'écorce de pin (EP),

Le substrat 3 : 50 % d'humus forestier + 50% de noyaux d'abricot (NA)

Le substrat 4 : 40 % d'humus forestier + 20% de grignons d'olive (GO) + 40% de granulé de liège (GL).

3. Présentation de la station de prélèvement du sol

Les échantillons de sol sont prélevés dans la station de Brabtia (36°52'09.27'' Nord et 8°20'16.58'' Est). Il s'agit d'une subéraie pure avec sous bois, située dans le secteur Nord-ouest du parc national d'El-Kala. Elle est limitée au nord par la mer Méditerranée, à l'est par le lac Oubeïra et à l'ouest par le lac Mellah et se situe sur les pentes du bassin versant de l'oued Bouaroug. Son taux de recouvrement est très important 80 à 90%, sur sol rocailleux, néanmoins dégradé. On y trouve toutes les espèces floristiques du cortège du chêne liège.

4. Caractérisation physico-chimique des substrats

4.1 pH

La détermination du pH eau des substrats est réalisée au moyen d'un pH mètre selon les étapes décrites en annexe n° 1.

4.2 Conductivité électrique

La conductivité électrique (CE) est mesurée de la même manière que le pH avec un rapport substrat/solution de 1/5. Elle est mesurée en mS/cm au moyen d'un conductimètre.

4.3 Dosage du carbone organique total et de la matière organique

Pour déterminer la teneur des substrats en MO, nous avons utilisé la méthode d'Anne. La MO est oxydée par un mélange de bichromate de potassium et d'acide sulfurique. L'excès de bichromate est titré par le sel de Mohr. Les étapes du protocole expérimental sont décrites en annexe n°1. Le calcul de la proportion du carbone se fait conformément à la formule suivante :

$$C \% = (n - n') \times 0.615$$

n : correspond à la quantité de sel de Mohr utilisée lors du titrage du témoin (ml)

n' : correspond à la quantité de sel de Mohr correspondant à l'échantillon

0.615 mg C : Coefficient de correction d'Anne.

Pour passer du taux de carbone organique au taux de matière organique, on utilise le coefficient multiplicateur 1.72 qui n'est pas parfaitement adapté à toutes les matières organiques notamment forestières. Par conséquent, ceci rend les résultats de la matière organique assez approximatifs, elle est obtenue par la relation suivante :

$$MO \% = C \% \times 1.724$$

4.4 Porosité totale p%

La porosité totale est définie comme égale à :

$$P_t \% = (1 - D_a / D_r) \times 100$$

Da : densité apparente

Dr : densité réelle, la méthode de détermination de ces deux paramètres est décrite en annexe n° 1.

4.5 Dosage du calcaire total (CaCo3)

Pour déterminer la teneur des substrats en calcaire total, nous avons utilisé la technique de titrimétrie donnée dans l'annexe n° 1 en fonction de la relation suivante :

$$\text{CaCo3} = 5 \times [(50 \times \text{normalité de Hcl}) - (\text{quantité de NaOH utilisé} \times \text{normalité de NaOH})] / 5\text{g (poids du substrat)}$$

4.6 Calcaire actif

La détermination du calcaire actif concerne la fraction du calcium des carbonates qui est précipitée par une solution d'oxalate d'ammonium, la méthode est donnée en annexe n° 1 et la quantité de calcium du carbonate est calculée selon la formule suivante :

$$\text{CaCO}_3 \text{ actif \%} = (n - n') \times 12.5$$

Les dosages de l'azote, du phosphore, du potassium et du calcium sont réalisés au niveau du laboratoire Horizon. La teneur en azote total (N) est évaluée selon la méthode de Kjeldahl, celle en phosphore assimilable (P₂O₅) par la méthode au bleu de molybdène (spectrophotométrie EPA 365.2+3, APHA 4500-P E et. DIN EN ISO 6878. D11), et la teneur en potassium assimilable (K₂O) est évaluée par spectrophotométrie (méthode au sodium tetraphenylborate). Le calcium par spectrophotométrie DIN 38406-E3.

5. Prélèvement des glands

Les glands de C. liège sont prélevés à partir d'un seul arbre au niveau de la station de l'INRF de la Wilaya de Jijel. Après une opération de tri par flottaison, les glands jugés sains sont traités par l'association de deux fongicides : un trempage préalable dans une solution de benomyl à 0.4 g/l, suivi après un léger essuyage d'un poudrage avec du Thirame à raison de 2g/kg de glands afin d'inhiber le développement des *Aspergillus* xérophytes notamment *Aspergillus glaucus* à basse humidité, et à humidité plus élevée celui du champignon Ascomycète redoutable : *Ciboria batschiana*, responsable de la pourriture noire (Chouial, 2010). Au laboratoire et au moment de l'utilisation, les glands qui étaient Conservés à +2°C sont trempés dans de l'eau tiède à 40°C pour lever la dormance et pour tuer les larves d'insectes si présentes, puis désinfectés à l'eau oxygénée (H₂O₂) à 30 v pendant 15 min et rincés abondamment à l'eau distillée stérile pour éliminer l'H₂O₂. Ils sont ensuite stratifiés dans du sable ou de la sciure de bois préalablement autoclavée à 121°C pendant 20 min et entreposés à l'ombre à une température ambiante jusqu'à l'apparition de la racicule. Après avoir

déterminé leur pouvoir germinatif, les glands prégermés sont semés à 1 à 2 cm de profondeur à raison d'un gland par conteneur.

6. Le conteneur

Les conteneurs ayant servi à l'essai sont des conteneurs « WM » de Riedacker (1978). Constitués de deux pièces rigides en polyéthylène emboîtables et facilement séparables. Ils facilitent l'exploitation des plants et évitent ainsi les traumatismes pour le système racinaire. Les parois du WM présentent des cannelures (angles dièdres de moins de 40°) qui imposent un développement vertical des racines empêchant ainsi la spiralisation des racines latérales (Riedacker, 1978) et grâce à leur fond ajouré, ils empêchent la formation du chignon. Ils ont un volume de 400 cm³ (17 cm de haut, section de 25 cm²) et sont conditionnés dans des caissettes en plastique de dimensions : 51×35×15 cm présentant des ouvertures dans leur fonds pour l'auto-cernage des racines, surélevées de 80 cm par rapport au sol pour permettre l'auto-cernage du pivot (Bourahla et Khetib, 1994 ; Benseghir, 2006).

7. Dispositif expérimental et conduite de l'essai

Les conteneurs WM sont placés dans des caissettes à raison de 32 conteneurs par traitement, empotés par les différents substrats mis à l'essai. Une dizaine de jours après la germination, les glands prégermés aseptiquement sont semés (Mars/Avril 2014) à raison d'un gland par conteneur. Les semis ainsi préparés, sont élevés pendant 10 mois dans une serre pédagogique en conditions ambiantes. Après un arrosage abondant, les semis sont protégés par du gravier à la surface du conteneur pour minimiser l'évaporation de l'eau et pour les protéger contre les contaminations fongiques. L'irrigation est pratiquée manuellement et régulièrement en fonction des besoins en eau afin de maintenir le niveau hydrique du substrat. Des désherbages manuels sont entrepris selon la nécessité.

8. Paramètres mesurés

8.1 Évaluation de la croissance des semis de chêne liège

Le taux de survie par traitement des semis est préalablement calculé. En hiver (Janvier) 2015, après 10 mois de croissance, nous avons retiré aléatoirement 5 plants par traitement avec leur motte de terre entière. Après avoir éliminé le substrat, les pivots sont lavés délicatement sans endommager les racines fines. L'évaluation de la croissance est réalisée sur la base de critères morphologiques et physiologiques à savoir la hauteur de la tige (H), le diamètre au collet (D), le rapport H/D, les biomasses fraîches aériennes (BFA) et souterraines (BFS), le nombre de feuilles (NF) et la teneur en chlorophylle.

La teneur en chlorophylle des feuilles qui est un indicateur de nutrition, a été mesurée à l'aide d'un chlorophylle-mètre SPAD 502 PLUS. Cet appareil permet de mesurer l'absorbance de la lumière à travers la feuille sans altérer cette dernière. Sur chaque plant, quatre mesures ont été effectuées sur quatre feuilles choisies sur la partie médiane de la tige.

8.2 Détermination du statut ectomycorhizien des semis de chêne liège

8.2.1 Méthode d'estimation de la colonisation ectomycorhizienne

La totalité du système racinaire des plants est nettoyée délicatement, les racines fines sont séparées du pivot, un échantillon représentatif d'une vingtaine de fragments racinaires d'environ 2 à 5 cm de longueur est prélevé des parties proximale, médiane et distale du système racinaire. Ainsi, cet échantillon servira à la détermination du pourcentage de la colonisation ectomycorhizienne (M %) par système racinaire qui consiste en le nombre d'apex (d'extrémités) ectomycorhizisés, comptés sous stéréomicroscope sur un total de 500 apex racinaires mycorhizés ou non.

8.2.2 Méthodes d'observation et d'estimation de la richesse et de la composition spécifique de la communauté ectomycorhizienne associé aux plants de chêne liège

8.2.2.1 Morphotypage

Afin de chercher les ECM et procéder à leur morphotypage, les racines fines sont débarrassées de débris de substrat à l'aide d'un jet d'eau à haute pression (pissette d'un faible diamètre), l'échantillon racinaire est examiné au moyen d'un stéréo-microscope (Leica S8AP0). Ainsi, on procède à la séparation des apex mycorhiziens qui sont morphologiquement distincts et ce sur la base de leur aspect général (essentiellement la couleur, la forme, la dimension, le mode de ramification et la texture de la surface du manteau). Les différents morphotypes sont ensuite conservés au frigo à 4°C pour les investigations microscopiques. Les morphotypes difficiles à distinguer c.-à-d. de morphologie proche de celle d'autres morphotypes sont rassemblés dans un même tube eppendorf et font l'objet d'observations microscopiques qui tranchent sur leur différences ou pas. Le processus sera répété sur la totalité du système racinaire et pour tous les plants prélevés.

Nous avons analysé seulement 5 plants sur 32 par traitement pour raccourcir l'écart temporel entre les différents traitements. C'est un compromis opportun entre l'effectif de l'échantillon, l'exactitude des données récoltées aussi que le temps consacré à l'observation.

8.2.2.2 Méthodes de caractérisation morpho-anatomique des ectomycorhizes

La description morpho-anatomique des morphotypes ECM est effectuée conformément à la clé d'identification (Atlas de couleur des ectomycorhizes) d'Agerer (1987 – 2006), d'Ingleby *et al.* (1990) et la clé en ligne DEEMY (<http://www.deemy.de> ; Agerer et Rambold, 2004 – 2019).

a. Caractérisation morphologique

Les caractères morphologiques des mycorhizes tels que la couleur, la forme, le mode de ramification, la texture du manteau (cf. annexe n°2), la présence des rhizomorphes et des hyphes émanantes sont examinés à l'aide d'un stéréomicroscope avec lumière incidente et fond noir comme suggéré par Agerer (1991). Une grande diversité de couleurs peut apparaître (Agerer, 1987 – 2006), cette caractéristique est particulièrement importante pour l'identification des espèces fongiques, car la couleur de l'ectomycorhize reflète souvent la couleur du chapeau de la fructification.

b. Technique et équipement pour photographier les ectomycorhizes

L'équipement pour prendre des photographies des ECM est inspiré de l'étude d'Agerer (1991) et est illustré dans la figure 10, l'ECM est tenue par des forceps dans une boîte à fond noir d'environ 4 cm de profondeur et remplie d'eau. Elle est exposée à une lumière qui est projetée par deux lampes opposées. L'arrière-plan noir et les lampes de lumière de qualité du jour sont nécessaires pour obtenir une impression réelle des couleurs de la mycorhize surtout s'il s'agit d'ECM claires. L'ECM doit être totalement submergée dans l'eau pour permettre d'une part aux hyphes et aux rhizomorphes de s'étaler dans leur position naturelle (Agerer, 1991) et d'autre part, pour éviter la réflexion de la lumière qui diminue la qualité du résultat. Le fond noir peut être irradié par les lampes pour l'éclaircir quand il s'agit de mycorhize sombre.

c. Caractérisation anatomique

D'après Agerer (2006), seulement quatre caractéristiques anatomiques complexes sont informatives pour la reconnaissance des champignons impliqués dans la symbiose : (a) structure des couches externes du manteau en vue de plan, (b) structure des rhizomorphes (Rh), (c) forme des cystides (Cys), et (d) caractéristiques des hyphes émanantes. Les caractères des couches externes du manteau et du réseau de Hartig (RHg) sont obtenus suite à l'observation microscopique des sections tangentielles réalisées à la main sur des ECM fraîchement récoltées. La coupe est réalisée en détachant un morceau du manteau sans les cellules corticales, ce qui est très difficile, en utilisant une aiguille qui, de préférence, ne se termine pas en pointe (Fig. 10d). Les coupes du manteau sont déposées (le côté externe vers le haut) sur une lame porte-objet dans une goutte d'eau et couverte d'une lamelle. Les préparations sont immédiatement observées au microscope optique (Leica DM750) à des grossissements différents (croissants) (x 400 et x1000). Les coupes du manteau ainsi que les structures qui y émanent sont photographiées avec une caméra intégrée au microscope ou un appareil digital (Leica D-LUX 5).

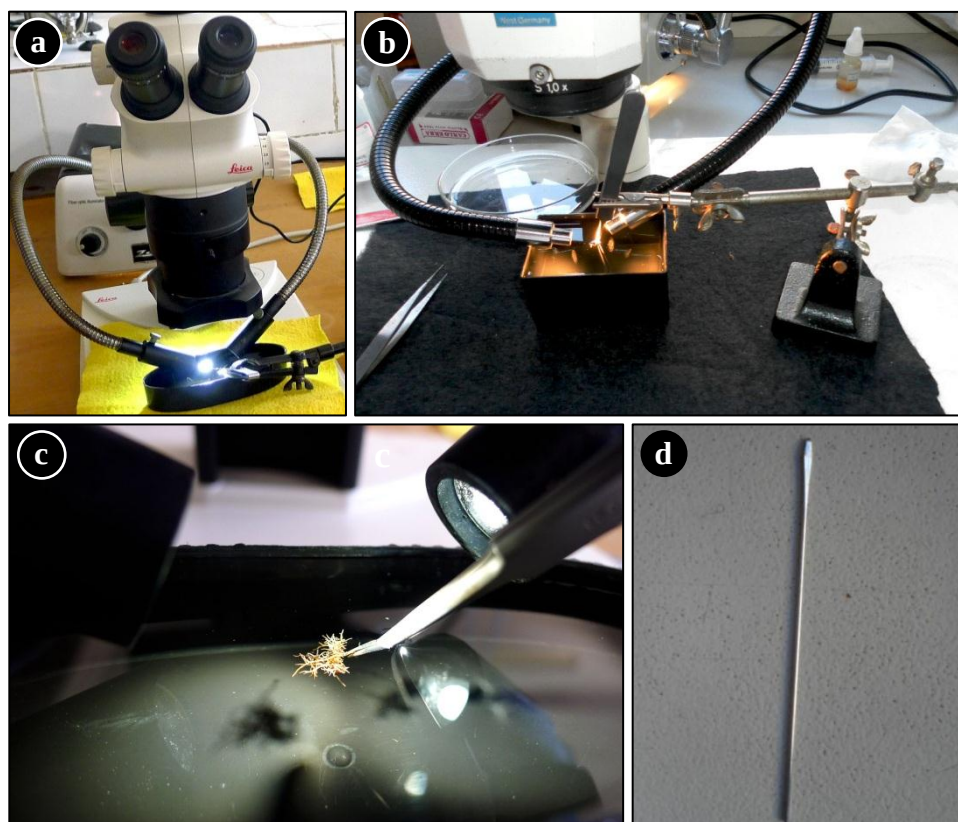


Figure 10 – Équipement et instruments pour photographier les ectomycorhizes et la coupe du manteau.

(a) source de lumière froide, (b) montage de l'échantillon pour l'observation au stéréoscope, (c) système d'exposition de l'échantillon à la lumière, (d) aiguille pour la coupe du manteau.

Les caractéristiques de chaque morphotype ECM sont comparées à d'autres descriptions publiées d'ectomycorhizes identifiées dans le but de se rapprocher ou définir une identité au symbiote fongique. Les ECM sont associées à des numéros de référence.

La liste de ces différents caractères a été détaillée par plusieurs auteurs. Pour ce qui nous concerne, nous nous sommes appuyés sur celle d'Agerer (1987 – 2006) et celle de Kjoller *et al.* (2007). Les principaux caractères sont désignés dans une liste de contrôle qui fournit une description brève mais détaillée de la mycorhize et les photographies correspondantes sont présentées dans des planches.

Fiche descriptive détaillée (selon Agerer, 1987-2006)

1. Caractéristiques morphologiques

A/ Forme

- A.1 Type de ramification
- A.2 Forme des extrémités non ramifiées
- A.3 Forme des extrémités distales

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1 Surface du manteau distincte
- B.2 Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues
- B.3 Rhizomorphes (fréquence, connexion avec le manteau, couleur, mode de ramification, forme en section transversale et marge)
- B.4 Hyphes émanantes (densité, apparition, forme et couleur)

2. Caractéristiques anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1 Vue de surface (les couches externes du manteau)
 - Arrangement des hyphes (plectenchyme, pseudoparenchyme ou autre)
 - Motif d'organisation hyphal
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois
 - Couleur et surface des cellules
 - Forme des extrémités proximales des hyphes émanantes
- A.2 Vue de plan des couches plus profondes du manteau (les couches médianes du manteau)
 - Arrangement des hyphes (plectenchyme, pseudoparenchyme)
 - Motif hyphal
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois
 - Couleur des cellules
- A.3 Surface interne du manteau (les couches internes du manteau)
 - Arrangement des hyphes (plectenchyme, pseudoparenchyme)
 - Motif hyphal
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois
 - Couleur des cellules

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

- B.1 Rhizomorphes
- Connexion avec le manteau
- Marges
- Ramification

Fiche descriptive détaillée (suite)

- Organisation du rhizomorphe
 - Distribution des hyphes, diamètre, épaisseur des parois, septa, ramification, couleur.
 - Les hyphes restantes (périphériques) : diamètre, épaisseur des parois, septa, couleur, surface).
- Mode de connexion des hyphes (enchevêtrement, anastomose)

B.2 Hyphes émanantes

- Septa, distance
- Diamètre, épaisseur des parois
- Couleur (examinée uniquement sur du matériel fraîchement isolé)
- Surface (rugueuse, cristallisé)
- Ramification
- Extrémités distales
- Anastomoses

B.3 Cystides

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence
- Type d'exploration

NB : il est à noter que la définition exacte des couleurs des ectomycorhizes est difficile du fait que les couleurs changent et du fait que la désignation de certaines couleurs est subjective.

8.2.2.3 Caractéristiques anatomiques pour la reconnaissance du partenaire fongique

a. Surface du manteau en vue de plan

En fonction de la structure et de l'organisation des hyphes, deux séries de manteaux apparaissent : (1) la série des manteaux plectenchymateux (A-I) dont la nature linéaire des hyphes est encore visible (Agerer, 1987 – 2002 ; Kjoller *et al.*, 2007) avec une gaine hyphale montrant encore des hyphes individuelles discernables, souvent tissées lâchement et (2) la série des manteaux pseudo-parenchymateux (K-Q) dont la nature linéaire des hyphes est perdue et les cellules hyphales apparaissent comme des cellules élargies et courtes (Kjoller *et al.*, 2007) avec des hyphes à cellules courtes, gonflées et collées de manière compacte, ressemblant à un vrai

parenchyme. Les manteaux pseudoparenchymateux apparaissent dans un sens structural et évolutif plus avancé que les manteaux plectenchymateux (Agerer, 1995 ; Agerer, 2006 ; Suz *et al.*, 2008).

Les manteaux plectenchymateux (plect.) illustrés dans la Figure 11 sont les suivants :

Type A : il montre un motif annulaire (en anneaux) et les hyphes se développent généralement ensemble sur une courte distance et se ramifient aux endroits où d'autres hyphes se rejoignent, formant des boucles. Lorsque les boucles des hyphes de jonction deviennent très massives et que les hyphes de connexion entre les boucles moins distinctes, le manteau de type A est appelé en étoile. Le manteau annulaire est bien représenté dans l'ordre des Boletales alors que le manteau étoilé est présent dans la famille des Bankeraceae (Agerer, 1987 – 2006, Agerer et Rambold, 2004-2019) et dans certains Thelephoraceae (Azul *et al.*, 2006g).

Type B : c'est le plus primitif, les hyphes sont aléatoirement disposées sans motif discernable.

Type C : il se distingue par la présence d'une matrice gélatineuse entre les hyphes, apparemment comme un réservoir d'eau ; les hyphes sont distribuées aléatoirement sans motif discernable.

Type D : il est caractérisé par l'apparition de cystides. Ce type de manteau n'est utilisé que lorsque des Cys sont présentes à la surface des manteaux plectenchymateux, car elles peuvent être présentes sur la surface des manteaux pseudoparenchymateux.

Type E : il est différencié par la présence d'hyphes multiramifiées avec des branches courtes, souvent en forme de 'y' ou presque rectangulaires, dites ramifiées de façon carrée.

Type F : il est identifié par l'apparition de cellules gonflées, de cellules terminales globulaires ou d'autres cellules, au-dessus d'un type de manteau indifférencié.

Type G : il est caractérisé par son motif en étoile, avec des hyphes distribuées de manière compacte et sans espace entre elles, par ex. *Cenococcum geophilum* Fr. et *Quercirhiza flavocystidiata* (Azul *et al.*, 2006f).

Type H : c'est un réseau grossier d'hyphes irrégulières quelque peu gonflées et lâchement distribuées, avec des espaces inter-hyphaux. C'est un type transitionnel vers le type pseudoparenchymateux.

Type I : il est caractérisé par la présence de cellules perpendiculaires assez courtes, souvent légèrement tortueuses ou irrégulièrement courbées, formant une structure semblable à du velours sur la surface du manteau. Ces extrémités d'hyphes peuvent être considérées comme des cystidies, car elles sont toutes colorables avec la sulfo-vanilline (Agerer, 1986).

Parmi les manteaux pseudoparenchymateux (pseudo.) (Fig. 11), il y a des manteaux qui montrent des cellules angulaire à arrondies : types K, L, O et P et des manteaux présentant des structures épidermoïdes, en forme de puzzle : type M et Q.

Type K : il se différencie par la présence de cellules angulaires à arrondies parfois disposées en rosettes.

Type O : il est différencié par la présence de tas de cellules aplaties.

La majorité des manteaux pseudo. portent en surface un réseau hyphal ou de petits groupes de cellules globulaires ou aplaties.

Type P : il correspond à un pseudoparenchyme (pseudo.) avec des cellules angulaires portant un réseau hyphal.

Type Q : il correspond à un pseudo. avec des cellules épidermoïdes maintenues par un réseau d'hyphes délicat.

Type N : c'est un manteau dont certaines cellules contiennent des gouttelettes d'huile qui se colorent dans la sulfo-vanilline (Agerer, 1995), il est maintenant considéré comme une caractéristique supplémentaire des manteaux de types O, P et Q et non comme un motif de manteau distinct (Agerer, 2006).

Bien que ces motifs de manteaux standards puissent être utilisés pour la reconnaissance, il existe des transitions entre certains types de manteaux, ce qui rend l'attribution définitive d'un motif difficile. D'un point de vue phylogénétique, l'organisation des hyphes dans les manteaux pseudoparenchymateux est considérée comme plus avancée (Agerer, 1995 ; Suz *et al.*, 2008).

b. Typologie des rhizomorphes (Rh)

Les rhizomorphes peuvent être caractérisés selon leur structure, leur organisation interne et leur ontogenèse en sept types (Fig. 12) (Agerer, 1999, 2006).

Le type A correspond à des Rh uniformes-lâches composés d'hyphes végétatives normales qui sont indifférenciées tout au long du Rh et réparties de façon lâche (Agerer, 2006).

Le type B correspond à des Rh uniformes-compacts, possèdent aussi des hyphes de forme uniforme ; mais celles-ci sont densément agglutinées (Agerer, 2006).

Le type C correspond à des Rh thelephoroïdes, légèrement différenciés et possèdent des hyphes périphériques, dont le diamètre et la structure sont plutôt différents (Agerer, 2006).

Le type D correspond à des Rh ramarioïdes, sont différenciés et distincts à l'intérieur en raison des inflations ampullaires au septum hyphal des cellules internes (Agerer, 2006).

Le type E correspond à des Rh phlegmacioïdes hautement différenciés ont des hyphes plus épaisses, septa complet ou parfois avec un pore septal légèrement élargi, avec une distribution aléatoire et souvent incorporées dans une matrice (Agerer, 2006).

Le type F correspond à des Rh agaricoïdes, sont hautement différenciés et possèdent des hyphes de type-vaisseau arrangées principalement au centre. Les hyphes fortement gonflées présentent des septa partiellement ou même complètement dissous. Ce type n'a pas été observé sur les champignons ECM (Agerer, 2006). Ses hyphes comprennent des hyphes à croissance vers l'avant ou vers l'arrière (Agerer et Iosifidou, 2004). Ce type de Rh correspond également à des Rh boletoïdes qui sont similaires aux Rh

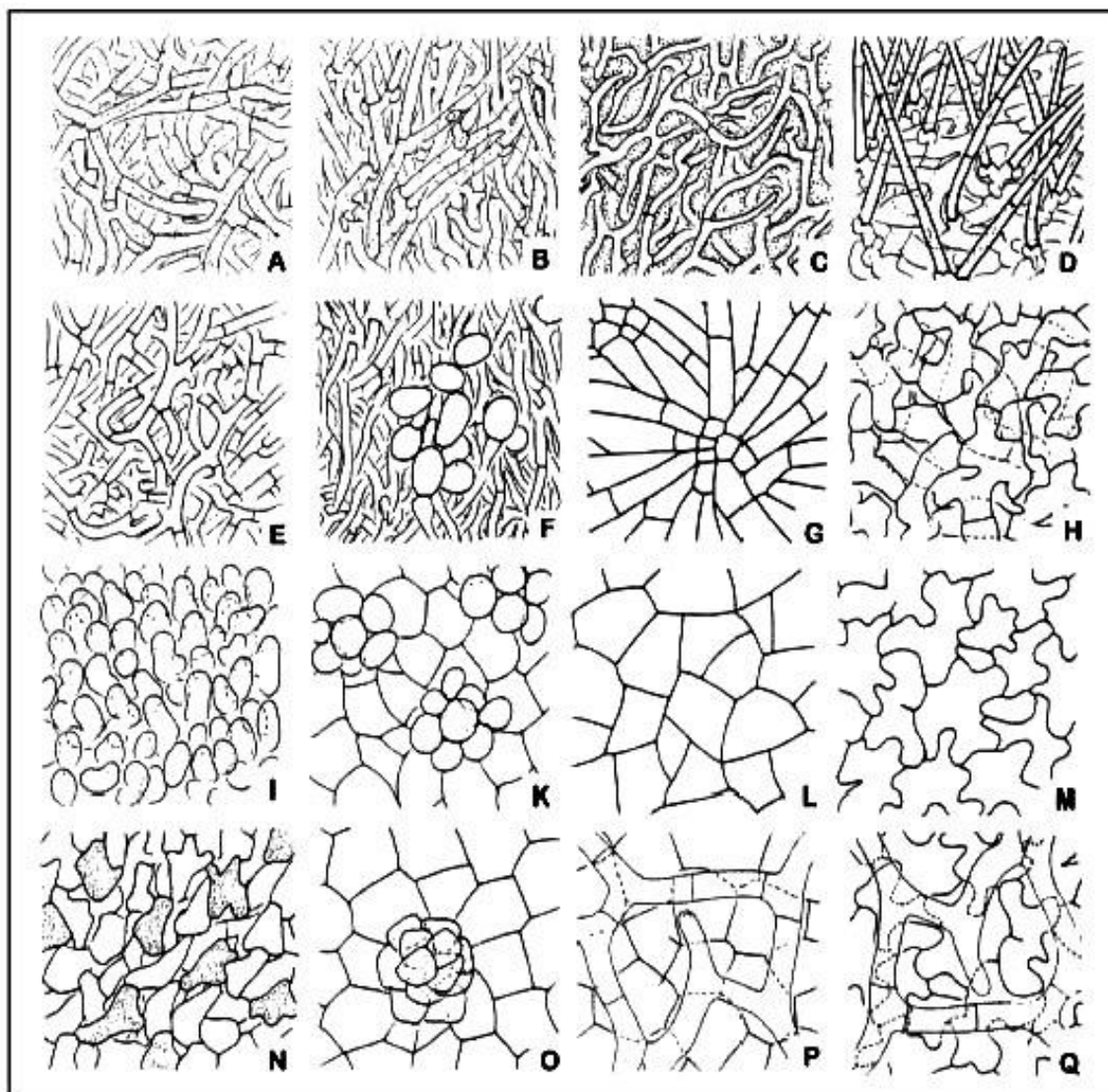


Figure 11 – Types d’organisations du manteau fongique.

(A-I) plectenchyme (A) avec des arrangements des faisceaux d’hyphes en anneaux, (B) avec des hyphes irrégulièrement arrangées, (C) avec une matrice gélatineuse entre les hyphes, (D) avec des hyphes arrangées en réseau avec des cystides saillantes, (E) avec des hyphes arrangées en réseau, ramifiées régulièrement, (F) avec des cellules rondes occasionnelles, (G) avec des hyphes arrangées en étoile et étroitement collées, (H) avec des hyphes en formes irrégulières formant un gros réseau, type transitionnel entre le plectenchyme et le pseudoparenchyme, (I) avec hymeniformes, perpendiculairement saillants, cellules finales des hyphes grosses et souvent légèrement incurvées. (K- Q) pseudoparenchyme (K) avec des cellules angulaires et des cellules rondes comme des mamelons, (L) avec des cellules angulaires, (M) avec des cellules épidermiques, (N) avec quelques cellules contenant des gouttelettes, colorées avec la sulfo-vanilline de formes variables, (O) avec des cellules angulaires et des buttes de cellules, (P) avec des cellules angulaires maintenues par un réseau d’hyphes délicat, (Q) avec des cellules épidermiques maintenues par un réseau d’hyphes délicat.

agaricoïdes, mais il existe des différences importantes en ce qui concerne la formation des hyphes (Agerer et Iosifidou, 2004).

Le type G correspond à des Rh russuloïdes, sont caractérisés par des hyphes épaissies irrégulièrement distribuées, souvent avec des septa incomplets, accompagnés d'hyphes comme une échelle (ladder-like) à paroi épaisse avec des cloisons séparées par de courtes distances (Agerer, 2006).

L'organisation interne des rhizomorphes hautement différenciés est la clé de la reconnaissance et de la délimitation des relations fongiques (Agerer, 1999). Dans certaines relations, des excroissances mycorhiziennes de courte et de grande taille, souvent avec des extrémités arrondies, peuvent apparaître (Agerer, 1998a).

c. Typologie des cystides (Cys)

Les cystides peuvent être présentes sur les surfaces du manteau et des rhizomorphes de l'ECM (Suz *et al.*, 2008 ; Agerer, 1987–2006). Elles peuvent avoir une structure et une taille différentes (Agerer, 1987– 2006) (Fig. 13). Certaines sont similaires aux hyphes normaux, droites, courbées ou en forme de crochets ; d'autres présentent une structure distincte. Elles peuvent être non ramifiées ou ramifiées à la partie proximale avec une ramification monopodiale, ou avec des ramifications dichotomiques, trichotomiques ou quadrichotomiques (Suz *et al.*, 2008).

d. Hyphes émanantes

Les caractéristiques les plus importantes qui peuvent être trouvées sur les hyphes émanantes sont : couleur, forme (Fig. 14), type de ramification (Fig. 15), forme des cellules hyphales (Fig. 16), épaisseur de la paroi cellulaire, présence et types d'anastomoses (Fig. 17), présence et forme de boucles, diamètre, distance entre les septa, surface, présence de cristaux, de contenu ou de gouttes de pigments. Mais ces caractères ne peuvent qu'exceptionnellement être utilisés pour la délimitation des relations fongiques. Les exceptions sont la formation et la forme des boucles, parfois la présence et la distribution des cloisons (septa) secondaires, et en particulier le type d'anastomoses. Les anastomoses ouvertes sont largement distribuées, mais les anastomoses fermées par un simple septum ou une boucle sont très instructives (Agerer, 1995 ; Agerer, 2006). Selon Agerer (1995), le type d'anastomoses et la forme des boucles sont les caractéristiques les plus importantes. Cependant les caractéristiques des hyphes émanantes ne sont pas aussi informatives sur les relations fongiques que les manteaux en vue de plan ou l'organisation des rhizomorphes (Suz *et al.*, 2008).

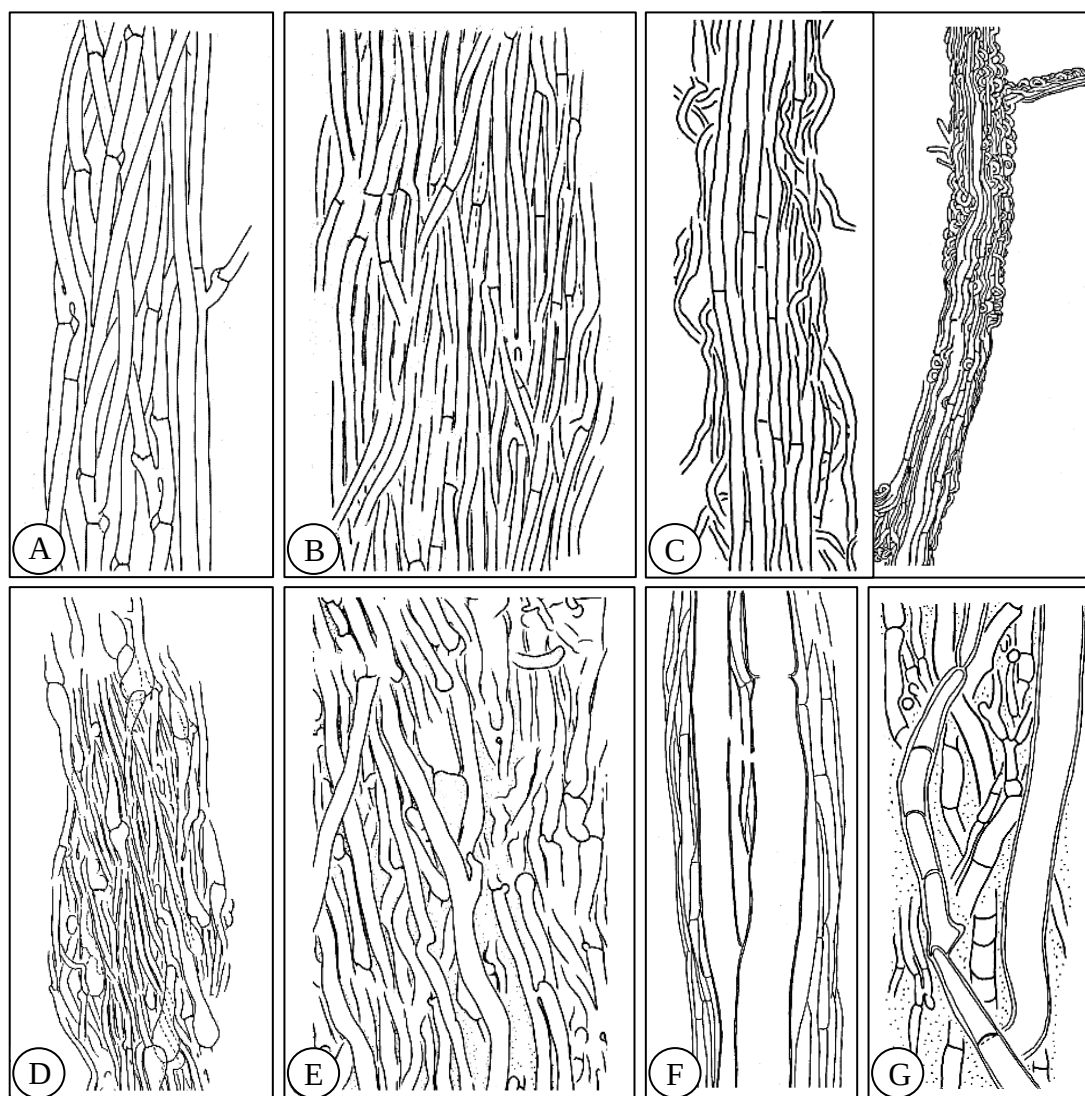


Figure 12 – Types de rhizomorphes

(A) de *Cortinarius atropusillus* ; (B) de *Bankera fuligineoalba* ; (C) de *Pinirhiza discolor*, de *Quercirhiza nodulosomorpha* ; (D) de *Ramaricium alboochraceum* ; (E) de *Cortinarius hercynicus* ; (F) de *Quercirhiza sclerotiigera* ; (G) de *Russula medullata* (Agerer, 2006).

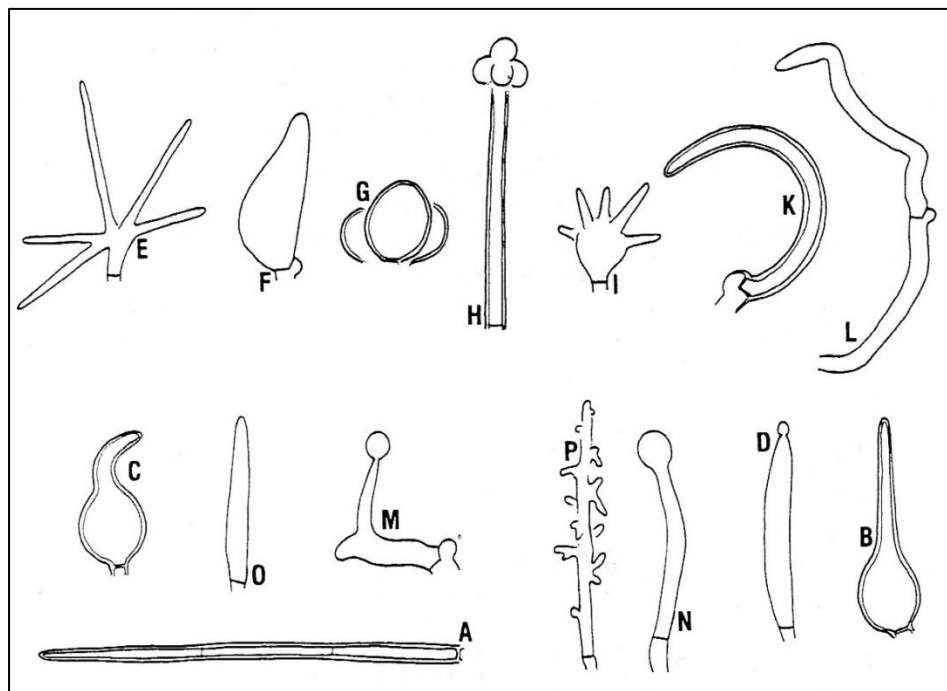


Figure 13 – Types de cystides.

(A) en forme de poinçon, comme un poil ; (B) en forme de bouteille avec un cou droit ; (C) en forme de bouteille avec un cou sinueux ; (D) en forme de fiole avec un bouton apical ; (E) ramifié ; (F) fusiforme ; (G) globulaire ; (H) comme un poil à lobes apicaux ; (I) en forme de bouteille avec des excroissances en forme de doigts ; (K) en forme de faucille courbée ou incurvée à parois épaisses ; (L) hyphe normale mais souvent tordu comme un tire-bouchon ; (M) latéral avec des excroissances dégressifs portant des boutons ; (N) capitatum ; (O) légèrement acuminé à paroi mince, un peu similaire à la terminaison d'une hyphe normale, mais souvent originaire d'un pseudoparenchyme ; (P) Acanthocystide (Agerer, 1987 – 2006).

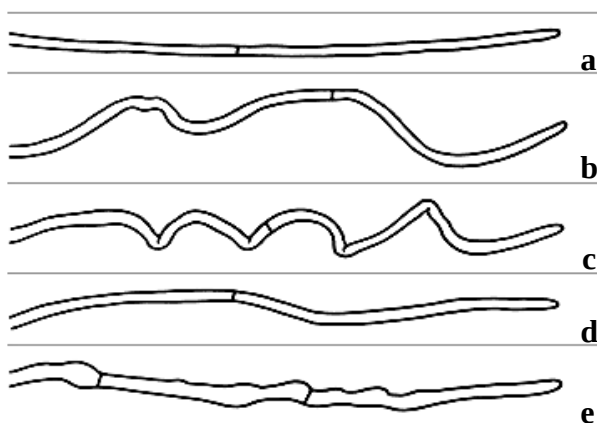


Figure 14 – Formes des hyphes émanantes. (a) droite, (b) ondulée, (c) tortueuse, (d) ordinaire, (e) irrégulièrement gonflée ou même perlée (Agerer et Rambold, 2004–2019).

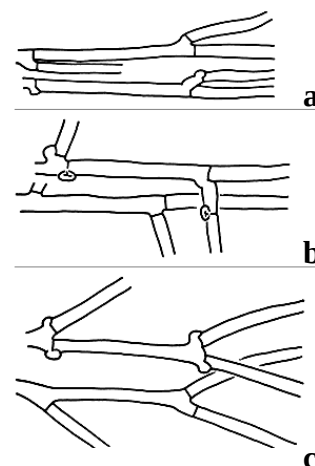


Figure 15 – Type de ramification des hyphes émanantes. (a) aigu, (b) environ 90°, (c) en forme d'y (Agerer et Rambold, 2004–2019).

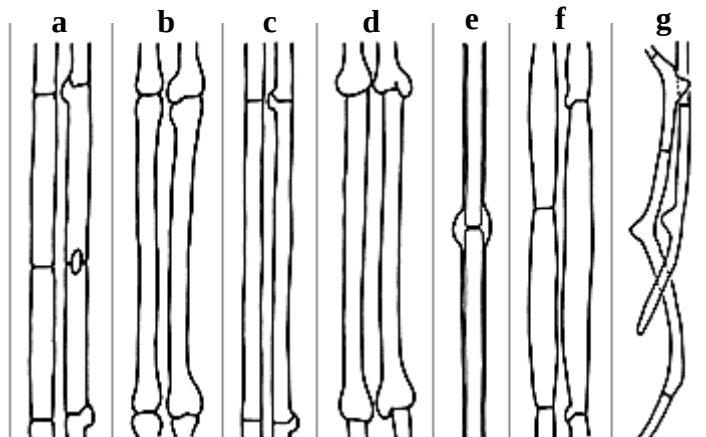


Figure 16 – Formes des cellules des hyphes émanantes. (a) légèrement resserrées ; (b) gonflées, ampullacées, comme une trompette des deux côtés ; (c) uniformes ; (d) gonflées, ampullacées, comme une trompette sur un seul côté ; (e) épaisses comme un genou ; (f) gonflées au milieu ; (g) avec des protrusions en forme de coude (Agerer et Rambold, 2004–2019).

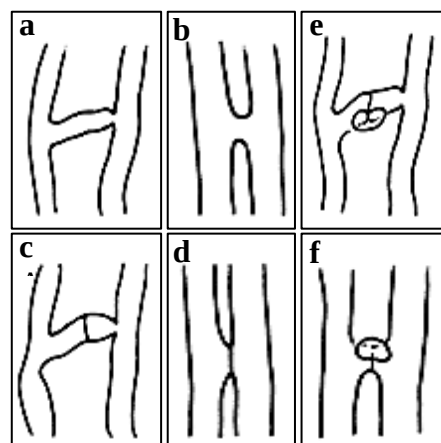


Figure 17 – Types d'anastomoses entre les hyphes. (a) ouverte avec un long pont ; (b) ouverte avec un court pont ou presque manquant ; (c) fermée par une boucle, avec un long pont ; (d) fermée par un septum simple, avec un long pont ; (e) fermée par un septum simple (de contact), avec un court pont ou presque manquant ; (f) fermée par une boucle de contact, avec un court pont ou presque manquant (Agerer et Rambold, 2004–2019).

8.2.2.4 Morphologie fonctionnelle des ECM (Types d'exploration)

Les CEMs peuvent explorer le substrat environnant grâce à des mycéliums extramatriciels qui sont soit concentrés près du manteau mycorhizien ou forment des rhizomorphes de grande portée (Fig. 18). Agerer (2001) a établi une catégorisation du mycélium en différents types d'exploration ECM (TE) dont chacun reflète une stratégie d'alimentation distincte. Ils peuvent aussi être représentatifs de certaines relations fongiques.

- Le type d'exploration contact « **TE-C** » est représenté par des ECM ayant un manteau lisse avec seulement très peu d'hyphes émanantes, dépourvues de rhizomorphes. Ce type est principalement hydrophile, l'eau peut facilement entrer en contact et humidifier l'ECM.
- Le type d'exploration à courte distance « **TE-CD** » est caractérisé par une enveloppe dense d'hyphes émanantes, hydrophiles et se développant à une distance considérable dans le sol environnant, les rhizomorphes sont absents. Beaucoup de champignons font partie de ce groupe, mais le plus commun est l'Ascomycète *Cenococcum* (Agerer et Raidl, 2004).
- Le type d'exploration à moyenne distance « **TE-MD** » forme des rhizomorphes et en fonction des caractéristiques de ces derniers, ce type peut être divisé en 3 sous-types : Le sous-type le plus fréquent est le sous-type de « frange » avec de nombreux rhizomorphes de type A (uniformes-lâches) ou type C et D

(théléphoroïdes, ramarioïd ou phlegmacioïd). Ce sous-type est hydrophobe. Les ECM hydrophobes ont un aspect argenté lorsqu'elles sont montées dans l'eau car l'air reste inclus entre les hyphes, empêchant ainsi tout contact avec l'eau. Le «sous-type de tapis» occupe des zones plutôt étendues dans le sol, les rhizomorphes sont indifférenciés (type A) ou légèrement différenciés (types C et D). Le «sous-type lisse», principalement hydrophile, il forme des rhizomorphes lisses avec peu ou pas d'hyphes émanantes, uniformes compacts (type B), différenciés (C et D) et exceptionnellement fortement différenciés avec un noyau central d'hyphes épaisses (type E).

▪ Le type d'exploration à longue distance « **ET-LD** » inclut de très longs rhizomorphes peu nombreux mais hautement différenciés de type F avec des hyphes de type-vaisseau. Ces rhizomorphes peuvent atteindre une longueur de plusieurs décimètres. Habituellement, les TE à longue distance comprennent des rhizomorphes hydrophobes (Agerer, 2006 ; Agerer, 2001).

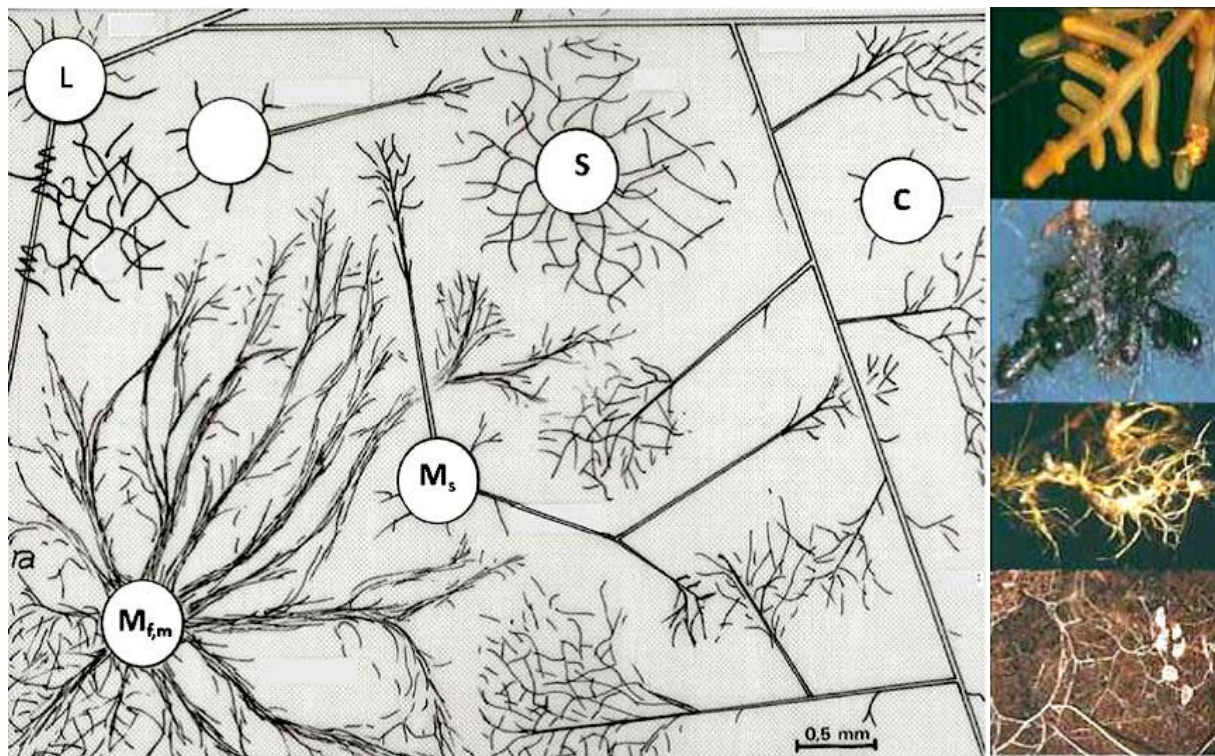


Figure 18 – Types d'exploration de champignons ectomycorhiziens représentés par des coupes transversales d'ECM et du mycélium extramatriciel.

L'exploration (C) par contact, (S) de courte distance, (M_s) de moyenne distance lisse, (M_{f,m}) de moyenne distance frange ou tapis et (L) de longue distance. À droite les photos de haut en bas montrent les TE de contact (*Lactarius* sp.), de courte distance (*Quercirhiza squamosa*), de moyenne distance frange (*Dermocybe cinnamomeolutea*) et de longue distance (*Suillus plorans*) (Agerer, 2001).

9. Traitement statistique des données

Les données obtenues pour chaque paramètre sont soumis à une analyse de la variance (ANOVA) avec, comme un seul facteur, l'effet du substrat. L'analyse statistique des données est réalisée au moyen du logiciel XLSTAT (2014), outil d'analyse statistique sous Excel, pour déterminer les différences significatives entre les différents traitements. Elle est complétée par un test de comparaison multiple de moyennes en ayant recours au test de Newman–Keuls (SNK) qui permet d'estimer la significativité et l'homogénéité entre les différents traitements (substrats de culture).

Les coefficients de corrélation de Pearson sont également calculés pour étudier la force de la liaison qui peut exister entre les différents paramètres d'appréciation de la croissance et du statut mycorhizien des plants de C. liège au seuil de 5 %.

Chapitre 2 : Les communautés ectomycorhiziennes associées au Chêne liège dans diverses stations du Nord-est algérien

1. Introduction

L'essai consiste à étudier les communautés ECM associées aux jeunes plants de C. liège élevés sur des sols provenant de quatre stations différentes du Nord-est algérien : La station d'El-Aouana (Jijel), la station de Mechroha (Souk-Ahras), la station de Bougous (El-Tarf) et la station de Séraïdi (Annaba). L'objectif étant d'étudier l'effet de la provenance du sol sur la croissance et plus particulièrement sur la mycorhization naturelle du C. liège. Cet essai de piégeage est réalisé au niveau d'une serre pédagogique (Annaba) en utilisant ces humus forestiers en tant qu'inoculant naturel et les semences du C. liège comme plante-hôte. De toute évidence, la composition des populations fongiques introduites avec cet inoculant naturel n'est pas maîtrisée et l'efficacité des espèces fongiques ECM n'est pas connue. Pour tenter de clarifier ces points nous avons adopté l'approche expérimentale suivante :

Etape 1

- Prélèvement du sol des différentes stations et récolte des glands de chêne liège
- Aseptisation et prégermination des semences

Etape 2

- Empotage
- Semis

Etape 3 (exploitation des semis)

- Nettoyage des racines des plants prélevés aléatoirement
- Évaluation des paramètres de croissance
- Évaluation du statut mycorhizien
- Estimation du taux de mycorhization M%
- Estimation de la structure de la communauté ECM (richesse et composition spécifique
- Morphotypage
- Caractérisation morpho-anatomique des morphotypes dans le but de les identifier

2. Prélèvement de sols forestiers

Les sols forestiers sont prélevés en novembre 2014 à une profondeur de 10 – 20 cm sous les pieds de C. liège des quatre subéraies pures et naturelles citées précédemment. Après élimination de la couche de litière, environ 10 échantillons de sol forestier par peuplement sont extraits aléatoirement de différents points. Les sols de la même station sont par la suite mélangés pour obtenir un sol chimiquement et microbiologiquement homogène. L'objectif étant de piéger et de décrire les espèces fongiques susceptibles de s'associer symbiotiquement aux racines du C. liège et de comparer la composition de ces communautés fongiques entre les différents traitements.

3. Présentation des stations d'étude

Les échantillons de sols forestiers sont prélevés à partir de 4 stations du Nord-est algérien comprenant chacune un peuplement pure et naturel de chêne liège. Les stations d'étude sont localisées dans les wilayas de Jijel, de Souk-Ahras, d'Annaba et d'El-Tarf.

3.1 Station d'El-Aouana

3.1.1 Présentation

La station d'étude est située dans la forêt domaniale d'El-Aouana, constituée principalement d'un peuplement de chêne liège. Plus précisément, à proximité de la station INRF oued Kissir - El-Aouana (station régionale de recherche forestière) qui se trouve sur la route nationale N°43, à environ 10 km vers l'ouest du chef-lieu de la wilaya de Jijel.

La commune d'El-Aouana (36°46'22'' Nord, 5°36'36'' Est, 48m d'altitude) est située au nord-ouest de la wilaya de Jijel (cf. Fig. 19).

3.1.2 Caractéristiques générales

Le climat de la région de Jijel est de type méditerranéen avec des précipitations intenses pendant la saison hivernale (plus de 450 mm), et une sécheresse estivale longue (29 mm). La station d'El-Aouana se situe dans l'étage bioclimatique humide à hiver doux (Anonyme, 1997). D'après les données climatiques fournies par l'office national de la météorologie (ONM) pour la période (1998–2007), les températures moyennes mensuelles varient entre 11.23° et 25.60°.

La plus grande part des sols de la région de Jijel revient aux sols brunifiés formés sur les formations de gneiss, flysch et grés, à cause de leur importante surface (Anonyme, 1997).

Selon les services des forêts de la région de Jijel, la superficie forestière est estimée à 115 000 ha, dont 43 000 ha sont occupés par la forêt de chêne liège.

3.2 Station de Mechroha

3.2.1 Présentation

La station d'étude est située dans la commune de Mechroha (Lat. 36°21'26'' N ; Long. 7°50'08'' E ; Altitude 769 m) (cf. Fig. 19), d'une superficie de 22 623 ha, la superficie forestière est de 16 448 ha et le taux de boisement est de 73%. C'est la commune la plus boisée de la wilaya de Souk-Ahras (Recensement General de la Population et de l'Habitat [RGPH], 1998). Elle se distingue par les forêts les plus denses de chêne liège et chêne zeen (Conservation des forêts de la wilaya de Souk-Ahras).

3.2.2 Caractéristiques générales

La région de Souk-Ahras se caractérise par un climat méditerranéen qui varie du subhumide au nord au semi aride inférieur au sud. Le climat est marqué d'une manière générale, par une saison froide et humide en hivers (1 à 15°C en janvier) et une saison chaude et sèche à fort pouvoir évaporant durant l'été (25 à 35°C en juillet et août). L'enneigement est estimé à 8-12 jours par an.

Les précipitations sont réparties sur l'ensemble de l'année avec une moyenne annuelle de l'ordre de 827.39 mm.

Selon Davide (1956), la région de Souk-Ahras est essentiellement caractérisée par des formations sédimentaires dont l'âge le plus ancien est le trias jusqu'au quaternaire, constituée généralement par des grès, des marnes, des cailloutis et des alluvions.

Selon la Direction des services agricoles de la wilaya de Souk Ahras les sols « Calcimagnésiques » représentent la plus grande classe. Le nord de la wilaya en général est caractérisé par des vertisols.

Souk-Ahras recèle une couverture forestière diversifiée et exceptionnellement riche estimée à plus de 89 000 ha, soit les 21% de sa surface totale, le chêne liège s'étend sur 13 080 hectares ce qui représentent 12,47 % des subéraies en Algérie. La subéraie est considérée comme la plus importante couverture forestière dans la wilaya de Souk-Ahras de part son liège, elle permet de collecter environ 5 700 quintaux de liège annuellement depuis 1992.

3.3 Station de Seraïdi

3.3.1 Présentation

La station en question est située dans la commune de Seraïdi (36°55'00'' N, 7°40'00'' E, 850 m), au nord de la wilaya d'Annaba sur les hauteurs du massif de l'Edough à 850 m d'altitude et à 13.3 km du chef-lieu d'Annaba (cf. Fig. 19). On y trouve l'une des plus importante subéraie de l'est algérien.

3.3.2 Caractéristiques générales

Le massif de l'Edough est situé sur la frange littorale de la région d'Annaba à plus de 800 m d'altitude. Les observations sont effectuées au niveau de la station météorologique de Seraïdi durant la période 2001-2011.

On remarque une température moyenne mensuelle minimale au mois de janvier (7,51°C) et une maximale au mois d'août (24,8°C) avec une température moyenne mensuelle égale à 15,49°C.

Les données recueillies à la station de Seraïdi sur une période de 10 ans (2001-2011) montrent que la précipitation moyenne annuelle est de 978,93 mm/an. Les mois de décembre et janvier sont les mois où on enregistre le maximum de précipitations (jusqu'à 229,9 mm), le minimum est enregistré au mois de juillet (6,90 mm).

L'analyse de la courbe ombrothermique durant une période de 10 ans (2001-2011), montre que la région d'étude est soumise à un climat méditerranéen caractérisé par deux saisons distinctes :

L'une humide marquée par une forte pluviosité, par de faibles températures allant du début du mois de septembre jusqu'au début de mai. L'autre est sèche, relativement courte s'étalant de la fin du mois de mai jusqu'au début de mois de septembre (Saadi, 2013).

L'étude pédologique de la forêt domaniale de l'Edough a fait ressortir plusieurs types de sols répartis dans les classes suivantes :

Classe des sols peu évolués.

Classe des sols à sesquioxyde de fer.

Classe des sols brunifiés (Direction Générale des Ressources Forestières du Portugal [DGRF], 2006).

La couverture végétale du massif de l'Edough est constituée essentiellement d'essences forestières à savoir ; le chêne liège (*Quercus suber* L.) qui occupe une superficie de 3 419 ha, le chêne zéen (*Quercus canariensis* Willd.) et le pin maritime (*Pinus pinaster* Aiton.) et d'autre espèces secondaires moins répandues (DGRF, 2006).

3.4 Station de Bougous

3.4.1 Présentation

Cette station fait partie, du complexe humide de la Numidie Orientale (Samraoui et De Belair, 1998). Elle est située dans la Wilaya d'El-Tarf, commune de Bougous (36°39'34'' N, 8°22'10'' E, 183 m) et est d'une superficie de 215.8 km². Elle se localise dans une subéraie au sud du parc national d'El-Kala (PNEK) dans les montagnes d'El Ghora, hautes de 1 214 m (cf. Fig. 19).

3.4.2 Caractéristiques générales

La région d'El-Kala est caractérisée par un climat de type méditerranéen sub-humide (Emberger, 1971) marqué d'une sécheresse estivale (juin à août) et une période pluvieuse allant de septembre à avril.

Selon les données mensuelles collectées par la station météorologique d'El-Kala pour la période (2011-2016), la moyenne des maxima des températures se situe autour de 21°C avec une moyenne des minima de 19.90°C. La région d'El-kala est localisée dans l'étage sub-humide doux.

Les Grès numidiens constituent le substrat géologique de la région (ANF, 1992). La décomposition facile de ces grès sous l'action des agents atmosphériques donne naissance à des complexes argilo-siliceux très perméables. La transformation de ce substrat a donné naissance à une formation pédologique très favorable à la végétation caractérisée par des sols podzoliques (ANF, 1992).

L'essence principale y est le chêne liège, le sous-bois est assez dense composé d'espèces accompagnatrices de cette essence telles que :

Phyllirea angustifolia, *Erica arborea*, *Calycotome villosa*, *Myrtus communis*, *Pistacia lentiscus*, *Olea Europea*, *Lavandula stoechas*.

4. Caractérisation physico-chimique des sols forestiers

(cf. chapitre 1 de la même partie, section 4)

4.1 Texture

Pour déterminer la texture du sol nous avons utilisé la méthode par saturation qui consiste à mesurer le pourcentage d'humidité du sol (H %) et à le comparer à une échelle qui détermine la texture qui lui correspond. La méthode est donnée dans l'annexe n° 1.

5. Récolte, aseptisation et prégermination des glands de chêne liège

(cf. chapitre 1, section 5)

6. Le conteneur

(cf. chapitre 1, section 6)

7. Dispositif expérimental et conduite de l'essai

(cf. chapitre 1, section 7 sauf pour la durée de la culture qui est de 15 mois et la période de la collecte des données en juin 2015)

8. Paramètres mesurés

En plus des paramètres de croissance (hauteur de la tige, diamètre au collet, biomasse fraîche aérienne et souterraine, nombre de feuilles, chlorophylle) évalués en section 8.1 du Chap. 1, nous avons déterminé le nombre de tiges latérales sur les semis de *C. liège*. L'estimation de la colonisation ECM et la richesse spécifique de la communauté ectomycorhizienne associé à ces plants a été réalisée de la même manière que l'expérience précédente (cf. chapitre 1, section 8.2).

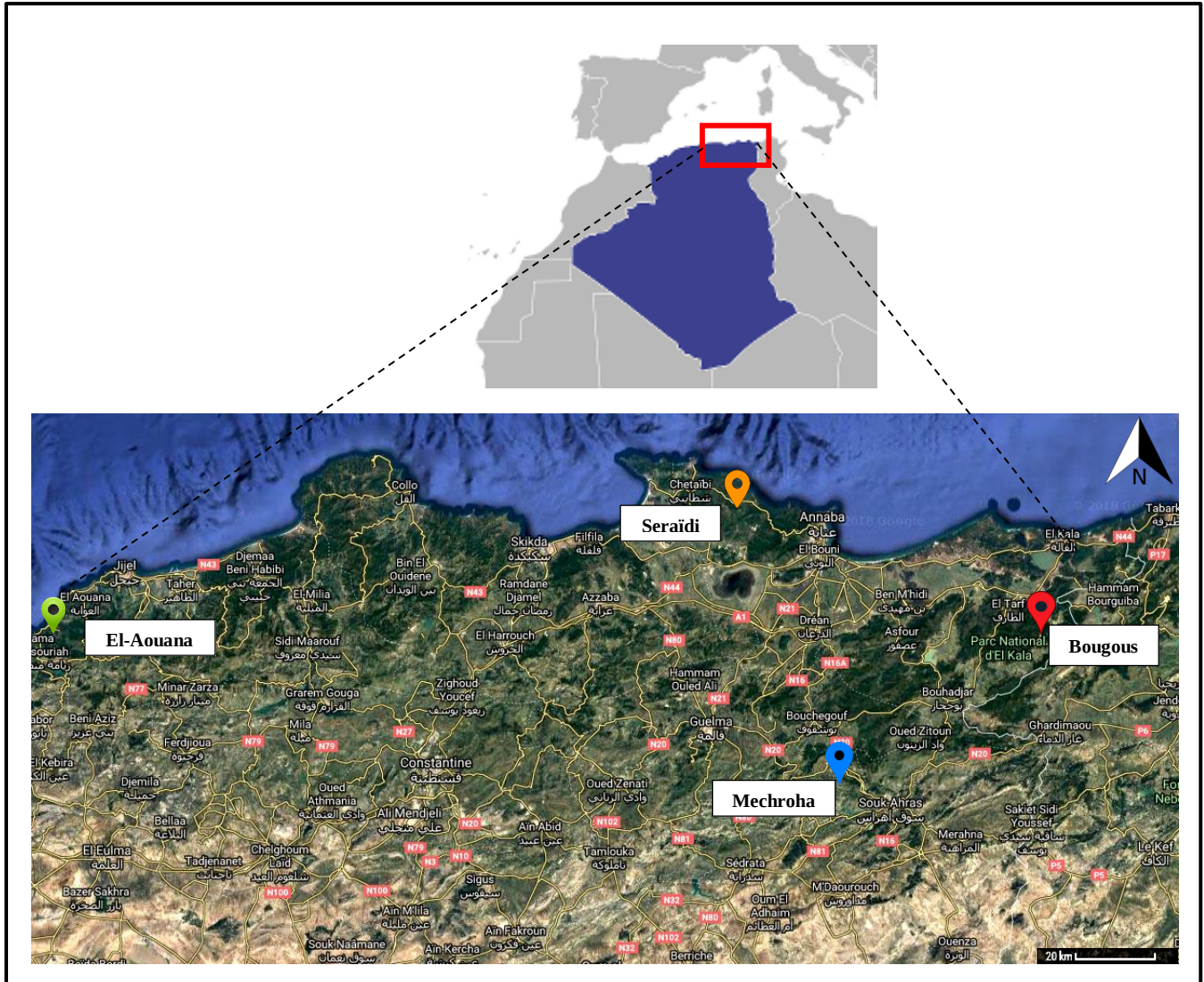


Figure 19 – Situation géographique des stations d'étude (source : Google Maps, 2009).

9. Estimation de la colonisation par les champignons mycorhiziens arbusculaires

Les plants de C. liège âgés de 3 mois prélevés aléatoirement dans chaque traitement, ont été débarrassés de leurs substrats de culture, les racines fraîchement récoltées ont été lavées méticuleusement et excisées en fragments de 1 cm puis colorées selon la technique de Phillips et Hayman (1970) (cf. annexe n°4). L'estimation de la colonisation mycorhizienne a été faite selon la méthode décrite par Trouvelot *et al.* (1986) (cf. annexe n°4).

10. Traitement statistique

Le traitement des données obtenues pour chaque paramètre a été réalisé à l'aide du logiciel XLSTAT (2014) par une analyse de la variance (ANOVA) avec, comme un seul facteur, l'effet de la provenance du sol. Elle est complétée par un test de comparaison multiple de moyennes (test de Newman et Keuls) qui permet d'estimer la significativité et l'homogénéité entre les différents sols forestiers. L'étude de la force de liaison pouvant exister entre les différents paramètres d'appréciation de la croissance et du statut mycorhizien des plants de C. liège est assuré par le calcul du coefficients de corrélation de Pearson.

Chapitre 3 : Tentative de mycorhization contrôlée

1. Introduction

Dans le but de maîtriser la symbiose mycorhizienne du C. liège et d'étudier les conditions favorables à l'établissement de la mycorhize et les avantages que cette dernière peut offrir pour une production forestière optimale, cet essai consiste en une tentative d'inoculation contrôlée du champignon ectomycorhizien *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker & Couch. à de jeunes plants de C. liège élevés en pépinière. Ce présent essai vise non seulement à déterminer les conditions appropriées pour la croissance mycélienne et la germination des spores de l'espèce fongique inoculée, mais aussi à tester les performances de cette dernière sur le développement du C. liège.

2. Le choix du symbiote fongique

Le choix de l'espèce fongique s'est porté sur *Pisolithus tinctorius* pour plusieurs raisons. Ce Basidiomycète appartenant à la famille des Pisolithacées (Marx, 1984 ; Razzaq et Shahzad, 2004), à manipulation facile, est réputé pour être très performant en matière de stimulation de la croissance des jeunes plants de pépinière (Wu *et al.*, 1999 ; Garbaye, 2013...). C'est l'un des CEMs les plus répandus et forme des ECM avec un large éventail de plants forestiers incluant plusieurs familles notamment la famille Fagaceae (Marx, 1977 ; Chambers et Cairney, 1999 ; Martin *et al.*, 2002) et peut établir des associations avec une grande variété d'hôtes incluant des espèces appartenant aux genres les plus importants, tels que *Quercus*, *Pinus*, *Populus*, *Betula* ou *Castanea* (Cairney et Chambers, 1997). Dans notre région, il est présent presque sur toute l'année et en grand nombre de carpophores faciles à repérer. Contrairement aux carpophores à hyménium lamellé, ce genre produit des quantités énormes de spores facilement récoltées et qui sont d'après Garbaye (2013) dotées d'une bonne capacité de conservation. En effet, elles gardent leur capacité germinative pendant trois ans au sec et à + 5°C. À l'instar de certains genres ECM (*Amanita*, *Boletus*, *Hebeloma*, *Lactarius*, *Rhizopogon*, *Scleroderma* et *Tricholoma*), le genre *Pisolithus* peut être cultivé en culture pure *in vitro* sur des milieux artificiels stériles (Kumla *et al.*, 2016), il a la faculté de croître rapidement dans de telles conditions. Outre son aptitude à former rapidement des ECM avec de jeunes semis d'arbres dans des cultures expérimentales, l'espèce de *P. tinctorius* ne présente pas de spécificité d'hôte et s'adapte à toutes les conditions de sol et c'est également une espèce typiquement de stade précoce dans la succession des symbiotes au cours de la croissance d'un peuplement forestier (Garbaye, 2013). Les isolats de *P. tinctorius* ont été largement utilisés dans les programmes d'inoculation en foresterie et dans la production commerciale d'inoculum ECM (Sebastiana, 2013).

3. Méthodologie

3.1 Origine de la souche fongique

Le champignon *P. tinctorius* utilisé dans la présente étude est originaire de la région d'El-Kala, récoltées en janvier 2015, dans la station d'El Djer El Ouassaa (El-Gantra El-Hamra), qui fait partie du canton « Boumalek » situé administrativement dans la partie Est de la forêt domaniale d'El-Kala. Il est associé naturellement à *Eucalyptus camaldulensis* (Fig. 20). Le sol de la station est fortement acide (5.2), de texture limono-argileuse et avec une faible teneur en matière organique (Adouane, 2008)



Figure 20 – Le carpophore de *Pisolithus tinctorius* récolté sous les arbres d'*Eucalyptus camaldulensis*.

3.2 Mise en culture du champignon et préparation de l'Inoculum mycorhizien

L'essai d'inoculation contrôlée a été mené en laboratoire. Dans cet essai, l'inoculum fongique est utilisé sous trois formes viables : par multiplication végétative c.-à-d. en culture pure sur milieu solide à partir de sporocarpes (inoculum mycélien), par culture pure sur milieu liquide (suspension de mycélium) et nous avons également utilisé les spores (basidiospores).

3.2.1 Culture solide (inoculum mycélien)

Les souches fongiques du pisolithe ont été isolées en janvier 2015 à partir de fructifications fraîches. La mise en culture se fait en prélevant de manière aseptique un petit fragment de tissu de l'intérieur du sporocarpe et en le déposant à la surface d'une boîte de Petri contenant un milieu gélosé de MNM (Melin et Norkrans modifié par Marx, 1969) stérile de pH 5,5 – 5,8. Les boîtes sont ensuite incubées à 25°C dans une étuve. Trois jours après, on note l'apparition de quelques hyphes qui émergent du fragment et poussent progressivement en

formant un mycélium qui colonise le milieu de culture. Des repiquages successifs destinés à la multiplication et à la purification des isolats sont réalisés périodiquement (tous les 7 jours) à partir des implants de gélose de 6 mm de diamètre, ces derniers sont déposés à la surface du même milieu gélosé MNM contenu dans des boîtes de Petri qui seront à leur tour incubées à 25°C. A l'issue de la période d'incubation, différents isolats mycéliens purs de *P. tinctorius* ont été obtenus et utilisés pour l'inoculation contrôlée des jeunes semis de chêne liège.

3.2.2 Culture liquide (suspension de mycélium)

À l'aide d'une anse stérile, la surface de la culture pure du mycélium âgé de 3 semaines est grattée pour prélever le mycélium à la périphérie de la colonie, puis le mycélium est suspendu dans 100 ml du milieu MNM contenu dans un flacon. Les flacons ensemencés sont incubés à l'obscurité à 25°C et leur aération est assurée en les déplaçant régulièrement et en les agitant tout doucement pendant 20 secondes.

L'ensemble des manipulations est réalisé sous hotte à flux laminaire et à proximité d'un bec bunsen afin de minimiser au maximum les risques de contamination.

3.3 Conditions d'application

Le substrat utilisé est composé de : 1v de tourbe blonde (du commerce) et 1v de sable, désinfectés préalablement par autoclavage à 121°C pendant 30 min pour éliminer la compétition entre le champignon introduit et les champignons déjà présents dans le substrat (les champignons pathogènes notamment).

Les glands de chêne liège sont désinfectés et mis à germer dans du sable stérile (cf. chap.1 section 5), il en est de même pour tout le matériel (WM, caissette de culture).

L'inoculation a été réalisée en février 2015, nous avons procédé par 5 modalités différentes :

1. L'utilisation de la culture pure du mycélium en plaçant des implants gélosés de cette culture en contact direct avec les racines fines des semis de chêne liège âgés de 2 mois cultivés préalablement en conditions aseptiques.
2. Le mélange du substrat avec 20 ml de la suspension du mycélium par conteneur de 400 cm³ avant le semis.
3. Le trempage des glands prégermés dans la suspension de la culture pure pendant quelques minutes.
4. L'incorporation des spores extraites des sporocarpes aseptiquement dans le substrat avant le semis.
5. L'enrobage des glands prégermés de spores.

Parallèlement, un traitement témoin sans inoculation est réalisé. Les semis sont élevés dans une serre pédagogique à température ambiante pendant 5 mois et demi. Aucune fertilisation n'a été appliquée. L'irrigation est assurée par de l'eau stérile selon le besoin des plants.

4. Évaluation de la colonisation ectomycorhizienne des semis

Les racines des plants inoculés et des témoins âgés de 5 mois et demi sont prélevées et lavées délicatement. L'observation des racines est effectuée au moyen d'un stéréomicroscope en août 2015, le taux de mycorhization est évalué et les traits morphologiques des ECM formées sont notés (cf. chap. 1 section 8.2).

5. Paramètres biométriques des semis

Six paramètres d'appréciation de la croissance des plants inoculés et des témoins sont retenus, à savoir : la hauteur de la partie aérienne (H), le diamètre au collet (D), la biomasse fraîche souterraine (BFS) et aérienne (BFA), le rapport H/D et le nombre total de feuilles (NF).

Troisième partie

Résultats et Discussion

Chapitre 1 : Influence de substrats de culture à base de matériaux locaux sur la croissance et le statut mycorhizien de jeunes plants de chêne liège

Pour rappel, l'essai consiste en une production de plants de chêne liège sur différents substrats de culture ayant pour aérateurs des résidus forestiers et agro-alimentaires. L'objectif étant la recherche d'un substrat qui répond le mieux aux exigences des semis de chêne liège au stade de pépinière tout en assurant le respect de l'environnement et la durabilité du patrimoine forestier. Le choix du substrat adéquat est fondé d'une part sur ses propriétés physico-chimiques, d'autre part, sur le développement des semis via l'estimation de leur croissance et leur état mycorhizien.

1. Caractéristiques physico-chimiques des substrats de culture

1.1 Présentation des résultats

Les résultats des analyses physico-chimiques des substrats de cultures sont présentés dans le tableau n° 2.

1.1.1 Le pH

Tous les substrats sont caractérisés par un pH faiblement acide à l'exception du substrat à base d'écorce de pin (EP) qui présente un pH neutre de 6.60 selon la grille donnée en annexe n°1, Tab.1.

1.1.2 La conductivité électrique

La solution des différents substrats est caractérisée par une bonne conductivité électrique (CE) qui varie entre 0.1 et 0.4 mS/cm.

1.1.3 Les bases échangeables

Les résultats pour les bases échangeables montrent que la teneur en Ca^{2+} est variable d'un substrat à un autre. Cependant, le substrat à base d'écorce de pin présente une valeur importante avec 22.28 méq/100g.

Les teneurs en K_2O pour tous les substrats sont très élevés selon la norme d'interprétation (cf. annexe 1, tab. 7), elles varient de la valeur la plus faible de 768 ppm enregistrée au niveau du substrat GL à la plus élevée de 1108.8 ppm observée au niveau du substrat GOGL.

1.1.4 Le phosphore

Si on se réfère aux normes d'interprétation de Joret-Hébert pour les sols calcaire (Arvalis, 2005 ; annexe n°1, Tab 8), les teneurs en P_2O_5 assimilable (146.05 et 163.76 ppm) qui caractérisent les substrats NA et GOGL sont médiocres, elles sont normales pour le substrat GL et le substrat EP avec 198.5 et 210.2 ppm respectivement.

1.1.5 L'azote total

L'azote total selon la norme d'interprétation de Kjeldhal (cf. ann. 1, tab. 9) est considéré comme très faible au niveau du GL (0.004 %), EP et NA (0.02 %) et faible au niveau du substrat GOGL qui atteint 0.057 %.

1.1.6 Le carbone

Les teneurs en C total sont d'une manière générale faibles. Le GOGL présente la teneur la plus faible (0.37 %) et le EP présente la teneur la plus élevée (0.62 %). Les substrats GL et NA présentent des teneurs intermédiaires respectivement 0.49 % et 0.43 %.

1.1.7 La matière organique

Les teneurs en MO sont extrêmement faibles pour tous les substrats. Le substrat EP a le taux le plus élevé 1.06 % tandis que le substrat GOGL a le plus faible (0.6 %).

1.1.8 Le rapport C/N

Le rapport C/N le plus faible est obtenu chez le substrat GOGL avec 6.47, il est suivi des valeurs plus élevées chez les substrats NA (17.77) et EP (24.80), et très élevées par le substrat GL (137.77).

1.1.9 La porosité totale (P %)

Comme le montre le tableau 2, le substrat GL favorise la meilleure porosité 88.82 % suivi du GOGL avec 70.33 %. Cette dernière est acceptable chez EP (61.39 %) et faible chez NA (33.28 %).

1.1.10 La densité apparente (Da)

Les résultats de la densité apparente des substrats sont inversement proportionnels avec ceux concernant la porosité. Le GL suivi du GOGL fournissent des densités optimales de 0.2 g/cm^3 et 0.99 g/cm^3 respectivement, viennent ensuite le EP avec une densité assez forte de 1.6 g/cm^3 et enfin le NA avec la valeur la plus forte de 1.85 g/cm^3 .

1.1.11 Le calcaire total et actif

En comparant les valeurs obtenues à celles proposées par Baize (1988) (annexe n°1, tab.4), nous constatons que tous les substrats sont modérément calcaires avec des taux proches de 22%. Les fractions de calcaire actif sont variables. Elles sont, selon la norme (annexe n°1, tab. 5), faibles pour le EP (2.5 %), assez élevées pour le NA (9.25 %) et le GL (9.63%) et élevées pour le GOGL (14.25 %).

Tableau 2. Propriétés physico-chimiques des substrats.

Paramètres	Substrats de cultures			
	GL	EP	NA	GLGO
pH	6.20	6.60	6.15	6.48
Conductivité électrique CE mS/cm	0.1	0.27	0.17	0.4
Matière organique MO %	0.846	1.058	0.740	0.635
Carbone total C %	0.492	0.615	0.430	0.369
Azote Total N (Kjeldahl) %	0.0036	0.0248	0.0242	0.0570
Le Rapport C/N	137.77	24.80	17.77	6.47
Densité apparente Da g/cm ³	0.20	1.61	1.85	0.99
Porosité totale P %	88.82	61.39	33.28	70.33
Phosphore Assimilable (P ₂ O ₅) mg/kg	198.49	210.22	146.05	163.76
Potassium Assimilable (K ₂ O) mg/kg	768	816	758.4	1108.8
Calcium (Ca ⁺²) méq/100g	7.111	22.28	5.34	10.68
Calcaire total CaCo ₃ %	22.17	22.92	22.45	22.55
Calcaire actif %	9.63	2.5	9.25	14.25

GL : Granulé de liège, EP : Écorce de pin, NA : Noyaux d'abricot, GO : Grignons d'olive.

1.2 Discussion

- Le pH

Tous les substrats sont caractérisés par un pH faiblement acide sauf pour le substrat EP qui présente un pH neutre de 6.6. Il convient de mentionner que le pH du sol Brabtia utilisé dans les mélanges était moyennement acide de 6.00, on note cependant une augmentation du pH au niveau des substrats. On constate que le pH de tous ces traitements est optimal pour la plante. En fait, d'après Doucet (2006), le pH ne répond pas à une exigence physiologique de la plante mais c'est l'action du pH sur les propriétés physiques, chimiques et

biologiques du sol qui crée un milieu plus favorable à l'alimentation minérale et à la croissance des plantes. En effet, le pH influence la disponibilité des éléments minéraux dans le sol, leur toxicité éventuelle et l'activité microbiologique du sol. Lorsqu'il est près de la neutralité, la disponibilité des éléments nutritifs essentiels contenus dans le sol est maximale. La plante peut alors puiser tous les éléments nécessaires à sa croissance.

La plupart des plantes se développent très bien dans un sol à pH 6,5. Au-delà de cette valeur, Lamhamedi *et al.* (2006), Ammari *et al.* (2007) et Landis *et al.* (1989) affirment que la disponibilité des éléments minéraux dans la rhizosphère, les échanges gazeux (photosynthèse etc.), la croissance des racines et des parties aériennes des plants forestiers sont négativement affectés. Selon eux, ces pH doivent être maintenus à 6.5 pour une croissance optimale de plants de feuillus.

- **La conductivité électrique**

Elle représente le total des sels solubles et permet d'apprécier la salinité d'un extrait du sol. La CE des différents substrats varie entre 0.1 et 0.4 mS/cm. D'après ces résultats et la classification des sols en fonction de la CE établie par Servant (1971), on constate que tous les substrats utilisés appartiennent à la classe des sols non salins (cf. annexe 1, tab.2).

- **Les bases échangeables**

Le calcium Ca^{2+} intervient dans la formation des complexes argilo-humiques. Par contre un excès de calcium, comme celui qui a été observé au niveau du substrat EP, peut provoquer surtout l'insolubilisation des composés phosphatés et le blocage éventuel des oligo-éléments (Fe, Zn, Cu, et Mn) (Morel, 1996). Les teneurs en potassium K_2O sont très élevées et dépassent largement la norme dont le seuil est de 300 ppm (cf. annexe 1, tab.7), elles peuvent présenter des effets toxiques pour la plante.

- **Le Carbone total et la matière organique**

Les teneurs en carbone total sont parfaitement conformes aux teneurs en MO, car cette dernière est calculée en utilisant le coefficient multiplicateur 1.72. Cependant, les résultats montrent que les 4 substrats sont très pauvres en MO (cf. annexe 1, Tab.3). Le meilleur taux est atteint dans le substrat EP (1.06 %) dû à la présence probable de l'écorce de pin qui est réputée pour augmenter la MO (Bacconnier et Bonnefoy, 2014), le plus faible taux est atteint au niveau du substrat GOGL (0.6 %). Les spécialistes s'entendent pour dire qu'un taux de 1,5 % est la limite critique théorique, au-dessous de laquelle la fertilité diminue rapidement (Doucet, 2006). La productivité et la capacité de minéralisation sont fortement affectées par des niveaux faibles en matière organique (Centre de Référence en Agriculture et en Agro-alimentaire du Québec [CRAAQ], 2003).

- **L'Azote**

Les résultats montrent que tous les substrats sont très pauvres en azote (annexe 1, tab.9), cependant le GOGL présente la teneur la plus élevée et le GL la plus faible. Ces teneurs méritent d'être corrigées par un ajout d'engrais azotés.

- Le Rapport Carbone/Azote (C/N)

Le rapport C/N le plus faible et par conséquent le meilleur est atteint au niveau du GOGL (6.47), il est plus élevé au niveau des substrats NA (17.77), EP (24.80) et GL (137.77). Le rapport C/N exprime le degré de minéralisation de la matière organique du sol. Plus le taux d'azote est important, plus ce rapport est bas et plus la vitesse de minéralisation est élevée, elle est à son maximum pour un rapport C/N = 10. Ce rapport permet de comprendre les processus de minéralisation dans les sols et indirectement d'expliquer les changements dans les valeurs de stocks de carbone dans les sols (Verneyre, 2007).

Par ailleurs, utilisé seul, ce critère de qualité a ses limites : deux produits ayant le même C/N peuvent avoir des actions différentes sur l'évolution de la teneur en MO du sol (Huber et Schaub, 2011).

Tous les résidus organiques n'ont pas le même rapport C/N (Eliot *et al.*, 1999 In CRAAQ, 2005). L'application de matériaux ligneux tels que le granulé de liège et l'écorce de pin à teneur élevée en carbone et très faible en azote (C/N élevé qui est > 20) en mélange avec le sol forestier va affecter la capacité de minéralisation de l'ensemble du substrat. C'est pourquoi les rapports C/N sont très élevés pour le substrat à base de granulé de liège (137.77) et élevé pour le substrat à base d'écorce de pin (24.80). Baconnier et Bonnefoy (2014) indiquent une mauvaise minéralisation et une baisse de l'activité microbienne suite à l'utilisation de l'écorce de pin. Selon Eliot *et al.* (1999) In (CRAAQ, 2005), un rapport C/N supérieur à 20 (faible minéralisation) signifie que la faible proportion d'azote limite l'activité microbienne. De plus, les microorganismes du sol s'accapareront même de l'azote minéral disponible dans le sol et assimilable par les plantes pour hâter la décomposition des résidus organiques (les organismes et les plantes entrent en compétition pour l'azote). Un rapport C/N inférieur à 20 peut signifier que l'azote sera libéré rapidement des résidus et s'accumulera ou sera disponible aux plantes rapidement, c'est le cas des autres substrats à base de noyaux d'abricot qui est marqué par une bonne minéralisation avec un C/N égal à 17.77, et le substrat à base de grignons d'olive et de granulé de liège accusant un C/N de 6.47 qui traduit une forte minéralisation (cf. annexe 1, tab. 10) liée probablement à la présence du grignon d'olive riche en azote (Eliot *et al.*, 1999 In CRAAQ, 2005). Le rapport C/N est un indicateur non seulement de l'activité biologique du substrat mais également du niveau de minéralisation du matériau utilisé (l'aérateur) qui est sensé être neutre pour le maintien d'une bonne porosité (la porosité initiale).

- La porosité totale et la densité apparente

Le substrat GL favorise la meilleure porosité 88.82 % suivi du GOGL 70.33 % qu'on attribue probablement à l'apport en granulé de liège qui est caractérisé par une granulométrie de 4 à 12 mm et par conséquent une porosité importante (96%) qui compense la faible granulométrie des grignons qui est de 1 à 4 mm. L'écorce

de pin (particules de 04 à 15 mm de diamètre) favorise également une porosité acceptable de 61.39 %. Le substrat à base de noyaux d'abricot donne la plus faible porosité (33.28 %).

La porosité totale est étroitement liée à la densité apparente du sol qui correspond à la masse du sol dans un volume donné (g/cm^3). Selon les contraintes subies (texture légère sablonneuse, tassement ou compaction suite à l'irrigation), l'augmentation de la densité apparente engendre la réduction des espaces poreux et donc de la porosité du sol. Ceci est bien illustré par les résultats obtenus, en effet, les substrats qui possèdent la plus faible densité apparente sont ceux qui fournissent la plus grande porosité, soit le GL (0.2 g/cm^3 , 88.82 %) suivi du GOGL (0.99 g/cm^3 , 70.33 %). L'augmentation de la densité signifie une augmentation de la résistance du sol à la pénétration des racines et une réduction de la teneur en eau du sol disponible pour la plante. Ceci implique l'altération de la croissance racinaire et donc défavorise l'utilisation et l'assimilation des ressources par les plantes.

- Le Calcaire

Le calcaire actif influe sur l'immobilisation du phosphore et des oligo-éléments (Dogar, 1997). La présence de calcaire actif peut induire, dans certains sols pauvres en fer libre, un risque de chlorose ferrique, auquel certaines productions sont sensibles. Le risque de chlorose ferrique est significatif pour une teneur en calcaire actif supérieure à 6% et devient très important au-delà d'une teneur de 10%. Cela nous amène à suggérer que les substrats NA (9.25 %), GL (9.63%) et GOGL (14.25 %) peuvent présenter un risque de chlorose.

2. Taux de survie des semis du chêne liège en fonction des substrats de culture

2.1 Présentation des résultats

Les taux de survie des plants de chêne liège sont évalués après six mois d'élevage, les substrats EP et NA permettent les taux les plus importants (84.37% et 80.64%) suivis de taux acceptables (68%, 62.5%) respectivement chez GOGL et GL (Fig. 21).

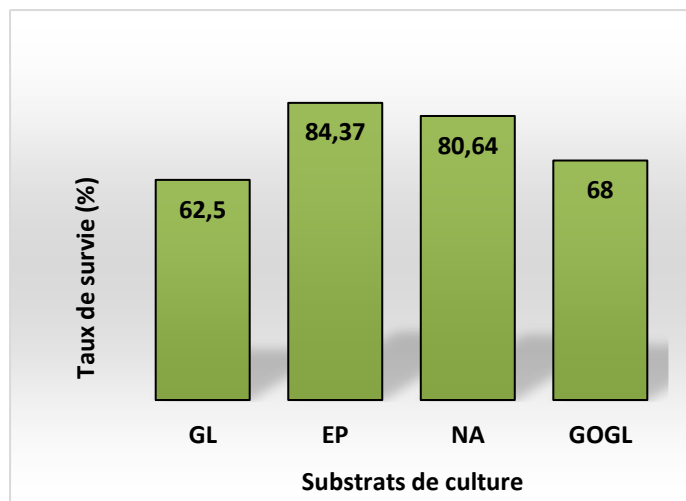


Figure 21 – Taux de survie (%) des semis du chêne liège en fonction des substrats de culture.



Figure 22 – Plants du chêne liège âgés de 2 mois élevés sur différents substrats de culture.

2.2 Discussion

Il a été noté une mortalité importante pendant la saison estivale. La survie des semis a été négativement affectée par la chaleur mais de manière démesurée en fonction de leur appartenance. En effet, les plants cultivés sur le EP et le NA s'avèrent les plus résistants à la chaleur avec un taux de survie important ($> 80\%$), 68% pour le GOGL, tandis que le GL accuse le taux de survie le plus faible ($62,5\%$). Selon Kahia *et al.* (2004), le taux de survie doit dépasser le seuil de 80% pour qu'il soit économiquement rentable.

3. Croissance des plants en fonction des substrats de culture

3.1 Présentation des résultats

Les données du Tableau 3 résument les effets du substrat sur les paramètres de croissance des semis de chêne liège.

3.1.1 Hauteur de la tige (H)

Globalement, le développement aérien moyen est élevé pour l'ensemble des traitements 47.47 ± 12.57 cm. L'analyse statistique concernant la hauteur, révèle au seuil de 5% des différences significatives entre les traitements ($F_{(3,16)} = 6.95$; $P = 0.003$).

L'application du test de Newman-Keuls (SNK) permet de compléter l'interprétation et de déterminer les groupes de moyennes homogènes. Effectivement, 2 groupes apparaissent : le premier correspond aux substrats NA et GOGL avec respectivement des hauteurs moyennes de 58.52 cm et 54.60 cm. Cette hauteur est admise comme étant une croissance élevée. Le deuxième groupe est représenté par les substrats EP et GL avec des hauteurs moins élevées de 39.08 cm et 37.66 cm. Il est important de mentionner que la meilleure longueur de tige (66.5 cm) est observée chez NA, tandis que la plus faible (25.6 cm) est rencontrée chez GL.

Il est évident que le développement aérien ne se limite pas uniquement à l'élongation de la tige. On observe aussi sur plus de 50% des plants, des ramifications latérales dont EP occupe le premier rang suivi de NA et GOGL qui sont proches. Le GL en revanche, ne présente pas de ramifications (Fig. 23a, Tab.3).

3.1.2 Diamètre au collet (D)

D'une manière générale, le développement radial des plants dans l'ensemble des traitements est relativement faible (3.52 ± 0.56) mm. Cependant, les mélanges EP, NA et GL semblent favoriser un meilleur développement radiale avec des diamètres moyens respectifs de 3.8 et 3.6 et 3.5 mm comparés, quoique de façon non significative ($F_{(3,16)} = 1.04$; NS), au mélange GOGL qui fournit le diamètre le plus faible de 3.2 mm (Fig. 23b, Tab.3). Concernant les diamètres individuels, les valeurs varient de 3 à 4.5 mm dans les différents traitements.

3.1.3 Rapport H/D

Les valeurs du rapport H/D varient de façon significative entre les différentes modalités ($F_{(3,16)} = 4.62$; $P = 0.016$). Contrairement au test de Newman-Keuls, le test de Fisher définit deux groupes homogènes soit le groupe A constitué de GOGL et NA avec respectivement (17.52, 16.57) et le groupe B renfermant GL et EP avec respectivement (10.85 et 10.74) (Fig. 23c, Tab.3).

3.1.4 Biomasse fraîche souterraine (BFS)

Le système racinaire est examiné par l'évaluation de sa matière fraîche et aussi la description de sa qualité c'est-à-dire son architecture. L'analyse de la variance fait ressortir des différences significatives entre les différents traitements ($F_{(3,16)} = 5.61$; $P = 0.008$). Le test de comparaison des moyennes distingue 3 groupes homogènes, le premier groupe correspond au substrat GL avec une biomasse assez élevée de 13.85 g suivi du second groupe, représenté par le substrat GOGL avec une biomasse assez satisfaisante de 12.38 g. Tandis que le 3^e groupe, réunit les substrats EP et NA avec des valeurs respectives 7.30 et 7.17 g qui sont significativement faibles comparativement aux deux premiers traitements (Fig. 23d, Tab.3). Les mesures individuelles de la biomasse racinaire fluctuent sur un intervalle large qui va de la valeur la plus faible (4.44g) enregistrée chez le EP jusqu'à la biomasse remarquable de 20.20 g enregistrée au niveau du substrat GL.

Il est à noter que, les systèmes racinaires qui présentent les meilleures biomasses sont caractérisés par un chevelu dense pourvu de nombreuses ramifications de racines fines.

3.1.5 Biomasse fraîche aérienne (BFA)

Les résultats concernant la BFA dont la moyenne pour l'ensemble des traitements est de $4.69 \text{ g} \pm 1.77$, présentent la même allure avec la croissance en hauteur avec quelques légères exceptions. En effet, le substrat NA donne la plus grande biomasse (6.46 g) comme pour la hauteur et forme avec EP et GOGL un groupe homogène. Ce dernier est significativement différent ($F_{(3,16)} = 9.01$; $P = 0.001$) du GL étant donné que la BFA qui le caractérise est la plus faible (2.63 g) de même que son hauteur (Fig. 23d, Tab.3).

3.1.6 Nombre de feuilles par plant (NF)

Le nombre de feuilles produites par plantule est variable et est en moyenne de 43.50 ± 20.60 . L'analyse statistique (Tab.3) révèle des différences significatives ($F_{(3,16)} = 3.81$; $P = 0.03$) selon la nature de l'aérateur. D'après le test SNK, les résultats sont parfaitement conformes avec les résultats de la biomasse fraîche aérienne (BFA). En effet, les meilleurs rendements sont enregistrés chez les plantules obtenues sur le substrat NA avec un nombre moyen de feuilles important de 60,20 et une valeur individuelle de 88 feuilles (la plus élevée). Quant aux substrats GOGL et EP, ils accusent 49.40 et 39.40 feuilles respectivement. Enfin, vient le GL avec 25 feuilles en moyenne et la plus faible valeur individuelle de 17 feuilles (Fig. 24a, Tab.3).

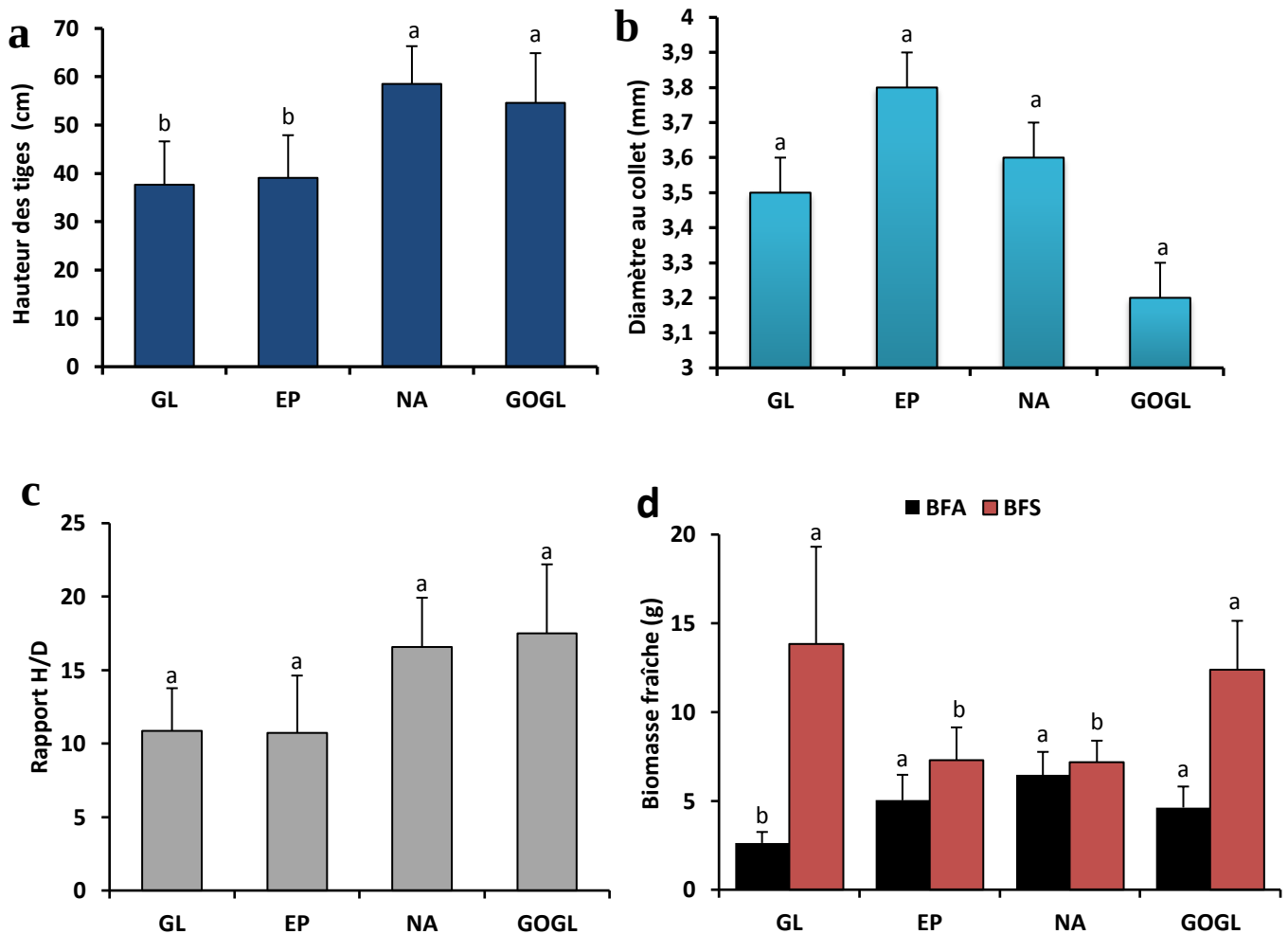


Figure 23 – Effets des substrats sur **(a)** la hauteur des tiges (cm), **(b)** le diamètre au collet (mm), **(c)** le rapport H/D et **(d)** la biomasse fraîche aérienne BFA et souterraine BFS des plants de chêne liège. Les barres représentent les valeurs moyennes $\pm$ l'écart-type. Les lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) selon le test de comparaison multiple de Newman-Keuls.

3.1.7 Teneur en chlorophylle

D'une manière globale et pour l'ensemble des traitements à l'exception du GOGL, les feuilles des plants de C. liège sont bien pourvues en chlorophylle avec une moyenne de 43.58 ± 5.51 unité spad.

L'ANOVA révèle (Tab.3) que les teneurs en chlorophylle des feuilles varient de manière significative entre les substrats de culture ($F_{(3,16)} = 11.35$; $P = 0.000$). Le test SNK classe les substrats en deux groupes homogènes, le groupe A renfermant les substrats EP, GL et NA avec des teneurs élevées et rapprochées de l'ordre de (47.39,

47.24 et 43.24) spad respectivement et le groupe B correspondant au substrat GOGL avec la plus faible teneur de 36.47 spad. Une valeur individuelle maximale (50.73) a été enregistrée chez le GL, et la plus faible (34.5) chez le GOGL (Fig. 24b, Tab.3).

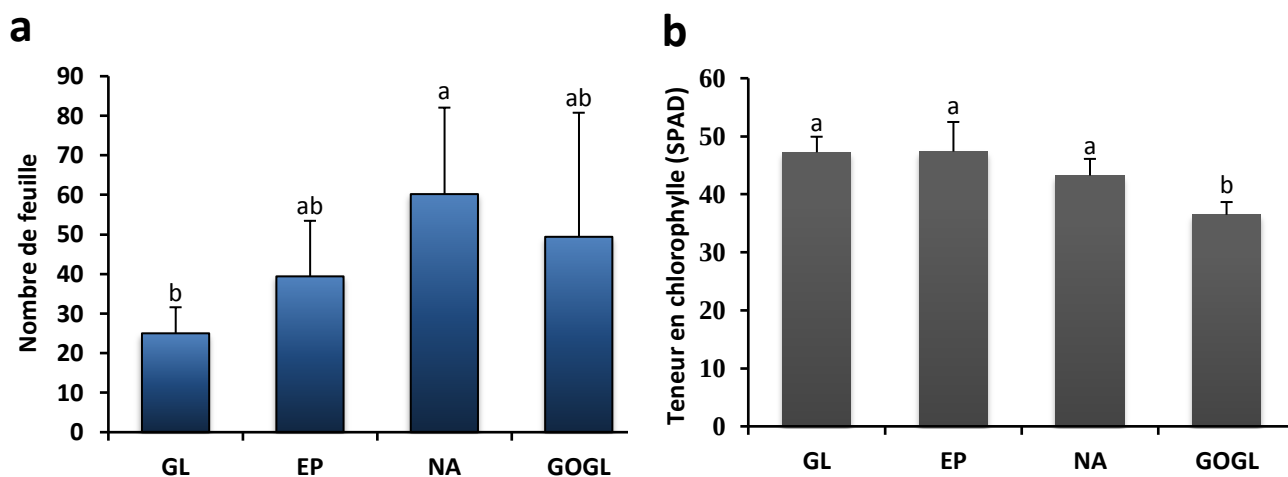


Figure 24 – Effets des substrats sur **(a)** le nombre de feuilles et **(b)** la teneur en chlorophylle (SPAD). Les barres représentent les valeurs moyennes $\pm$ l'écart-type. Les lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) selon le test de comparaison multiple de Newman–Keuls.

Tableau 3. Effet des différents substrats sur le développement des plants de chêne liège.

Substrat de culture	Hauteur moyenne/plant H (cm)	Diamètre moyen au collet D (mm)	rapport H/D	Biomasse fraîche souterraine BFS (g)	Biomasse fraîche Aérienne BFA (g)	Nombre de feuilles/plant (NF)	Chlorophylle (SPAD)
GL	37,66 ± 8,97 b	3,5 ± 0,35 a	10,85 ± 2,92 a	13,85 ± 5,46 a	2,63 ± 0,62 b	25,0 ± 6,59 b	47,24 ± 2.68 a
EP	39,08 ± 8,83 b	3,8 ± 0,75 a	10,74 ± 3,89 a	7,31 ± 1,84 b	5,04 ± 1,43 a	39,4 ± 14,04 ab	47,39 ± 5.09 a
NA	58,52 ± 7,81 a	3,6 ± 0,54 a	16,57 ± 3,36 a	7,17 ± 1,22 b	6,46 ± 1,30 a	60,2 ± 21,86 a	43,24 ± 2.87 a
GOGL	54,60 ± 10,30 a	3,2 ± 0,44 a	17,52 ± 4,68 a	12,39 ± 2,75a	4,63 ± 1,18 a	49,4 ± 21,37 ab	36,47 ± 2.20 b
Minimum	25.6	3	6.97	4.44	2.08	17	34.5
Maximum	66.5	4.5	21.66	20.2	7.69	88	50.73
Moyenne ± ET	47.47 ± 12.57	3.52 ± 0.55	13.92 ± 4.73	10.18 ± 4.28	4.69 ± 1.77	43.50 ± 20.60	43,58 ± 5.51
F de Fisher	6.95	1.04	4.62	5.61	9.01	3.81	11,345
Significativité (P)	0.003**	0.401 ^{NS}	0.016*	0.008**	0.001**	0.031*	0.000***

Pour chaque colonne, les valeurs moyennes suivies de lettres différentes indiquent que les valeurs se distinguent significativement ($P < 0,05$) selon le test de comparaison multiple de Newman-Keuls. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$), NS : non significatif ; ET : écart-type ; GL : Granulé de liège ; EP : Écorce de pin ; NA : Noyaux d'abricot ; GOGL : Grignons d'olive + Granulé de liège.

3.2 Discussion

L'humus forestier sous feuillus assure selon Kahia *et al.* (2004), les meilleures performances par rapport à l'humus forestier sous résineux pour tous les paramètres de croissance. Cela est lié aux propriétés de la litière décomposée sous le chêne liège favorables à la culture des plants. Cependant, l'humus forestier présente des performances moyennes en termes de porosité totale et du taux d'aération. Ce problème, peut être corrigé en ajoutant des éléments aérateurs dans les mélanges. Ainsi, l'analyse descriptive des paramètres d'appréciation de la qualité des semis nous incite à déterminer le ou les meilleurs aérateurs.

La forte croissance en hauteur des plants de C. liège s'explique probablement en partie par l'utilisation des WM de 400 cm³ de faible section (25cm²) occasionnant un effet de densité de semis comme le suggère Benseghir *et al.* (2006). Effectivement, plus le conteneur est petit, plus la densité des racines est forte, plus grande est la croissance des plants. Inversement, l'accroissement de la section du conteneur, qui détermine le nombre de plants au m², a une influence à contrario sur la hauteur des plants.

Toutefois, la croissance aérienne a été significativement la plus grande en ce qui concerne les substrats à base de noyaux d'abricot et de grignons d'olive. Ceci explique bien l'effet positif joué par ces matériaux marqués par un taux élevé en Azote, favorisant ainsi la croissance des plants en hauteur (Chouial *et al.*, 2004). Ces résultats sont en accord avec ceux de Chouial (2010) qui constate au cours d'essais sur le C. liège que la croissance en hauteur des plants est améliorée par un apport de grignons d'olive et augmente en fonction des proportions de ce dernier. De plus, les substrats NA et GOGL sont marqués par une bonne minéralisation (C/N) engendrée probablement par les apports en azote de ces matériaux. Par opposition, les semis de GL accusent de très faibles hauteurs de tiges, ceci serait très bien justifié par leur teneur initiale en azote qui est extrêmement faible et également par une minéralisation très lente qui provoque une forte immobilisation d'azote.

Si on se réfère aux normes dimensionnelles des plants forestiers établies en 1990 par la DERF (Direction de l'Espace Rural et de la Forêt) et qui imposent une hauteur du plant inférieure au double de la hauteur du conteneur, la grande majorité des plants sera marquée par un déséquilibre tige-racine se traduisant par un développement aérien excessif qui ne répond pas aux normes dimensionnelles. En revanche Balleux (2009), suggère qu'un plant trapu et à bon enracinement résiste mieux aux vents et semble de meilleure reprise, il limite cette norme à une hauteur maximale inférieure à quatre fois celle du conteneur pour les feuillus. Selon Boufares (2012) plus les tiges sont courtes, moins la plante dépense d'énergie pour acheminer les nutriments de la partie souterraine vers la partie apicale. L'énergie résiduelle peut ainsi être utilisée à d'autres fins. Une norme plus récente indique que la hauteur d'un plant de C. liège de 1 an maximum, conditionné en conteneur de 400 cm³, peut aller jusqu'à 60 cm (Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt [DRAAF], 2014).

D'autre part, le nombre de plants présentant des tiges latérales par traitement nous permet d'avoir une idée sur la qualité du substrat car le nombre de ramifications nous informe sur la qualité de la croissance de la plante

et de sa morphologie, l'importance et l'abondance de ce nombre permet aux plants de bien s'alimenter en eau et en sels minéraux (Chaumeton *et al.*, 2006). On estime ainsi que le EP suivi de NA et GOGL répondent les mieux à ces critères.

On estime par ailleurs, que les plants ont eu une elongation remarquable et ce au dépend du diamètre. En effet la norme indique un diamètre minimum du collet de 5 mm (DRAAF, 2014).

En outre, si on se réfère à Jaenicke (2006) qui définit le rapport H/D comme étant le quotient de robustesse, on déduit que les meilleurs rapports H/D sont obtenus avec les substrats EP et GL (10,74 et 10,85) étant donné que la croissance en hauteur est plus faible et le diamètre est plus fort. Toutefois, ces rapports H/D restent élevés, puisque d'après le même auteur, un quotient de robustesse supérieur à 6 n'est pas souhaitable, tandis que Birchler *et al.* (1998) estiment qu'un quotient moins de 10 est la norme recommandée. Un petit quotient indique un plant robuste avec des chances de survie plus élevées, surtout sur des terrains arides.

Quant à la biomasse fraîche racinaire, l'analyse statistique fait apparaître en particulier l'effet positif qu'exerce le granulé de liège et à un moindre degré le granulé de liège en mélange avec les grignons d'olive sur le développement de la partie souterraine de la plante. Ceci peut être lié à leur composition commune en granulé de liège. Compte tenu de la porosité totale du sol Brabtia (41 %), ce matériau (le granulé de liège) semble optimiser la croissance racinaire via l'amélioration de la porosité du sol par sa bonne granulométrie. Assurément, les résultats de la porosité totale sont en parfait accord avec ceux de la BFS et correspondent à 88.8 % pour le substrat GL et 70.3 % pour le GOGL. Il existe une corrélation évidente entre la production de biomasse racinaire et la proportion du granulé du liège. Ce résultat corrobore celui de Chouial *et al.* (2004) et Chouial (2010) selon lesquels il existe une relation étroite entre la porosité totale et la qualité du système racinaire. En effet, les substrats à bonne porosité offrent toujours des plants avec un bon système racinaire. Le GOGL favorise alors la croissance en hauteur par la présence des grignons d'olive très riches en azote et la croissance racinaire de par sa contenance en granulé de liège.

Un autre aspect mérite d'être signalé est celui du ratio C/N qui reflète le degré de minéralisation et par conséquent donne une idée sur l'évolution de la structure du substrat pendant la durée de culture. Contrairement au GL, le GOGL se caractérise par la plus forte minéralisation (C/N = 6.5), plus cette minéralisation est forte plus vite est perdue la porosité. La structure du substrat change en raison de la décomposition des particules réduisant la macroporosité du substrat.

Le niveau de fertilité minérale dans les sols ou substrats de culture peut également affecter la croissance et le développement des systèmes racinaires (Boukcim, 1999 ; Boukcim *et al.*, In press).

La production de feuilles a été considérable, essentiellement pour le substrat NA et GOGL. Là encore, on peut l'expliquer par leur faculté à mettre une bonne quantité d'azote à la disposition des plants. Ceci, peut traduire l'efficacité de ces substrats. L'estimation du nombre des feuilles est un bon indicateur des capacités assimilatrices de la plante et de sa production en biomasse grâce à la photosynthèse (Fischesser et Dupuitate, 1996). Selon Zitouni (2004) cité par Bouchaour-Djabeur et Merabet (2015), le nombre de feuilles indique la

détermination du meilleur rétenteur, la meilleure proportion et le meilleur aérateur permettant de sélectionner le ou les meilleurs substrats.

Enfin, la teneur en chlorophylle est un indicateur de bonne santé des plantes et est utilisée pour l'optimisation de la fertilisation par l'azote car des recherches démontrent une forte corrélation entre les mesures SPAD et la teneur en azote dans les feuilles (Blackmer et Schepers, 1994 ; Scharf, 2001) puisque l'azote est une partie de la chlorophylle, et joue selon Paiement (2011), un rôle important dans le cycle de la photosynthèse, il favorise le développement de la chlorophylle. Ainsi en mesurant cette dernière, nous mesurons le potentiel photosynthétique des plants et de façon indirecte la quantité d'azote dans la plante. Les valeurs classiquement retrouvées se situent entre 0 et 50 (unités SPAD) (Benmati, 2014).

Tahri *et al.* (1997) cités par (Benmati, 2014) affirment que le stress hydrique provoque l'augmentation de la proline foliaire ; parallèlement, une baisse dans les teneurs en pigments chlorophylliens totaux (chlorophylles a et b) est enregistrée. Ceci nous mène à croire que les plantes carencées en chlorophylle telles que celles du GOGL souffraient d'un stress hydrique probablement dû à un manque de rétention d'eau.

4. Mycorhization des plants du chêne liège en fonction des substrats de culture

4.1 Présentation des résultats

4.1.1 Taux de mycorhization (M%)

L'observation stéréoscopique et l'estimation du taux de mycorhization montrent qu'indépendamment de la nature du substrat de culture, tous les plants du C. liège présentent des systèmes racinaires naturellement colonisés par les CEMs. L'intensité de mycorhization moyenne est de (M%) = 52.85 ± 16.03 . Néanmoins, l'analyse de l'ANOVA montre que la nature du substrat n'a pas eu d'effet significatif sur le taux de mycorhization (M%) des racines ($F_{(3,16)} = 2.26$; NS). Il en ressort pourtant, grâce au test de comparaison multiple de Fisher, 3 groupes homogènes. En effet, le M% des plants est plus important au niveau du substrat GL (M% = 63,55 %) sans toutefois être significativement différent des autres substrats EP (M% = 55,53), NA (M% = 52,45) et le substrat GOGL qui accuse le M% le plus faible avec 39,86 % (Fig. 25a).

La valeur de mycorhization la plus élevée (85,26 %) est observée sur un sujet du substrat EP, tandis que la plus faible (32,02 %) est observée avec le GOGL.

4.1.2 Richesse spécifique moyenne

Concernant la richesse spécifique moyenne par plant (moyenne du nombre de morphotype d'ECM / plant) (Fig. 25b), l'analyse de la variance révèle des différences hautement significatives ($F_{(3,16)} = 10.53$; $P = 0,000***$) entre les substrats de cultures. En outre, le test de Newman-Keuls identifie 4 groupes homogènes de substrats. La richesse morphotypique moyenne/plant enregistrée au niveau du substrat GL était

significativement la plus élevée, nous avons observé la présence de 6.6 espèces en moyenne qui partagent le système racinaire du même plant, suivi des autres substrats GOGL, EP et NA avec respectivement (4.6, 3.4 et 2.4).

4.1.3 Richesse spécifique globale de la communauté ECM en fonction des substrats

Les résultats de la richesse spécifique moyenne / plant sont en conformité avec ceux de la richesse spécifique globale de chaque substrats (nombre total de morphotype / traitement), en particulier pour le GL et le GOGL. Effectivement, au cours de l'examen des systèmes racinaires, 14 morphotypes ont pu être décelés, répartis différemment sur les quatre traitements (Fig. 25c). Le substrat GL marqué par la plus grande richesse spécifique globale, il permet l'expression de 11 espèces fongiques, on note une réduction de cette richesse au niveau du GOGL qui est représentée par 9 espèces fongiques, tandis qu'avec les traitements NA et EP, ce nombre est respectivement de 6 et 5 morphotypes d'ECM seulement.

4.1.4 Répartition des morphotypes ECM en fonction des substrats de culture

La diversité morphotypique ECM observée dans les différents substrats est présentée dans le tableau 4. Son interprétation, permet de distinguer des morphotypes cosmopolites rencontrés dans tous les substrats et dont la présence ne caractérisent aucun d'entre eux, c'est le cas des ECM 1 (*Ceococcum geophilum* Fr.), ECM 2 et ECM 6. Il existe également des espèces d'une moindre répartition (répandues sur 3 substrats et d'autres sur 2 uniquement). Par ailleurs, la présence d'espèces spécifiques à des substrats particuliers a pu être soulignée tel que les morphotypes des ECM 4 et 10 qui sont exclusivement présents dans le GL, l'ECM 9 qui est propre au NA, quant au GOGL est caractérisé par la présence des ECM 8 et ECM 12.

4.1.5 Les ectomycorhizes du chêne liège élevé sur les différents substrats de culture

La description de chaque morphotype ECM décelé dans la présente expérimentation (de 1 à 14) est présentée avec les résultats du deuxième essai de cette thèse (Chap.2, section 5) en complément de la description des morphotypes obtenues dans la recherche sur les communautés ectomycorhiziennes.

4.1.6 Corrélation entre les paramètres d'appréciation des plants

Comme illustré dans le tableau 5, le coefficient de corrélation de Pearson, calculé entre les différents paramètres d'appréciation de la qualité du plant, met en évidence une forte corrélation positive statistiquement significative entre la richesse spécifique ECM moyenne /plant et la BFS ($r = 0.765$; $p <$

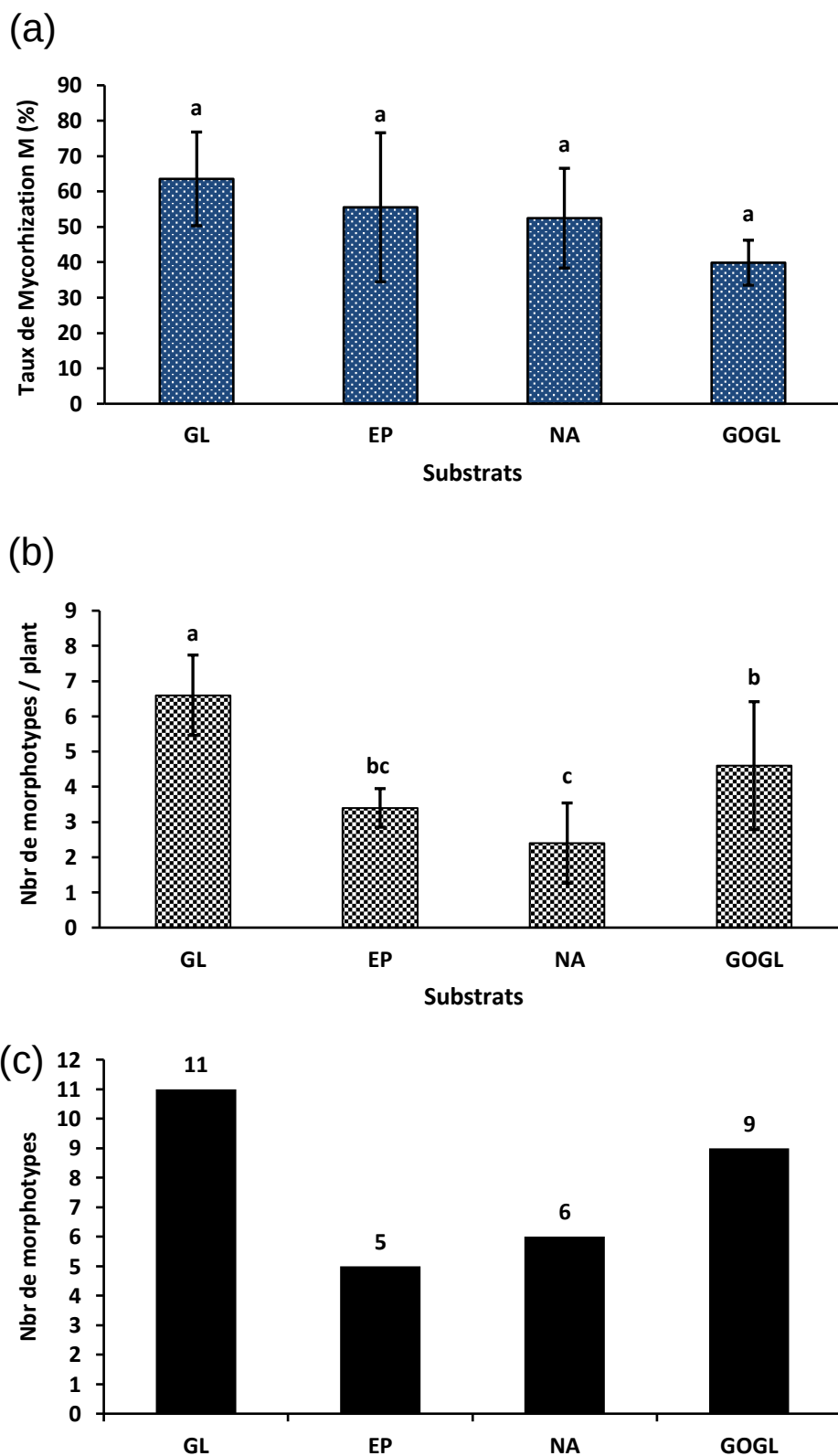


Figure 25 – Effets des substrats sur (a) le taux de mycorhization M (%), (b) la richesse spécifique moyenne / plant de *C. liège* et (c) la richesse spécifique globale / substrat. Les barres représentent les valeurs moyennes $\pm$ l'écart-type. Les lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) selon le test de comparaison multiple de Newman-Keuls.

0.612 ; $p = 0.004$). D'autre part le Nbr_{ECM}/ plant et la BFA sont inversement corrélés ($r = -0.539$; $p = 0.014$), il en est de même pour la H et la chlorophylle ($r = -0.516$; $p = 0.020$).

On observe, par ailleurs, que le coefficient de Pearson ne fait ressortir aucune corrélation entre le M% et les paramètres de croissance, sauf qu'à vue d'œil, le M% et la teneur en chlorophylle varient dans le même sens à travers les substrats.

Tableau 4. Répartition des morphotypes ECM en fonction des différents substrats de culture.

(+) présent, (-) absent

Morphotypes d'ectomycorhizes	Substrats de culture			
	GL	EP	NA	GOGL
ECM 1	+	+	+	+
ECM 2	+	+	+	+
ECM 3	+	-	+	-
ECM 4	+	-	-	-
ECM 5	+	-	-	+
ECM 6	+	+	+	+
ECM 7	+	+	-	+
ECM 8	-	-	-	+
ECM 9	-	-	+	-
ECM 10	+	-	-	-
ECM 11	+	-	+	-
ECM 12	-	-	-	+
ECM 13	+	-	-	+
ECM 14	+	+	-	+

Tableau 5. Matrice des corrélations des paramètres d'appréciation de la qualité des plants.

Variables	M (%)	Nbr (ECM)/plant	H (cm)	D (mm)	H/D	BFS (g)	BFA (g)	NF	Chloro.
M (%)	1								
Nbr (ECM)/plant	0,269	1							
H (cm)	-0,025	-0,376	1						
D (mm)	0,014	0,018	-0,295	1					
H/D	-0,030	-0,303	0,903***	-0,658**	1				
BFS (g)	0,300	0,765 ***	-0,136	0,092	-0,151	1			
BFA (g)	-0,030	-0,539 *	0,682**	0,128	0,496*	-0,357	1		
NF	-0,079	-0,326	0,612**	-0,117	0,583**	-0,166	0,750***	1	
Chlorophylle	0,236	0,008	-0,516*	0,401	-0,595**	-0,222	-0,185	-0,390	1

Les valeurs en gras (r) sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha = 0,05$

NF : nombre de feuille, Chloro. : chlorophylle. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

4.2 Discussion

4.2.1 Statut mycorhizien des plants du chêne liège en fonction des substrats de culture

Le taux moyen de mycorhization M % pour l'ensemble des traitements est acceptable (52.85 %), il en est de même pour la richesse spécifique globale qui est estimée à 14 morphotypes. Ceci montre que le sol forestier utilisé (non stérilisé) en mélange avec les différents aérateurs contiendrait des souches de CEMs d'infectivité suffisante.

D'une manière générale, des différences assez importantes ont été enregistrées au niveau des statuts mycorhiziens des plants issus des différents substrats, et ce, malgré l'introduction du même inoculum (sol forestier non stérile homogène) dans la confection de ces mélanges. Effectivement, le GL semble avoir le dessus en favorisant la meilleure mycorhization, la meilleure richesse spécifique moyenne/plant et la plus grande richesse spécifique globale (nombre total de morphotype / traitement) qui résulte assurément de l'interaction symbiotique avec une large gamme de CEMs. On ne peut expliquer cela, sans toutefois faire référence à la porosité, processus de la minéralisation de ce substrat et à la densité racinaire de ces plants (cf. prochaine section 4.2.3 i). Le GOGL, même s'il est bien classé en termes de richesse morphotypique globale et moyenne /plant, il enregistre pourtant le plus faible M%, cela serait lié à la bonne minéralisation de la matière organique qui le caractérise et qui implique une bonne nutrition en azote. Les EP et NA, quant à eux, occupent les dernières positions concernant la richesse globale et la richesse moyenne /plant et une position intermédiaire du M% avec des valeurs quasi équivalentes. Nous signalons de ce fait, une relation négative flagrante entre les niveaux de colonisation (M%) et l'intensité de minéralisation. En effet, les plants les plus colonisés appartiennent aux substrats présentant les plus faibles minéralisations et donc les moins pourvus en N. Autrement dit, plus la minéralisation augmente plus la colonisation mycorhizienne baisse, cela signifie que la plante dépend de moins en moins des symbiotes fongiques (cf. prochaine section 4.2.1.1).

L'effet positif qu'exerce la porosité totale des substrats sur la richesse fongique spécifique moyenne par plant et même globale par traitement nous permet de déduire que plus la porosité est élevée plus nombreuses seront les espèces fongiques colonisatrices de chaque plant. En effet, l'accessibilité de l'oxygène améliore l'activité microbienne et le développement des racines, siège de la mycorhize. Ces constats peuvent justifier l'importance de la richesse spécifique moyenne/plant et globale/traitement atteinte au niveau des substrats GL et GOGL.

4.2.1.1 Mycorhization des plants et statut nutritionnel des substrats

Pour tenter d'expliquer ces résultats et les variabilités qui existent entre les différents traitements, il est impératif d'évoquer l'effet des propriétés chimiques du substrat en particulier sa teneur en NPK sur l'état mycorhizien des semis.

Selon la littérature, la mycorhization est fonction de plusieurs facteurs. La concentration des substrats en éléments minéraux peut être un facteur limitant l'établissement de la mycorhization et le développement des champignons mycorhiziens.

Il semblerait d'une manière générale que les concentrations suffisantes (médiocres à normales, 179.6 ppm en moyenne) en P ont eu un effet réprimant, et ont affecté négativement la colonisation des plants même si on estime que cette dernière a été moyenne pour le substrat GL. Amijee *et al.* (1989) confirment qu'à une concentration en P de 50 ppm, la colonisation par les mycorhizes est maximale, alors qu'elle est réduite si l'on double cette concentration. On pense d'ailleurs, qu'il est possible que la très faible teneur en azote N (0.004 %) qui distingue ce substrat (GL) et qui serait liée en partie à sa faible minéralisation (forte immobilisation d'azote) a réduit l'effet inhibiteur de sa concentration normale en P et est par conséquent à l'origine de la meilleure colonisation et la plus grande richesse des CEMs associés à ses racines aussi bien au niveau du plant que du traitement, les champignons présents sont probablement sollicités pour améliorer l'alimentation des plants en azote. Par ailleurs, les niveaux de N sont considérablement plus élevés au niveau des autres substrats surtout en ce qui concerne le GOGL et le NA (Tab.2). On pense que cette augmentation combinée aux concentrations assez suffisantes ou légèrement médiocres de phosphore (P_2O_5) et très élevées de potassium (K_2O) aurait eu un effet négatif sur la mycorhization et aurait réduit la dépendance des plants aux mycorhises.

Selon nombreux auteurs, le niveau de fertilité minérale ou organique dans le sol ou le substrat de culture, a un effet majeur dans l'établissement de la mycorhization des plants. Cet effet se traduit généralement par une baisse du degré de colonisation des racines par le champignon ectomycorhizien à des niveaux de fertilité élevée ou en quantité suffisante, notamment en azote (N) et en phosphore (P) (Conjeaud, 1996 ; Wallander et Nylund, 1992 ; Boukcim et Mousain, 2001 ; Diaz *et al.*, 2010 ; Cripps et Grimme, 2011 ; Pierart, 2012 ; Loneragan et Cripps, 2013 ; Tanguay, 2014 ; Wipf In Waligora, 2016).

4.2.1.2 Répartition des ECM en fonction des substrats de culture

Les 14 ectomycorhizes décelées sont différemment distribuées sur les quatre traitements. Ceci témoigne d'une hétérogénéité comportementale (et/ou fonctionnelle) des souches fongiques vis-à-vis des substrats, en particulier vis-à-vis de leur statut nutritionnel. En effet, des études ont montré que certains taxons ECM ont des préférences distinctes envers la teneur en humidité du sol (Agerer, 2006), l'azote (Lilleskov *et al.*, 2002b ; Courty *et al.*, 2010, Lilleskov *et al.*, 2011), le phosphore (Twieg *et al.*, 2009; Cairney, 2011), le pH (Grebenc *et al.*, 2009 ; Ishida *et al.*, 2009, Suz *et al.*, 2014) et même pour les facteurs biotiques à savoir l'affinité avec certaines espèces d'arbres (Tedersoo *et al.*, 2008 ; O'Hanlon et Harrington 2012a ; Lamit *et al.*, 2016), la compétition interspécifique d'ECM (Kennedy, 2010 ; Koide *et al.*, 2011 ; O'Hanlon, 2012 ; Benucci *et al.*, 2013).

Cela est très bien illustré par des champignons comme *Cenococcum geophilum* Fr. (CEM 1) dont la présence en abondance est, selon Tomás (1999), associée au dépérissement des arbres. Beddiar *et al.* (2013) associent son omniprésence chez la plupart des espèces forestières aux conditions environnementales difficiles de la forêt méditerranéenne. Peter *et al.* (2016), Jany *et al.* (2002) et Jany (2002) confirment le rôle bénéfique de *C. geophilum* sur son hôte lors des périodes de forte sécheresse. Tandis que la grande diversité d'espèces mycorhiziennes est un indicateur de santé des arbres (Machado et Santos, 2002).

Une explication également pertinente suppose que les différents matériaux aérateurs ajoutés au sol de Brabtia ont augmenté les chances d'apparition de certains morphotypes par la modification de certaines propriétés physico-chimiques du substrat notamment une amélioration de la porosité. Le substrat GOGL par exemple provoque la manifestation exclusive de l'ECM 12 et 8, le substrat GL entraîne l'apparition des ECM 4 et 6 etc.

4.2.2 Corrélation entre le statut mycorhizien et les paramètres de croissance

Les résultats de la corrélation entre le taux de mycorhization et les différents paramètres de croissance en particulier la hauteur et la biomasse aérienne des plants ne sont pas en accord avec ceux obtenus par Grunwald *et al.* (2009) et beaucoup d'autres qui estiment que l'interaction peut favoriser la production de biomasse. Cependant ils sont cohérents avec ceux de Pierart (2012) en ce qui concerne l'absence de corrélation entre le M% et la stimulation de croissance du moins au stade juvénile.

Quant à la forte liaison qui existe entre la richesse moyenne de morphotypes / plant et la biomasse fraîche de ses racines, elle a bien été appuyée par d'autres notamment par Cárdenas (2010), qui suggère que la diversité de mycorhization naturelle offre aux plantes une capacité supérieure à exploiter de l'azote ainsi que d'autres ressources, pouvant améliorer ainsi leur productivité végétale et l'absorption des nutriments (Van Der Heijden *et al.*, 1998 ; Jonsson *et al.*, 2001 ; Baxter et Dighton, 2001, 2005). Jonsson *et al.* (2001) ont constaté dans une étude, que *Betula pendula* produisait davantage de biomasse lorsqu'il était inoculé avec huit espèces d'ectomycorhizes par rapport aux plantes inoculées avec une seule espèce dans des conditions de faible fertilité. D'un autre côté, Suz *et al.* (2014) ont constaté que la richesse des mycorhizes augmente proportionnellement à l'augmentation de la densité des racines.

4.2.3 Statut mycorhizien et stimulation de la croissance racinaire

Les plants de GL et à un degré moindre de GOGL présentent les meilleurs systèmes racinaires. Ces résultats peuvent être attribuables à plusieurs raisons et mènent à formuler deux hypothèses :

i) Il s'agit probablement, tel que évoqué précédemment, de l'effet des propriétés physiques (porosité du granulé de liège ; section 3.2, p. 74, § 4) ou chimiques (statut nutritionnel) du substrat sur la croissance racinaire car, en ce qui concerne ce dernier point, des conditions de carence en élément minéraux notamment en phosphore et en azote, incitent les plantes à favoriser le développement racinaire au détriment des parties

aériennes (Améziane *et al.*, 1995 ; Poorter *et al.*, 1995) augmentant ainsi les possibilités de colonisation mycorhizienne pour améliorer l'acquisition d'éléments minéraux.

Il existe une relation étroite entre le développement racinaire, la disponibilité en éléments minéraux ainsi que l'ectomycorhization naturelle. Cette relation est concrétisée par la production de phytohormones. En effet, il a été rapporté que certains CEMs libèrent des phytohormones particulièrement l'auxine. Nombreuses études dont Karabaghli *et al.* (1997), Gamalero *et al.* (2004), Olah *et al.* (2005) et Gutjahr *et al.* (2009) attestent l'effet de la symbiose ECM sur l'hyper-ramification des systèmes racinaires. Cet effet se traduit par la production de l'auxine fongique, vraisemblablement en interaction avec d'autres signaux. Autrement dit, l'auxine fongique stimule l'activité rhizogène de la plante et augmenterait ainsi le nombre de sites potentiels de colonisation et favoriserait ainsi l'établissement de l'association symbiotique (Karabaghli *et al.*, 1997). D'ailleurs, il a été démontré que la production et l'exsudation d'auxine est régulée négativement par l'augmentation de la teneur en azote dans le milieu de culture et ceci provoquerait la disparition des mycorhizes pré-existantes tout en inhibant la formation de nouvelles mycorhizes (Slankis, 1973 ; Karabaghli *et al.*, 1997).

Inversement, la carence en éléments nutritifs favorise la production de ces hormones végétales et ainsi, la plante favorise non seulement la mise en place de l'interaction mycorhizienne mais elle favorise également le développement des racines latérales et de poils absorbants ce qui permet un meilleur accès aux potentielles ressources nutritives du sol et ceci en inhibant la ramification des parties aériennes (Balzergue, 2012).

Cárdenas (2010) pense sur la base de résultats similaires, que cette situation indiquerait que les plantes développent certainement plus leurs racines fines (compartiment d'acquisition des ressources souterraines) en présence des ressources difficiles à accéder comme une réponse physiologique à la carence de ces ressources.

Ceci peut être vraie pour les plants de GL carencés en N et présentant le meilleur M% et qui ont atteint des gains importants en biomasses racinaires. Mais, ne s'applique pas forcément sur le GOGL qui, même s'il est carencé en P, est plus pourvu en azote et dont les plants sont les moins mycorhizés et avec des hauteurs de tiges élevées.

ii) Les substrats GL et GOGL permettent la manifestation en abondance de *Cenococcum géophilum* Fr. qui reflète selon Machado et Santos (2002) un état de dépérissement et selon Jany (2002) et Peter *et al.* (2016) un stress hydrique. Ces conditions limitantes peuvent stimuler le développement racinaire pour mieux acquérir de l'eau en contractant des associations symbiotiques avec *C. géophilum*. Ce phénomène s'explique par la libération des régulateurs de croissance (dont l'auxine et l'acide jasmonique) par les champignons dans le système racinaire du plant-hôte. Ces phytohormones favorisent le transfert des sucres vers le champignon et influencent la forme et le développement racinaire, en modifiant l'élongation, la branchaison, le développement des poils racinaires et la subérisation (Paiement, 2011). De même, Baxter et Dighton (2001) ont montré qu'une plus grande diversité ECM (c'est le cas du GL et GOGL), plutôt que l'intensité de la colonisation ou la composition ECM, augmentait la biomasse des racines mycorhiziées des plantules de *Betula populifolia* aux dépens de la biomasse des pousses.

4.2.4 Statut mycorhizien et croissance des plants en hauteur

A l'exception des autres substrats, les plants de GL ne présentent pas de ramification des tiges et produisent un nombre réduit de feuilles. Or, le contrôle de la ramification des plantes (l'architecture des plants) est assuré par les strigolactones. En effet, elles assurent le rôle de signal inhibiteur en migrant dans la tige vers les bourgeons axillaires les empêchant ainsi de grandir (De Saint-Germain, 2014 ; De Saint Germain *et al.*, 2016).

Il semblerait logique, d'attribuer cette inhibition de ramification des plants du GL à une forte concentration en strigolactones (induites par la forte carence en N), et ce, en faveur d'un bon développement racinaire et une bonne colonisation mycorhizienne en vue de mieux explorer le milieu.

Malgré le faible taux de mycorhization au niveau du GOGL, et à un degré moindre le NA, les résultats relatifs à la biomasse aérienne produite (hauteur de la tige et nombre de feuilles) montrent qu'elle est importante. Il est possible comme l'a suggéré Cárdenas (2010) que les plants ont plutôt investi sur la croissance en hauteur et les feuilles vertes nécessaires pour augmenter les niveaux de photosynthèse. Cárdenas (2010) indique que cette stratégie est favorable aux symbiotes fongiques, car l'augmentation de l'activité photosynthétique implique une augmentation de la production des produits carbonés indispensables pour la survie des champignons ECM associés (Finlay, 2005).

Chapitre 2 : Les communautés ectomycorhiziennes associées au Chêne liège dans diverses stations du Nord-Est algérien

À titre de rappel, cet essai est orienté vers le piégeage des communautés de champignons ectomycorhiziens présentes dans des sols provenant de quatre stations différentes du Nord-est algérien qui sont susceptibles de s'associer au chêne liège au stade pépinière. Il s'agit d'analyser la réponse des plants en termes de croissance et de fonctionnalité ectomycorhizienne dans chacun des quatre sols d'étude. Les sols en question proviennent des stations de Seraïdi (Annaba), El-Aouana (Jijel), Mechroha (Souk-Ahras) et Bougous (El-Tarf).

1. Caractéristiques physico-chimiques des sols forestiers

1.1 Présentation des résultats

Les résultats de l'analyse physico-chimique des sols forestiers sont illustrés dans le tableau n° 6.

1.1.1 Le pH

Les sols de Seraïdi et Mechrouha sont neutres avec les pH les plus élevés de 6.93, 6.73 respectivement. Quant aux autres sols d'El-Aouana (6.1) et Bougous (6.08), ils sont faiblement acides.

1.1.2 La conductivité électrique

Les quatre sols sont caractérisés par une bonne CE qui va de 0.1 à Bougous à 0.47 mS/cm à El-Aouana.

1.1.3 Les bases échangeables

Il apparaît que les teneurs en Ca^{2+} sont variables d'un sol à un autre, le sol de Mechroha présente la plus grande teneur de 19.61 méq/100g suivi du sol de Seraïdi avec 10.68 méq/100g, viennent ensuite les sols d'El-Aouana et Bougous avec des teneurs moins importantes qui sont de 8.91 et 6.24 méq/100g respectivement.

Les teneurs en K_2O sont importantes et très rapprochées avec des écarts négligeables et sont comprises entre 740 et 880 ppm.

1.1.4 Le phosphore

Les teneurs en phosphore sont très faibles pour tous les sols. Le sol d'El-Aouana présente la plus faible teneur en P_2O_5 (69.8), et Seraïdi la plus élevée 109.3 ppm.

1.1.5 L'azote total

Les sols forestiers d'El-Aouana, de Seraïdi et de Bougous sont marqués par une teneur très faible en azote également qui va d'environ 0.02 % à Seraïdi, 0.03 % à Bougous jusqu'à 0.04 % à El-Aouana. Quoique faible (0.056%) la teneur en azote du sol de Mechroha s'avère la meilleure.

1.1.6 La matière organique

Les sols forestiers semblent très pauvre en M.O, le sol de Mechroha détient le meilleur taux de 1.06 %, le sol d'El-Aouana et de Bougous présentent 0.7 et 0.6 % de M.O respectivement, le taux le plus faible est observé dans le sol de Seraïdi 0.3 %.

1.1.7 Le rapport C/N

Tous les sols forestiers présentent des rapports C/N faibles. Effectivement le maximum est atteint au niveau du sol de Mechroha (11.02) suivi de celui de Bougous (10.98), puis d'El-Aouana (9.98) et enfin du sol Seraïdi (9.74).

1.1.8 La texture

L'analyse physique révèle que les sols des quatre stations sont caractérisés par une texture sableuse.

1.1.9 La porosité totale et la densité apparente

Tous les sols forestiers se caractérisent par des porosités faibles et des densités apparentes assez élevées. Le sol d'El-Aouana figure en tête avec la densité la plus forte et par conséquent la porosité la plus faible (1.93 g/cm³ ; 38.24 %), suivent les sols de Seraïdi (1.75 g/cm³ ; 40.48 %), de Mechroha (1.85 g/cm³ ; 44.45 %) et enfin le sol de Bougous (1.73 g/cm³ ; 48.05 %).

1.1.10 Le calcaire total et le calcaire actif

Les sols sont modérément calcaires selon la norme. Pour ce qui est du calcaire actif, le sol d'El-Aouana présente un taux faible de 3.75 % (pouvoir chlorosant faible), les sols de Séraïdi et de Bougous se caractérisent par des taux de calcaire actif élevés qui sont de 11.75 et 11.75 % respectivement. le calcaire actif de Mechroha est assez élevé de 8.38 %.

Tableau 6. Caractéristiques physico-chimiques des sols forestiers.

Paramètres	Sols forestiers			
	El-Aouana	Séraïdi	Mechroha	Bougous
pH	6.10	6.93	6.73	6.08
Conductivité électrique CE mS/cm	0.47	0.43	0.43	0.1
Matière organique MO %	0.686	0.316	1.057	0.635
Carbone total C %	0.399	0.184	0.615	0.369
Azote Total N (Kjeldahl) %	0.04	0.0189	0.0558	0.0336
Le Rapport C/N	9.98	9.74	11.02	10.98
Densité apparente Da g/cm ³	1.93	1.75	1.85	1.73
Porosité totale P %	38.24	40.48	44.45	48.05
Phosphore (P ₂ O ₅) mg/kg	69.8	109.3	99.7	88
Potassium échangeable (K ₂ O) mg/kg	800	820	880	740
Calcium (Ca ²⁺) méq/100g	8.91	10.68	19.61	6.24
Calcaire total CaCo ₃ %	22.55	22.87	23.35	22.75
Calcaire actif %	3.75	11.75	8.38	11.75
Texture	sableuse	sableuse	sableuse	sableuse

1.2 Discussion

Les résultats ont permis de constater les faits suivants :

- **Le pH**, les quatre sols d'étude sont neutres ou proches de la neutralité. selon Callot *et al.* (1982), c'est avec un pH voisin de la neutralité que l'on a le maximum d'éléments disponibles. C'est un pH favorable à la culture hors-sol, car il contribue à une bonne activité biologique. (cf. chap. 1 section 1.2 p. 63).
- **La conductivité électrique**, elle est faible dans tous les sols et surtout à Bougous, elle indique des sols non salins donc une faible quantité d'ions en solution, ce qui est bénéfique pour la plante.
- **La matière organique, le carbone et l'azote total**, les teneurs en ces éléments sont très faibles pour tous les sols. Mechroha, cependant, présente les meilleures teneurs (MO%=1.06%, N%= 0.06%). La disponibilité de l'azote total dépend de la quantité et de la qualité de la matière organique du sol.
- **Le rapport C/N**, les quatre sols d'étude présentent des rapports compris entre 9.7 et 11 qui indiquent une minéralisation rapide de la matière organique. Celle-ci reflète la capacité des sols à libérer de l'azote minéral assimilable. Selon Hamel *et al.* (1996), 1kg d'azote (N) est consommé par les micro-organismes pour décomposer 30 kg de carbone (C). Selon eux, le rapport C/N d'un substrat devrait être inférieur à 25. (cf. chap. section 1.2 p. 65).

- Les teneurs en Ca^{2+} et en K_2O , elles sont très importantes chez tous les sols forestiers. Ceci permet une bonne nutrition des plantes, Selon Trichet *et al.* (1999) le potassium et le calcium sont des éléments fortement mobilisés pour la production ligneuse. Les concentrations en phosphore sont faibles pour tous les sols.

- La porosité est faible pour tous les sols (cf. chap.1 section 1.2 p. 66).

2. Taux de survie des semis

2.1 Présentation des résultats

Les sols forestiers de Séraïdi et Bougous présentent les taux de survie les plus importants avec 90.9 % et 90.62 % respectivement suivis des taux faibles enregistrés avec les sols de Mechroha (57 %) et El-Aouana (56 %) (Fig. 26).

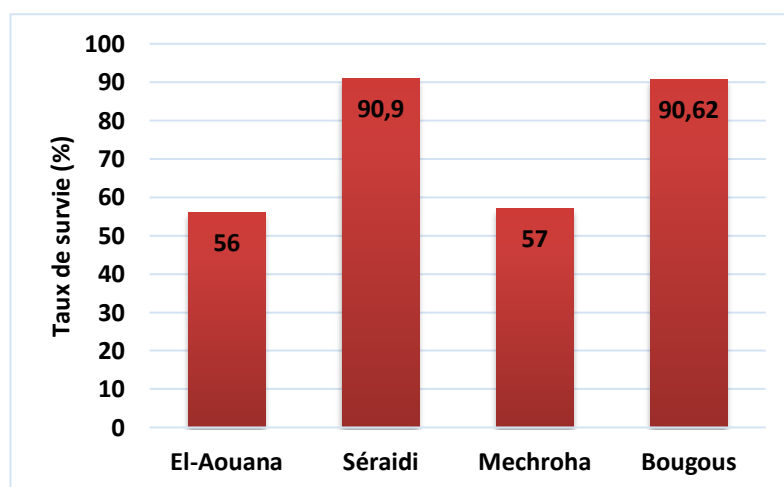


Figure 26 – Le taux de survie des plants du C. liège en fonction des provenances du sol.

2.2 Discussion

Étant donné que l'irrigation ait été pratiquée de la même manière avec les mêmes quantités d'eau, il a été constaté les mêmes observations que celles notées dans le cas de la précédente étude, une importante mortalité durant l'été. En effet, la température élevée de l'été favorise l'évapotranspiration, ce qui entraîne un épuisement plus rapide de l'eau. Cependant, les plants cultivés sur les sols de Séraïdi et de Bougous ont présenté des taux de survie supérieurs à 90 %, ils ne semblent pas être affectés par les températures élevées de la même manière que les plants des deux autres traitements qui accusent des taux de survie faibles ne dépassant pas les 57 % pour le sol de Mechroha et 56% pour El-Aouana.

3. La croissance des semis

3.1 Présentation des résultats

3.1.1 Croissance aérienne

D'une manière générale, la croissance aérienne des semis de *C. liège* est importante pour l'ensemble des traitements 59.07 ± 13.14 cm (moyenne $\pm$ ET) (Tab.7). Les croissances en hauteur sont plus élevées au niveau des sols provenant de Bougous et Mechroha par rapport aux autres. En effet les semis du traitement Bougous enregistrent une taille moyenne de 69 cm avec la valeur la plus élevée de 82 cm, les semis du traitement Mechroha enregistrent une moyenne de 60.90 cm, tandis que les hauteurs moyennes les plus faibles sont observées chez les semis du sol de Seraïdi (53.42 cm) et Jijel (53.00 cm), ce dernier présente la valeur la plus faible de 26 cm.

L'analyse de la variance révèle que les croissances en hauteur varient entre les différents sols forestiers mais ces variabilités ne sont pas significatives ($F_{(3, 16)} = 1.87$; $P = 0.175$). Les comparaisons multiples des moyennes des hauteurs font ressortir un seul groupe homogène qui englobe toutes les modalités.

Le développement aérien se manifeste également par l'apparition de ramifications (tiges) latérales et des feuilles. Pour ce qui est des tiges, leur nombre moyen pour l'ensemble des traitements est estimé à 7.45 ± 6.05 ramifications/plant (Tab.7). Le nombre moyen de ramifications latérales le plus élevé est observé chez les semis du sol de Bougous estimé à 10 ramifications/plant avec la valeur maximale pour tous les traitements de 19 ramifications/plant, suivis par les moyennes observées au niveau des sols de Seraïdi (8 tiges/plant) et Mechroha (7.6 tiges/plant). La moyenne la plus faible est observée au niveau du sol d'El-Aouana avec 4 ramifications/plant ainsi qu'une valeur minimale pour tous les traitements de 1 ramification/plant.

L'ANOVA révèle une non significativité dans les variations du nombre de tiges latérales entre les différents traitements ($F_{(3, 16)} = 0.89$; $P = 0.47$). Le test de Newman-Keuls indique un seul groupe homogène.

Quant au nombre de feuilles/plant, il est estimé en moyenne à 107.95 ± 46.04 sur l'ensemble des traitements. Ceci traduit une production moyenne importante des feuilles à comparer avec la valeur la plus faible repérée au niveau du sol de Seraïdi qui est de 43 feuilles. D'après l'ANOVA les différences pour le nombre de feuilles (NF) ne sont pas également significatives ($F_{(3, 16)} = 1.92$; $P = 0.167$) entre les traitements (Tab.7). Le test SNK met en évidence un seul groupe homogène de moyenne, vient en tête de ce groupe le sol de Mechroha avec une moyenne élevée de 142.60 feuilles/plant et qui est marqué par la valeur la plus élevée de 229 feuilles, vient ensuite le sol de Bougous avec une moyenne de 115.20 feuilles/plant, suivis de Seraïdi et d'El-Aouana avec les moyennes les plus faibles de 87.80 et 86.20 respectivement.

3.1.2 Croissance radiale

Globalement, la croissance radiale des plants de *C. liège* est assez bonne et atteint une moyenne de 5.8 ± 1.28 mm de diamètre au collet pour l'ensemble des plants obtenus sur les différents sols, un maximum de 9 mm est obtenu chez les plants du sol de Seraïdi et un minimum de 3.5 mm est atteint au niveau du sol d'El-Aouana.

L'analyse statistique dévoile que la provenance du sol a un effet significatif sur le diamètre au collet ($F_{(3, 16)} = 5.00$; $P = 0.012$) (Tab.7). En effet, les comparaisons multiples des moyennes de diamètres des différentes modalités permettent de distinguer 3 groupes homogènes et démontrent que les sols de Bougous et de Seraïdi favorisent la meilleure croissance radiale avec respectivement des diamètres moyens de 6.7 et 6.6. La moyenne des diamètres déterminée sur le sol d'El-Aouana est significativement la plus faible (4.7 mm). Le sol de Mechroha occupe le groupe intermédiaire avec une moyenne de 5.2 mm.

Les plants de l'ensemble des traitements accusent un rapport H/D élevé par rapport à la norme moyennant 10.55 ± 2.57 . Un maximum de 15.5 est observé sur le sol d'El-Aouana et un minimum de 2.88 au sol de Seraïdi. La nature du sol ne semble pas avoir un effet significatif sur le quotient de robustesse ($F_{(3, 16)} = 1.84$; $P = 0.181$) (Tab.7) et les comparaisons multiples mettent en évidence un seule groupe homogènes de moyennes. Cependant, et quoique de façon non significative, les plants cultivés sur les sols de Mechroha et d'El-Aouana accusent les rapports H/D les plus élevés de 11.91 et 11.42 respectivement suivi du sol de Bougous avec 10.25 et enfin le sol de Seraïdi avec 8.61.

3.1.3 Production de biomasse

Les résultats de la biomasse fraîche souterraine varient fortement de la valeur minimale (5.31 g) observée au niveau du sol d'El-Aouana à la valeur maximale (38.42 g) observée au niveau du sol Bougous, elle atteint une moyenne assez élevée de 18.14 ± 7.87 g pour la totalité des traitements. Statistiquement, la nature du sol semble exercer un effet significatif ($F_{(3, 16)} = 5.26$; $P = 0.010$) sur la BFS (Tab.7). Le test SNK dégage 3 groupes homogènes et indique que la moyenne de la BFS des plants du sol Bougous (BFS = 25.37 g) est significativement plus élevée que celle des autres sols. Inversement, les plants du sol d'El-Aouana ont significativement la BFS la plus faible (10.13 g), les plants des sols de Seraïdi et Mechroha présentent respectivement des BFS intermédiaires avec des moyennes de 18.72 et 18.34 g.

D'une manière générale, la biomasse fraîche aérienne produite par plant de *C. liège* est de 14.14 ± 5.96 . L'ANOVA indique que ce paramètre varie de façon significative entre les différentes modalités ($F_{(3, 16)} = 5.998$; $P = 0.006$) (Tab.7). Ces variations concordent parfaitement avec les variations des hauteurs des parties aériennes. En effet, le test SNK définit 3 groupes distincts de moyennes, le premier groupe correspond au sol de Bougous et donne la meilleure moyenne de BFA de 20.16 g et la valeur maximale de 29.45 g, le sol de Mechroha occupe le second groupe avec une moyenne de 15.90 g et viennent enfin les sols de Seraïdi et El-

Aouana avec des moyennes faibles de 11.19 g et 9.31 g respectivement. La valeur minimale de la BFA (5.29 g) est enregistrée sur un sujet du sol de Seraïdi.

3.1.4 Teneur en chlorophylle

Indépendamment de la provenance des sols, les plants de C. liège présentent une légère carence en chlorophylle qui atteint une moyenne de 40.47 ± 3.96 spad. Un taux maximum de chlorophylle (49.18) est observé chez un plant du sol de Mechroha et le minimum (33.93) est observé sur un plant du sol de Seraïdi. L'ANOVA ne révèle aucune différence significative de la chlorophylle en fonction de la provenance du sol ($F_{(3, 16)} = 2.82$; $P = 0.072$) (Tab.7). Le test SNK donne un seul groupe et indique que la meilleure production de chlorophylle est favorisée de façon non significative par le sol Mechroha avec une moyenne assez élevée de 44.34 spad par rapport aux moyennes plus faibles obtenues sur les sols de Bougous (39.85), El-Aouana (38.94) et enfin Seraïdi avec 39.76 spad.

Tableau 7. Effet des différents sols forestiers sur le développement des plants de chêne liège.

Sols forestiers	Hauteur moyenne/ plant H (cm)	Diamètre moyen au collet D (mm)	rapport H/D	Biomasse fraîche souterraine BFS (g)	Biomasse fraîche aérienne BFA (g)	Nombre de feuilles/plant	Nombre de ramifications latérales/plant	Chlorophyll e
El-Aouana	53.00 ± 11.98 a	4.7 ± 0.97 b	11.42 ± 2.61 ab	10.13 ± 3.61 b	09.31 ± 2.62 b	086.20 ± 30.05a	04.00 ± 3.54 a	38.94 ± 3.63 a
Séraïdi	53.42 ± 16.06 a	6.6 ± 1.34 a	08.61 ± 3.30 b	18.72 ± 2.13ab	11.19 ± 2.72 b	087.80 ± 35.70a	08.00 ± 7.58 a	38.76 ± 4.17 a
Mechroha	60.86 ± 06.22 a	5.2 ± 0.76 ab	11.91 ± 2.14 a	18.34 ± 6.92ab	15.90±6.92 ab	142.60 ± 62.61a	07.60 ± 6.43 a	44.34 ± 4.13a
Bougous	69.00 ± 12.96 a	6.7 ± 0.84 a	10.25 ± 1.05 ab	25.37 ± 9.09 a	20.16± 7.33 a	115.20 ± 36.15a	10.20 ± 6.14 a	39.85 ± 1.12 a
Minimum	26.00	3.50	2.88	5.31	5.29	43.00	1.00	33.93
Maximum	82.00	9.00	15.5	38.42	29.45	229.00	19.00	49.18
Moyenne ± ET	59.07 ± 13.15	5.80 ± 1.28	10.55 ± 2.57	18.14 ± 7.87	14.14 ± 5.96	107.95 ± 46.04	7.45 ± 6.05	40.47 ± 3.96
F de Fisher	1.87	5.00	1.84	5.27	6.00	1.92	0.90	2.82
Significativité (P)	0.175 ^{NS}	0.012*	0.181 ^{NS}	0.010*	0.006**	0.167 ^{NS}	0.47 ^{NS}	0.072 ^{NS}

Pour chaque colonne, les valeurs moyennes suivies de lettres différentes indiquent que les valeurs se distinguent significativement ($P < 0,05$) selon le test de comparaison multiple de Newman–Keuls. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$), NS : non significatif

3.2 Discussion

D'une manière générale, les plants présentent une grande croissance en hauteur avec des variations très évidentes en fonction des différents sols forestiers. L'appréciation de ce paramètre dépend de la norme utilisée. Le sol de Bougous par exemple, favorise une croissance en hauteur importante et la plus élevée (69 cm), cette hauteur peut être considérée comme excessive si on se réfère à certaines normes (DERF, 1990 ; Balleux, 2009 ; DRAAF, 2014) (cf. chap.1 section 3.2, p. 73, §4).

En ce qui concerne le Nbr de feuilles, Nbr de ramifications latérale et la chlorophylle, les différences entre les modalités, bien que évidentes, ne sont pas statistiquement significatives, c'est pourquoi elles ne permettent pas de dégager un effet important de la nature du sol et d'expliquer les différences. Cependant nous constatons que le sol d'El-Aouana est curieusement toujours classé au dernier rang et caractérisé par les valeurs les plus faibles. Inversement, les sols de Bougous et Mechroha se classent alternativement au premier rang et favorisent les meilleurs rendements et ce pour la totalité des paramètres cités précédemment, exception faite du Nbr de tiges latérales, où le sol Mechroha occupe la 3^e place après Bougous et Seraïdi avec un écart négligeable. D'après Alatou (1990) plus les plants présentent un grand nombre de branches, plus ils sont vigoureux, et seront capables de supporter les chocs de transplantation, lors des reboisements en milieu naturel.

Pour les autres paramètres (D, BFS, BFA et H/D), les différences sont significatives :

A l'exception du sol d'El-Aouana, tous les autres sols favorisent un bon développement radial respectant les normes. Effectivement le sol de Bougous favorise significativement le meilleur diamètre au collet (6.7 mm) et occupe avec le sol de Seraïdi (6.6 mm) la première place. Le sol de Mechroha, quoi qu'il occupe le dernier rang du classement avec El Aouana (4.7 mm), il accuse un diamètre au collet acceptable (5.2 mm).

Les mêmes observations peuvent être faites concernant les résultats du traitement statistique des données de la biomasse fraîche souterraine (BFS). L'action du sol se fait parfaitement sentir sur le développement racinaire dont dépend l'utilisation de l'eau et des nutriments du sol. Les plants du sol de Bougous permettent un développement remarquable des racines, significativement le plus important (25.37 g) suivi du sol de Seraïdi (18.72 g) et de Mechroha (18.34 g). On suppose que cet effet est attribué à la porosité, car ce sont les propriétés physiques du sol qui influent le plus sur la croissance racinaire. En effet, le sol de Bougous est doté de la plus forte porosité (48.05 %), viennent ensuite les sols de Méchroha et Seraïdi se classer après avec des taux de porosité plus faibles de 44.45 % et 40.48 % respectivement. Quant au sol d'El-Aouana, il accuse une biomasse souterraine nettement plus faible (10.13 g) et sa porosité basse (38.24 %) confirme notre supposition.

Le bon développement racinaire favorise l'utilisation de l'eau, ainsi une meilleure utilisation de l'eau disponible favorise une meilleure croissance radiale. (Zhang et Romane, 1991). Ceci explique probablement la conformité des résultats relatifs aux diamètres au collet à ceux de la biomasse souterraine. En revanche, la

faible porosité du sol d'El-Aouana a constitué un facteur limitant la productivité racinaire et la croissance radiale. Raper (2005) et Sadras *et al.* (2005) affirment que la diminution de la porosité du sol agit négativement sur la croissance et le développement du système racinaire en réduisant sa pénétration dans le sol, ceci signifie la réduction du volume de sol exploré (Alessa et Earnhart, 2000 ; Diaz-Zorita, 2004) et va entraîner par conséquent la réduction de l'efficacité d'assimilation des nutriments (Lipiec *et al.*, 2003b ; Kuht et Reintman, 2004) ; l'altération de la porosité conduit parfois à une anoxie (Bingham *et al.*, 2010) empêchant l'alimentation en oxygène de l'appareil racinaire et conduisant à des nécroses (Thebaud, 2012).

Concernant le quotient de robustesse H/D, le classement des traitements est, dans ce cas, très différent de celui obtenu avec les paramètres précédents. Ce sont les sols d'El-Aouana et surtout de Mechroha qui fournissent les plus grands ratios H/D avec des valeurs supérieures à 11 qui sont inversement proportionnels avec les diamètres au collet. Les plants produits sur le sol de Seraïdi sont les plus robustes avec 8.61 en raison des diamètres des tiges élevés comparés à leurs tailles, suivis des plants du sol Bougous avec 10.25 (Birchler *et al.*, 1998 ; Jaenicke, 2006).

De manière comparable à la BFS et à la H, le sol de Bougous favorise la meilleure biomasse fraîche aérienne (20.16 g) et inversement le sol d'El-Aouana fournit la BFA la plus faible (9.31g). Ces résultats sont parfaitement conformes au développement racinaire. En effet, c'est grâce aux racines que se fait l'approvisionnement en eau et en éléments minéraux de la plante, elles assurent le métabolisme et également l'ancrage de celle-ci sur le substrat. La compaction du sol qui altère ses propriétés physiques, notamment sa porosité, affecte l'efficacité de l'utilisation des ressources qui selon Alessa et Earnhart (2000) agit directement sur la croissance du système végétatif. D'après Clark *et al.* (2003) ; Sadras *et al.* (2005) et Hodge *et al.* (2009), un signal hormonal négatif est envoyé par les racines vers l'appareil aérien. En réponse à ce signal, une baisse de la croissance aérienne et souterraine est observée. Tardieu (1994) affirme que l'acide abscissique est l'un des signaux négatifs, libéré par les racines en réponse aux contraintes physiques du sol du fait de la diminution de la disponibilité hydrique et sera transmis à l'appareil aérien. Ces signaux engendrent une action directe sur l'acquisition des ressources aériennes (par exemple l'efficacité d'utilisation des radiations en réduisant la conductance stomatique, la division cellulaire, l'élongation foliaire) et sur les rapports source-puits entre les systèmes aérien et souterrain. Ceci engendrera aussi une altération du fonctionnement racinaire et de la croissance aérienne (réduction de la surface foliaire, taille de la plante) (Thebaud, 2012).

4. Statut symbiotique mycorhizien des plants de C. liège en fonction des provenances des sols

4.1 Présentation des résultats

4.1.1 La colonisation mycorhizienne

L'exploration des communautés ECM associées aux semis du C. liège et l'estimation de son niveau de mycorhization ont permis de constater que tous les plants présentent une colonisation ECM dont la moyenne est estimée à $M\% = 57.32 \pm 16.98$. Les valeurs relatives à chaque plant varient sur un intervalle allant du taux minimal de 21.08 % obtenu sur un plant du sol d'El-Aouana au taux maximal de 87.60 % qui correspond à un plant du sol Bougous. L'analyse de la variance montre que la provenance des sols forestiers s'avère sans effet significatif sur le degré de mycorhization des racines ($F_{(3, 16)} = 1.43$; $P = 0.27$). Le test SNK fait apparaître un seul groupe de moyenne de mycorhization. Il existe Toutefois des variabilités bien distinctes, quoique non significatives, entre les différentes modalités. Effectivement, les meilleurs M% sont atteints avec les sols de Bougous et Seraïdi avec des moyennes de 65.38 et 64.24 % respectivement, suivis de Mechroha avec 51.67 % et enfin du sol d'El-Aouana qui présente le taux le plus faible de 47.98 % (Fig. 27a).

4.1.2 La richesse spécifique des communautés ECM des sols forestiers

La richesse spécifique est évaluée d'une part par la richesse moyenne / plant (c'est-à-dire le nombre de morphotypes calculé pour chaque plant du même traitement puis moyenné) et la richesse globale (c'est-à-dire le nombre total de morphotypes calculé sur chaque traitement, décelés sur les systèmes racinaires de l'échantillon des 5 plants combinés).

4.1.2.1 Richesse moyenne par plant

La richesse moyenne atteint 4.85 ± 2.37 morphotypes par plant avec un maximum de 9 morphotypes observé sur le système racinaire d'un plant cultivé sur le sol de Bougous et un minimum de 1 morphotype avec le sol de Mechroha. Statistiquement, les différences entre les 4 modalités pour ce paramètre ne sont pas significatives ($F_{(3, 16)} = 2.88$; $P = 0.068$) et le test SNK fait apparaître un seul groupe de moyennes. Ainsi nous avons une richesse moyenne plus élevée dans le sol Bougous avec 6.6 morphotypes/plant ce qui est en accord avec le M % de ce même traitement, suivi de celui d'El-Aouana avec 5.6 morphotypes, Seraïdi avec 4.2 et enfin le sol de Mechroha avec 3.00 morphotypes seulement (Fig. 27b).

4.1.2.2 Richesse globale par sol

L'analyse de la richesse globale, permet de relever un total de 16 morphotypes piégés par les racines des jeunes semis du chêne liège, les sols d'El-Aouana et de Bougous présentent les communautés les plus riches en espèces fongiques avec 12 morphotypes pour le premier sol et 11 pour le second, suivis du sol de Seraïdi qui recèle 10 morphotype. Le sol de Mechroha favorise la formation de 8 morphotypes seulement et ceci est en conformité avec la richesse moyenne faible qui le caractérise (Fig. 27c).

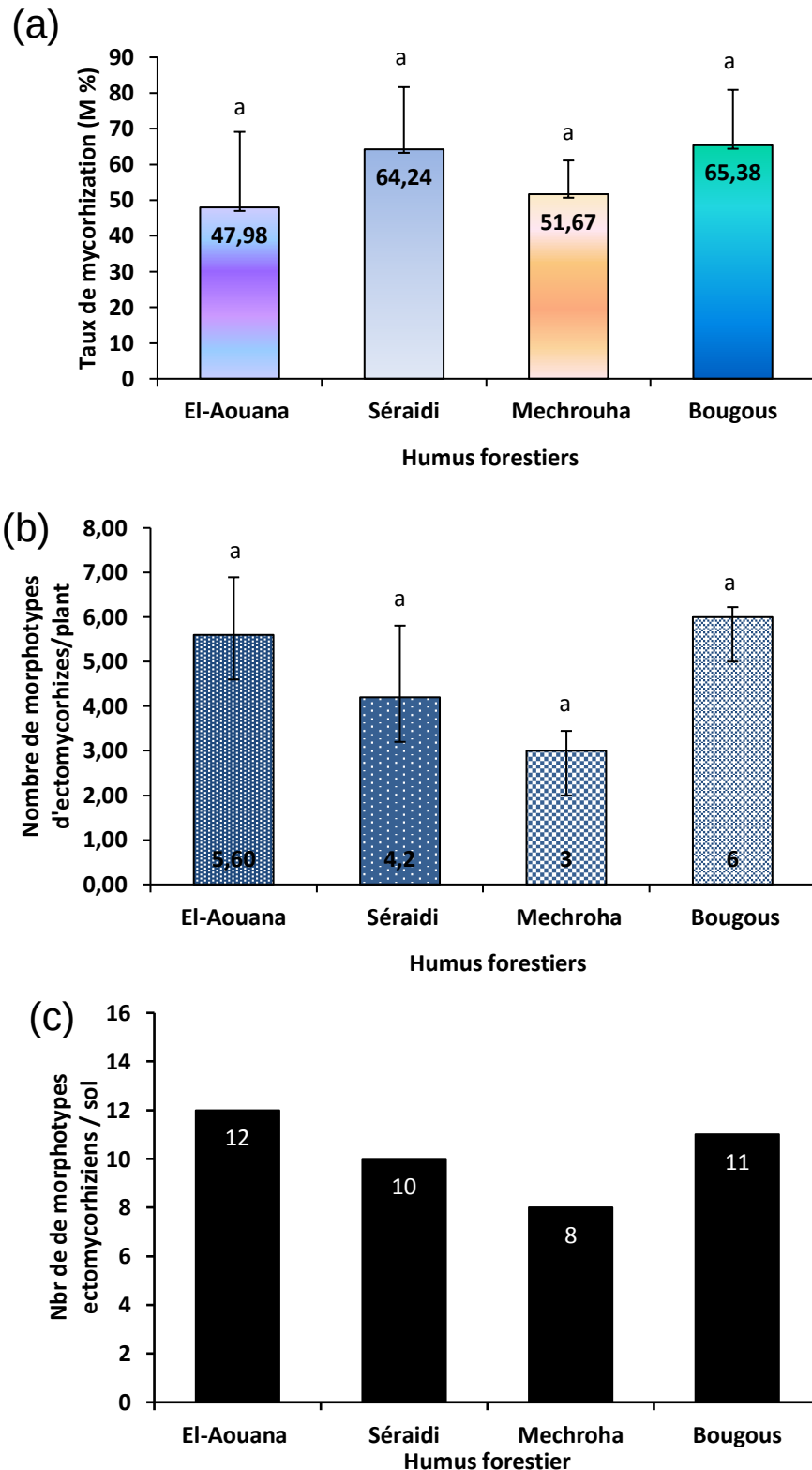


Figure 27 – Effets de la provenance du sol forestier sur **(a)** la colonisation ectomycorhizienne M (%), **(b)** la richesse spécifique moyenne par plant de chêne liège et **(c)** la richesse spécifique globale par sol. Les barres représentent les valeurs moyennes $\pm$ l'écart-type. Les lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) selon le test de comparaison multiple de Newman–Keuls.

4.1.3 Variation des communautés ECM du chêne liège en fonction de la provenance du sol

Il est à noter une disparité dans la composition spécifique ectomycorhizienne d'un sol à un autre (Tab.8). Un assez large panel de morphotypes (ECM 2, ECM 5, ECM 11, ECM 12, ECM 14 et l'ECM 15) se rencontre chez les 4 sols d'étude, ceci témoigne de la présence et de la large propagation de leurs propagules dans les sols forestiers des 4 stations. L'ECM 1 se répartit sur 3 sols, excepté celui de Seraïdi. Les ECM 4, 6, 10 sont communes aux sols de Bougous et d'El-Aouana alors que d'autres morphotypes sont spécifiques à certains sols soit les morphotypes ECM 7, 8 et 13 qui distinguent le sol de Seraïdi et le morphotype ECM 9 qui caractérise le sol d'El-Aouana.

Tableau 8. Répartition des morphotypes d'ECM détectés en fonction des sols forestiers.

Morphotypes ECM	Sols forestiers			
	El-Aouana	Séraïdi	Mechroha	Bougous
ECM 1	+	-	+	+
ECM 2	+	+	+	+
ECM 3	-	+	-	+
ECM 4	+	-	-	+
ECM 5	+	+	+	+
ECM 6	+	-	-	+
ECM 7	-	+	-	-
ECM 8	-	+	-	-
ECM 9	+	-	-	-
ECM 10	+	-	-	+
ECM 11	+	+	+	+
ECM 12	+	+	+	+
ECM 13	-	+	-	-
ECM 14	+	+	+	+
ECM 15	+	+	+	+
ECM 16	+	-	+	-

(+) présent, (-) absent

4.1.4 Composition taxonomique de la communauté ectomycorhizienne

La caractérisation morpho-anatomique des ECM détectées à partir des 4 provenances du sol a abouti à l'identification de 16 morphotypes ECM distincts parmi lesquels six morphotypes seulement ont une identification plus complète (du moins au niveau du genre), ils appartiennent à 5 familles, trois d'entre elles appartiennent au phylum des Basidiomycota comprenant la famille Boletaceae représentée par le genre *Boletus* ou *Leccinum* ou *Xerocomus* (distinction difficile), Thelephoraceae représentée par le genre *Tomentella* et la

famille Gomphaceae (Clavariaceae) par le genre *Ramaria*. Parmi les Ascomycota, l'ordre des Mytilinidiales est représenté par la famille Gloniaceae avec son seul représentant le fameux *Cenococcum geophilum*, l'ordre des Pezizales qui est désigné par la famille Tuberaceae par le genre *Tuber* (Tab.9). L'identification des symbiotes fongiques responsables des autres morphotypes reste incomplète pour *Quercirhiza annelata* (ECM 4, Azul *et al.*, 2006b) et incertaine pour *Quercirhiza tomentellocystidiata* (ECM 7, Azul *et al.*, 2006c), *Quercirhiza stelladuplicata* (ECM 8, Azul *et al.*, 2006d). La richesse spécifique des Basidiomycètes est plus grande avec 7 CEMs que celle des Ascomycètes avec 3 CEMs jusqu'ici identifiés, l'appartenance de 6 CEMs à l'un ou l'autre reste inconnue en raison de l'absence des boucles sur les hyphes [la présence des boucles est spécifique aux Basidiomycètes mais leur absence ne signifie pas forcément un Ascomycète (Kjoller *et al.*, 2007)]. On signale que seulement quelques morphotypes (5 morphotype) sont fréquents, si on estime leur présence sur l'ensemble des 20 plants échantillonnés, et la majorité des morphotypes sont rares.

4.1.5 Structure de la communauté ECM

4.1.5.1 Fréquence des morphotypes ectomycorhiziens

La fréquence des morphotypes ECM est exprimée en pourcentage de plants de chêne liège où ils ont été détectés par rapport au nombre total d'échantillons observés (20 plants). Les morphotypes les plus fréquents présentent une minorité, ils sont au nombre de 5 (ECM 2, ECM 12, ECM 14, ECM 15 et ECM 1). Le morphotype ECM 2 (*Boletaceae* sp.) est le plus fréquent, il est omniprésent dans les 4 sols et est présent chez les 75 % des plants des 4 traitements pris collectivement. Il est suivi de l'ECM 12 (*Tomentella* sp.) avec 65 %, l'ECM 14 avec 60 %, l'ECM 15 avec 55 % et l'ECM 1 (*C. geophilum*) est présent sur la moitié des plants (50 %). Cependant la majorité des morphotypes sont rares, leur taux de fréquence varie de 5% (ECM 9 et ECM 13 ; c.-à-d qu'ils ont été détectés uniquement sur le système racinaire d'un seul plant) à 35% (7 plants) (Fig. 28).

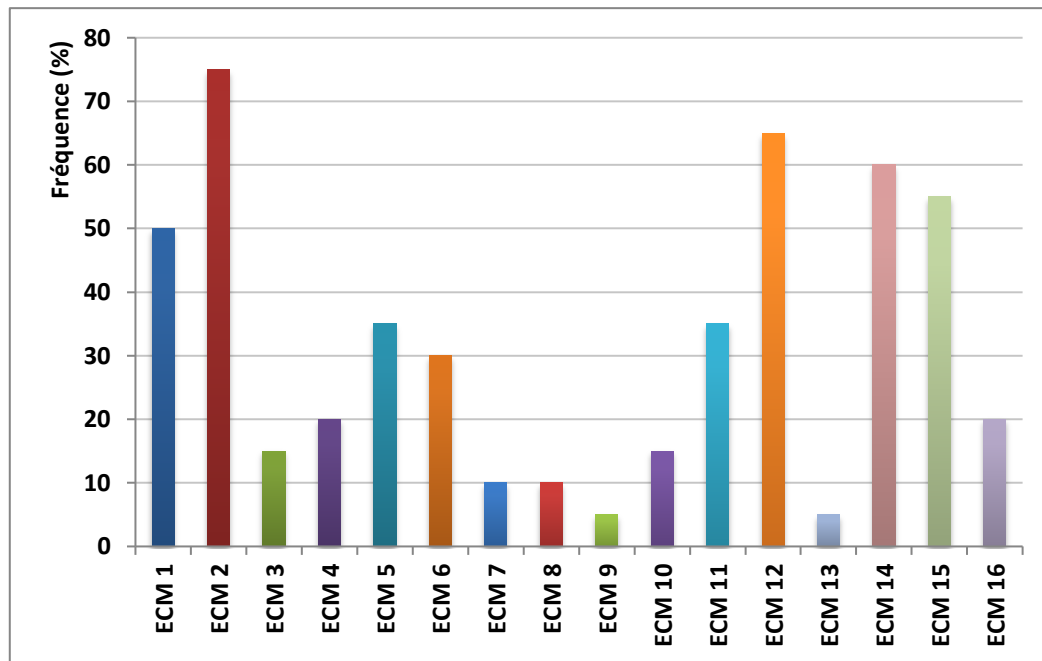


Figure 28 – Fréquence des morphotypes ectomycorhiziens exprimées en pourcentage de plants où ils ont été détectés par rapport au nombre total des plants observés (20).

4.1.5.2 Abondance, Dominance et Fréquence des ECM au sein de chaque sol forestier

Une grande diversité a été observée entre les différentes provenances de sol, les ECM les plus répandues au niveau d'un traitement peuvent être rares au niveau de l'autre et vice versa (Fig. 29). Si on cite l'exemple du morphotype *Cenococcum geophilum* dans le sol de Bougous, il a été observé sur 80% des plants (c-à-d présent sur 4 plants parmi 5) et est très abondant jusqu'à en être dominant sur certains plants tandis qu'il est rare à très rare chez les plants du sol de Mechroha (avec une fréquence de 40 %) et peu abondant à très rare dans le sol d'El-Aouana (même s'il est assez fréquent 80 %) et absent dans le sol de Seraïdi.

Seules les 6 espèces fongiques responsables des 6 morphotypes 2, 5, 11, 12, 14 et 15 ont été observées dans tous les traitements (sols). L'ECM 2 (*Boletaceae* sp.) omniprésente dans les plants de Bougous (100%), à un degré moindre à Mechroha (80%) et uniquement sur 60% des plants des sols Seraïdi et El-Aouana. Elle est abondante à très abondante et parfois dominante sur certains plants du sol d'El-Aouana et mechroha, tandis que les plants des sols de Seraïdi et Bougous sont dominés par d'autres espèces même si l'ECM 2 reste abondante sur certains de ces plants.

L'ECM 5 qui correspond à un *Tuber* sp. quant à elle, est le plus souvent rare et lorsqu'elle est assez abondante sur un système racinaire au niveau d'un traitement donné, elle présente une très faible fréquence c.-à-d. qu'elle peut être présente uniquement sur un seul plant.

Les ECM 9 et ECM 13 sont les moins fréquentes. D'ailleurs chacune est liée à un seul sol forestier et est décelée sur 1 seul plant de C. liège.

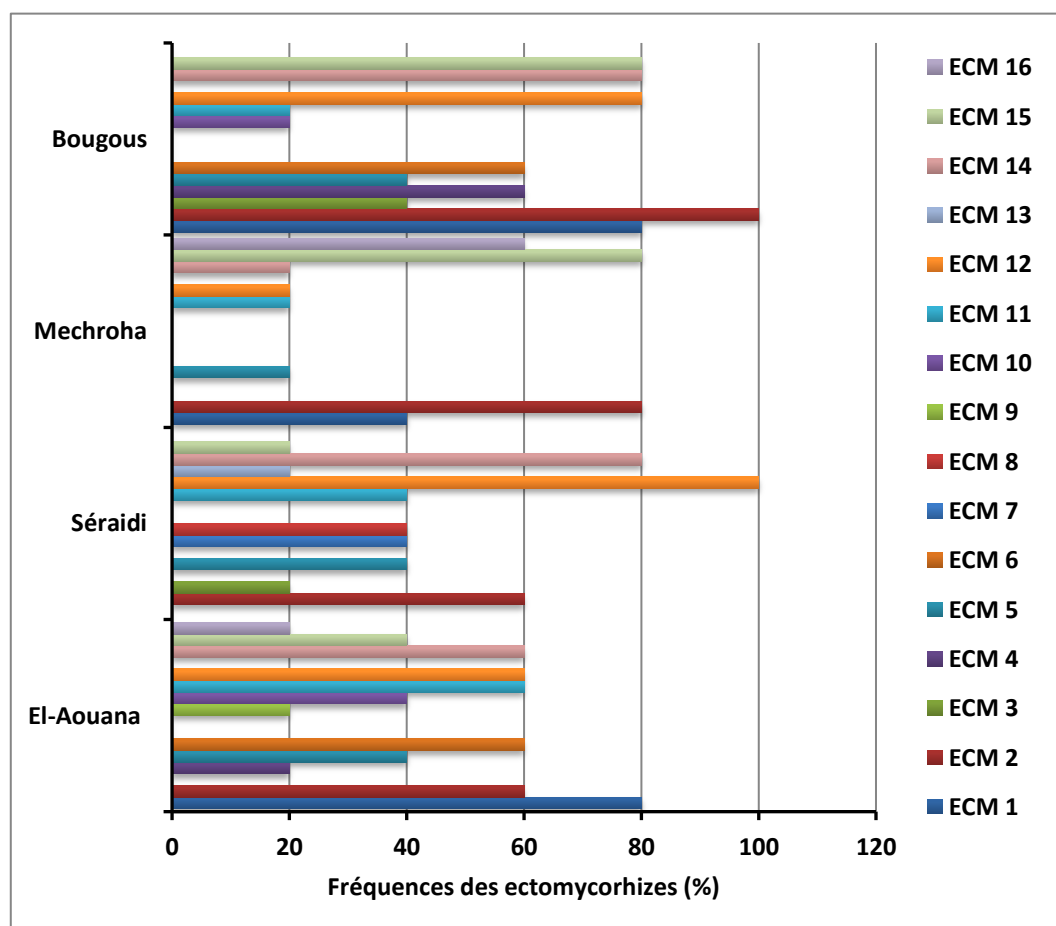


Figure 29 – Fréquences des morphotypes ectomycorhiziens exprimée en pourcentage de plants où ils ont été détectés sur un total de 5 plants de chaque sol forestier.

4.1.6 Composition exploratoire fonctionnelle de la communauté fongique ECM

Différents types d'exploration des systèmes mycéliens ECM sont distingués et déterminés pour les 16 morphotypes recensés (Tab.9) et ce, en fonction de la quantité d'hyphes émanantes ou de la présence et de la différenciation des rhizomorphes (Agerer 2001). Les types d'exploration les plus abondants sont les types à courte distance (TE-CD) avec 37.5 % ce qui correspond à 6 morphotypes et à moyenne distance (TE-MD) qui sont représentés par 31.25 % ce qui correspond à 5 morphotypes du total, suivi du type d'exploration par contact (TE-C) qui caractérise 25 % (4 morphotypes) et enfin, le type d'exploration à longue distance qui est représenté par 1 morphotype seulement (6.25 %) (Fig. 30).

Tableau 9. Composition taxonomique de la communauté fongique ECM associée à *Quercus suber*, et la stratégie d'exploration de chaque symbiote fongique.

Morphotypes ectomycorhiziens	Phylum	Ordre	Famille	Genre/espèce	Groupe fonctionnel
ECM 1	Ascomycota	Mytilinidiales	Gloniaceae	<i>C. geophilum</i> Fr.	TE-CD
ECM 2	Basidiomycota	Boletales	Boletaceae	<i>Boletus</i> sp. ou <i>Leccinum</i> sp. ou <i>Xerocomus</i> sp.	TE-LD
ECM 3	Basidiomycota	Gomphales	Gomphaceae	<i>Ramaria stricta</i>	TE-MD
ECM 4	Basidiomycota	Boletales	-	<i>Quercirhiza annelata</i>	TE-MD
ECM 5	Ascomycota	Pezizales	Tuberaceae	<i>Tuber</i> sp.	TE-CD
ECM 6	Ascomycota	Pezizales	Tuberaceae	-	TE-CD
ECM 7	Basidiomycota	Thelephorales	Thelephoraceae	<i>Quercirhiza tomentellocystidiata</i>	TE-CD
ECM 8	-	-	-	<i>Quercirhiza stelladuplicata</i>	TE-CD
ECM 9	-	-	-	-	TE-C
ECM 10	-	-	-	-	TE-C
ECM 11	-	-	-	-	TE-C
ECM 12	Basidiomycota	Thelephorales	Thelephoraceae	<i>Tomentella</i> sp.	TE-MD
ECM 13	-	-	-	-	TE-CD
ECM 14	Basidiomycota	-	-	-	TE-C
ECM 15	Basidiomycota	-	-	-	TE-MD
ECM 16	-	-	-	-	TE-MD

TE-C type d'exploration par contact, TE-CD type d'exploration à courte distance, TE-MD type d'exploration à moyenne distance, TE-LD type d'exploration à longue distance.

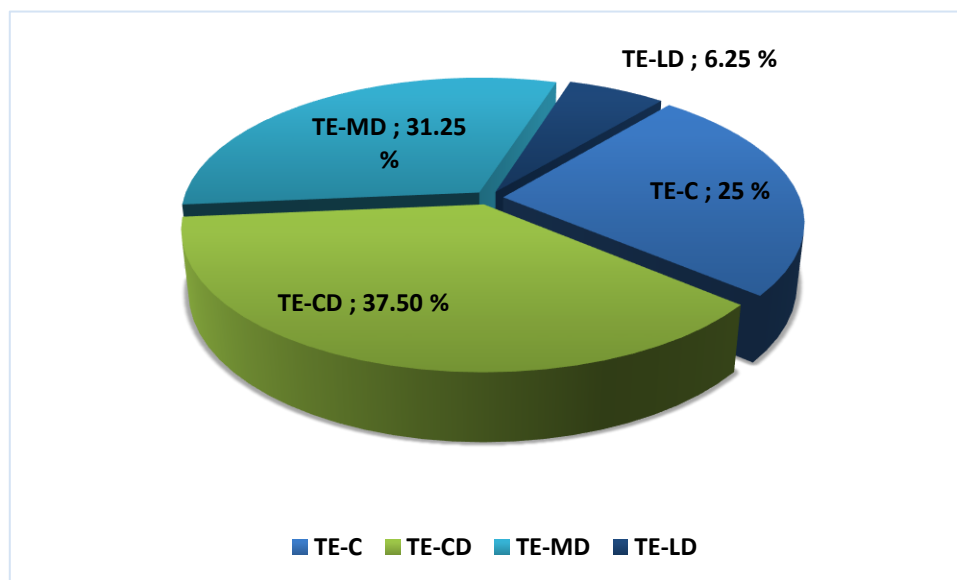


Figure 30 – Composition exploratoire fonctionnelle de la communauté fongique ECM.

4.1.7 Structure des types d'exploration dans les différents sols forestiers

La distribution des types d'exploration entre les sols forestiers est différente (Fig. 31). En effet, le sol d'El-Aouana qui présente la plus grande richesse morphotypique globale avec 12 ECM est co-dominé par le TE-C et le TE-MD qui se manifestent chacun chez 33.33 % des morphotypes et 25 % de TE-CD dont le genre *Tuber* et *C. geophilum* et 8.33 % de TE-LD. Le sol de Bougous qui recèle 11 morphotype au total présente presque la même composition en TE avec un TE-C en moins, donc dominé par le TE-MD. Le sol de Seraïdi présente une dominance des TE-CD avec 40 % des morphotypes, suivi des TE-MD avec 30 % des morphotypes, les TE-C avec 20 % et enfin 10 % TE-LD. Au niveau du sol Mechroha le type dominant est le TE-MD avec 37.5 % de morphotypes suivi des TE-C et TE-CD avec 25 % morphotypes chacun. Le TE-LD est représenté par un seul morphotype (ECM 2) chez tous les sols.

4.1.8 Corrélation entre les paramètres d'appréciation de la qualité du plant

Nous avons calculé le coefficient de corrélation de Pearson dans le but d'évaluer la force de liaison entre les paramètres de croissances et le statut mycorhizien des plants de *C. liège*. Les résultats obtenus ne révèlent aucune corrélation qui mérite d'être soulevée à part quelques relations logiques qui existent entre les paramètres de croissance, on cite principalement la corrélation positive moyenne qui existe entre la hauteur et le Nbr de feuilles/plant ($r = 0.616$), le Nbr de tiges latérales/plant ($r = 0.530$). Le diamètre au collet des plants est moyennement et positivement corrélé avec la BFS ($r = 0.535$).

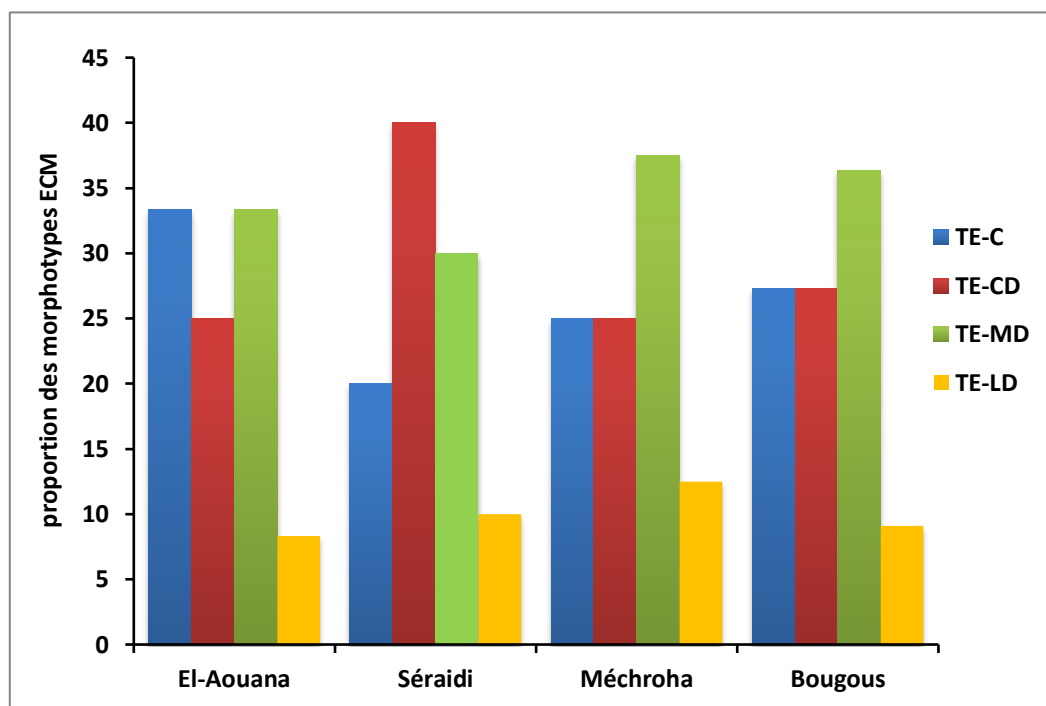


Figure 31 – Distribution des types d’exploration (TE) en fonction des sols forestiers et leurs proportions exprimées en pourcentage de morphotypes ectomycorhiziens par rapport au nombre total des ECM par provenance de sol.

4.2 Discussion

4.2.1 Colonisation et richesse mycorhiziennes

D’une manière globale et indépendamment des différences qui existent entre les différents sols forestiers, on estime que le niveau de la colonisation mycorhizienne des plants (57.32% en moyenne) et la richesse spécifique (16 morphotypes) de la communauté dans son ensemble associée aux jeunes semis de *C. liège* âgés de 15 mois sont moyens. Cela étant normal puisque plusieurs auteurs dont Garbaye (2013) et Gebhardt *et al.*, (2007) affirment que c’est avec le vieillissement d’un arbre, que la richesse spécifique de la communauté fongique ECM augmente. Une modification de la composition spécifique de cette même communauté est également observée avec l’âge (Garbaye, 2013) d’où viennent les notions d’espèces de stade précoce et d’espèces de stade tardif qui s’ajoutent aux précédentes puis les remplacent (Grbaye, 2013).

À titre comparatif, Bennane (2016) a constaté en comparant des communautés ECM du *C. liège* au stade semis de la forêt de Taksebt (Tizi Ouzou), que la richesse spécifique augmente en fonction de la saison et l’âge. En effet, elle a réussi à détecter 14 morphotypes sur des semis de 6 mois au printemps et 20 morphotypes pour les semis de l’automne avec 8 morphotypes communs aux deux saisons, 58 morphotypes ont été décelés au

stade adulte dans la même forêt. Les observations de Selosse (1998) et Sánchez (2012) vont également dans ce sens. Ces derniers signalent que la richesse spécifique dans les jeunes peuplements est faible.

Koide *et al.* (2007) et Courty *et al.* (2008) ont constaté que la richesse et la structure de la communauté ECM variaient considérablement d'un mois à l'autre, et ont suggéré que les variables météorologiques et la disponibilité de racines non colonisées pourraient être à l'origine de ces variations. En outre, certaines études ont montré que les communautés ECM ne sont pas dans un état stationnaire (Izzo *et al.*, 2005 ; Koide *et al.*, 2007 ; Courty *et al.*, 2007, 2008 ; Pickles *et al.*, 2010). C'est pourquoi une étude à long terme avec intensification des examens racinaires (tout les mois) est nécessaire pour examiner l'effet de la variation temporelle et mieux cerner la composition et la structure de la communauté fongique ECM.

Pour ce qui est du taux de mycorhization M%, les sols de Bougous (65.38 %), de Seraïdi (64.24%) et celui de Mechroha (51.67%) atteignent des taux respectables. Cependant, le sol d'El-Aouana montre une colonisation en dessous de la moyenne (47.98 %). Il a été montré par Gebhardt *et al.* (2007) que le taux de colonisation du jeune peuplement de chêne rouge était faible (15 %). Garbaye (2013) néanmoins, estime que dans un bloc de terre superficielle prélevé dans une forêt de chênes ou de hêtres, le taux total de mycorhization est normalement compris entre 80 et 100% selon la saison ; au dessous de 50 %, c'est le signe certain d'un état de déséquilibre grave des arbres du fait d'un facteur environnemental adverse au niveau du sol, du climat local ou de traitement sylvicole inadapté.

Plusieurs facteurs peuvent influencer le niveau de colonisation et la richesse spécifique. En effet, Albornoz *et al.* (2016) ont constaté une forte corrélation entre la richesse des communautés fongiques ECM et les climats les plus pluvieux, alors que l'abondance des CEMs semblait être davantage influencée par la température que par les niveaux de précipitation. Reis *et al.* (2018) affirment que les températures des sites d'échantillonnage étaient corrélées négativement avec l'abondance des extrémités des racines ectomycorhizées et, dans une moindre mesure, avec la richesse. Cette même étude a révélé une augmentation significative de la richesse de la communauté fongique ECM dans les forêts au climat le plus humide, mais l'abondance des champignons ECM n'est pas augmentée. Bien que les semis aient été soumis aux mêmes conditions climatiques, la faible richesse morphotypique dans le sol forestier issu de la forêt de Mechroha par rapport aux autres peut être expliquée en partie par son appartenance au climat subhumide (pouvant limiter la richesse du sol en propagules).

4.2.2 Colonisation mycorhizienne en fonction des sols forestiers

D'après les tableaux n°6 et 7 et les résultats statistiques (Fig. 27a), on constate que le classement décroissant du taux de colonisation mycorhizienne et de la BFS des plants va avec le décroissement de la porosité totale des sols forestiers, ainsi Bougous fournit le meilleur résultat suivi de Seraïdi, Mechroha et El-Aouana. La stabilité structurale du sol conditionne directement l'importance de la porosité du sol qui est le réservoir de l'air et de l'eau indispensable au bon fonctionnement des racines des végétaux (Garbaye, 2013). Évidemment,

si la faible porosité impactent la croissance et le développement racinaire, on présume qu'elle impactent indirectement l'établissement des ECM par la limitation de la quantité de racines. Ainsi, la diminution de la densité racinaire diminuerait la demande sur les mycorhizes. Le fonctionnement des racines et de leurs mycorhizes est très sensible à l'accessibilité de l'oxygène dans le sol. Les racines vont donc non seulement manquer d'air mais manquer d'eau et de tous les minéraux facilement accessibles qui y sont dissous. Les conditions du sol, telles que la température et l'aération, peuvent grandement influencer sur le rôle potentiellement bénéfique des champignons mycorhiziens dans l'acquisition globale des éléments nutritifs (Eissenstat et Volder In BassiriRad (ed.), 2005). Ceci provoque alors une réduction des transformations des formes de l'azote et du phosphore et ainsi une diminution des stocks biodisponibles de ces deux éléments essentiels à la nutrition tant microbienne que végétale, surtout dans des écosystèmes à faibles intrants tels que les forêts (Ponge et Bartoli, 2009).

4.2.3 Colonisation mycorhizienne M % et croissance des plants

Tel que déjà évoqué, il existe une forte relation entre le niveau de colonisation des racines et leur croissance. En effet, les plants de Bougous colonisés à 65.4 % présentent les meilleures performances notamment en termes de production racinaire suivis de ceux de Seraïdi avec 64.2 %, de Mechroha avec 51.7 % et enfin d'El-Aouana qui présente à la fois la plus faible colonisation 48 % et la plus faible biomasse racinaire. Il est établi que certains CEMs (ex : *Laccaria laccata*, *Hebeloma cylindrosporum*) produisent des régulateurs de croissance et favorisent la ramification des racines de jeunes semis de conifères (Garbaye, 2013). Gay *et al.* (1994), Fortin *et al.* (2008), Paiement, (2011) et Garbaye, (2013) rapportent que la sécrétion d'auxine fongique stimule la formation de racines latérales chez la plante, et favorise de ce fait l'établissement de la symbiose. D'une manière générale, la symbiose ECM permet aux plantes de maintenir une croissance racinaire plus élevée qui pourrait atténuer le stress dû à la sécheresse (Sebastiana *et al.*, 2018). Autrement dit la mycorhization accroît la surface de contact entre la racine et le sol, ceci permettrait de promouvoir la croissance de tout le plant et améliorer ces performances.

Par ailleurs, Baxter et Dighton (2001), Jonsson *et al.* (2001) déclarent que ce serait la plus grande richesse ECM, plutôt que la colonisation ou la composition, qui augmenterait la productivité des plantes

4.2.4 Richesse spécifique en fonction des sols forestiers

Concernant la richesse moyenne (le nombre moyen de morphotype/plant), le sol d'El-Aouana classé le dernier en termes de colonisation ECM (M%), se place en deuxième position avec 5.6 morphotypes/plant après Bougous (6 morphotype/plant), il présente également la meilleure richesse spécifique globale avec 12 morphotypes, 11 pour Bougous. Quant à la richesse spécifique par individu à Seraïdi et à Mechroha, elle ne dépasse pas 4.2 et 3 en moyenne respectivement. Suz *et al.* (2014) ont constaté que la richesse des mycorhizes

diminuaient avec la diminution du pH, pour notre part, les pH légèrement acides des différents sols sont très proches, ils pourraient affecter la communauté ECM à l'intérieur du traitement même, mais n'auraient pas d'effet entre les différents traitements. Cependant les résultats concernant la richesse globale et moyenne du sol d'El-Aouana ne concordent pas avec ceux de Suz *et al.* (2014) qui suggèrent que la richesse des mycorhizes diminuait avec la diminution de la densité des racines, en effet les plants du sol d'El-Aouana contractent 5.6 morphotypes par plant malgré leur faible quantité de racines.

Jonsson *et al.* (2001) témoignent du bénéfice qu'apporte la richesse spécifique ECM pour les plantes par sa diversité notamment dans les sols pauvres, cas général des sols forestiers. Baxter et Dighton (2001) attestent que dans des conditions extrêmes, une bonne diversité ECM augmente fortement la productivité des plants et améliore leur absorption des nutriments. La richesse ECM reflète la diversité des méthodes et des sources de transfert des éléments nutritifs dans les différents types de sol (Dickie *et al.*, 2005). Ceci offre à la communauté ECM une complémentarité fonctionnelle (Garbaye, 2013). Cette complémentarité fonctionnelle des symbiotes est la clé de la flexibilité et de la résilience des forêts face aux modifications des conditions naturelles (Courty *et al.*, 2010).

4.2.5 Composition taxonomique de la communauté fongique ECM associée au C. liège dans les différents sols forestiers

Bien qu'une grande variabilité ait été observée entre les différents peuplements, il existe des espèces cosmopolites qui reflètent probablement une forte affinité avec le chêne liège et une certaine tolérance et adaptabilité aux conditions de culture.

La variabilité de la composition en taxons ECM observée peut s'expliquer initialement par l'hétérogénéité de la quantité et de la distribution du mycélium fongique au sein du même sol car les champignons dont les propagules sont plus abondants ou plus uniformément répartis dans le sol ont normalement un avantage considérable (Wilson, 1984 ; Hepper *et al.*, 1988), et par une composition fongique différentielle entre les sols forestiers utilisés en conteneurs des 4 stations.

D'une manière globale, il a été déduit que la communauté fongique ECM est structurée selon de nombreux facteurs, à savoir **i)** les facteurs abiotiques y compris les propriétés du sol (Courty *et al.*, 2010 ; O'Hanlon, 2012 ; Albornoz *et al.*, 2016) en particulier le pH (Dighton et Skeffington, 1987 ; Erland et Taylor, 2002) dont la diminution affecte négativement la richesse des mycorhizes (Suz *et al.*, 2014) et la qualité de la matière organique (Courty *et al.*, 2010) ; les facteurs climatiques (O'Hanlon, 2012 ; Mucha *et al.*, 2018) ; les ressources du sol (Courty *et al.*, 2016) notamment les concentrations en azote (Lilleskov *et al.*, 2011; Averill *et al.*, 2014) ; **ii)** la structure de la communauté ECM varie également avec les facteurs biotiques notamment la perturbation de l'écosystème (O'Hanlon, 2012) ou la dégradation des forêts (Zhou *et al.*, 2018) ; les interactions compétitives intra- et interspécifiques (Kennedy, 2010 ; Koide *et al.*, 2011 ; Benucci *et al.*, 2013) ; l'âge de la

plante (Read, 1997 ; Gebhardt *et al.*, 2007 ; Garbaye 2013) et principalement avec l'espèce hôte (génotype de l'hôte) (Ding *et al.*, 2011 ; Lamit *et al.*, 2016) et la densité racinaire (Suz *et al.*, 2014).

Effectivement, étant donné que les CEMs sont des symbiotes obligatoires, ils ne peuvent pas terminer leur cycle de vie dans des conditions naturelles en l'absence de glucides fournis par un hôte végétal (Taylor et Alexander, 2005). C'est pourquoi la présence des racines qui constituent l'habitat pour tous les CEMs est considérée comme le principal facteur définissant les distributions des ECM. Autrement dit, la densité des racines peut expliquer de nombreux schémas de communauté et de succession dans les assemblages des ECM (Peay *et al.*, 2011). Bâ *et al.* (1991) et Read (1997) suggèrent que la communauté soit formée et structurée par des filtres abiotiques au fil du temps, selon un processus de succession et/ou d'addition. Un degré différent de coexistence ainsi qu'une séparation de niche peuvent représenter les clés de la maintenance de la communauté dans le temps et dans l'espace (Benucci *et al.*, 2013).

L'apport glucidique de la plante-hôte vers le champignon peut également jouer un rôle dans la structuration de la communauté fongique, cet apport glucidique est lié à la quantité d'éléments nutritifs qu'elle reçoit. La plante peut contrôler la perte de glucides (les flux de carbone) vers le champignon afin d'éviter le parasitisme fongique (Nehls *et al.*, 2007). Hoeksema et Kummel (2003) suggèrent que si le contrôle de carbone se fait de manière différenciée et préférentielle des meilleurs symbiotes fongiques, ceci pourrait jouer un rôle important dans la détermination du résultat de la compétition ECM et par conséquent pourrait influencer la dynamique des communautés interspécifiques. Tout ce qui a été évoqué précédemment rend plus complexe l'interprétation de la structure de la communauté fongique interspécifiques en fonction des sols forestiers.

4.2.6 Réponse des plants de C. liège à la composition et la structure de la communauté ECM

Les résultats doivent être interprétés avec prudence dans la mesure où l'évaluation de la réponse des plants (croissance) à la composition et la structure de la communauté ECM n'est pas possible sans fondement scientifique et démarche expérimentale. Il est, en effet, difficile d'attribuer les gains obtenus en biomasses à la présence de tel ou tel morphotype ECM ou à un assemblage distinct d'ECM bien défini. Il est certain que la croissance des plants est la conséquence d'une interaction multifactorielle plus complexe incluant des facteurs biotiques et abiotiques cités dans les sections précédentes. Les éléments de la présente section doivent être considérés en tant que hypothèses qui méritent d'être testées expérimentalement. Cependant, nos observations nous ont permis de remarquer que la présence de l'Ascomycète *Cenococcum geophilum* en abondance est souvent accompagnée d'une optimisation de la croissance.

Les plants de **Bougous** présentant les meilleurs rendements pour presque tous les paramètres de croissance, sont à 80 % (4/5 des plants) fortement colonisés par *C.geophilum* (TE-CD), *Tomentella sp.* (ECM 12, TE-MD) et l'ECM 14 (TE-C). Tuberaceae sp. (ECM 6, TE-CD) atteint également une forte abondance mais avec une

fréquence légèrement plus faible. Dans le sol d'El-Aouana, *C.geophilum* est peu abondant à très rare. Il est rare à très rare dans le sol de Mechroha et absent dans le sol de Seraïdi.

Danielson (1991) a souligné que les Ascomycètes peuvent dominer les premiers stades de la succession primaire mycorhizienne. Dans notre cas, parmi les espèces identifiées, seules 3 espèces d'Ascomycètes ont été rencontrées dont le *C. geophilum* (ECM 1) et le tuber ECM 5 (*Tuber sp.*), ECM 6 (Tuberaceae sp.).

Il a été démontré que le champignon ECM *C. geophilum* très mélanisé et ubiquiste, est abondant dans les habitats soumis à des conditions environnementales extrêmes telles que la sécheresse (Vogt *et al.*, 1981 ; Pigott, 1982 ; Fernandez et Koide, 2013). On indique que les racines courtes mycorhizées par *C. geophilum* survivent à des conditions de stress hydrique suffisamment sévères pour entraîner le flétrissement et la mort des mycorhizes formées par d'autres champignons. Le champignon *C. geophilum* ne formant pas de cordons et dont le mycélium externe est hydrophile et peu développé, n'est pas particulièrement efficace pour extraire l'eau du sol à bas potentiel (Garbaye, 2013). Néanmoins, Fernandez et Koide (2013) ont constaté, à l'issue d'une expérience réalisée sur *C. geophilum*, que l'inhibition de la mélanine n'a eu des effets négatifs sur la croissance que lorsque les isolats de ce dernier ont été soumis à un stress osmotique et à la dessiccation. Ceci suggère que la production de mélanine est un trait fonctionnel important qui contribue à la tolérance au stress hydrique de ce champignon ECM cosmopolite. Ces mêmes auteurs rapportent que *C. geophilum* est capable de séquestrer de grandes quantités de carbone et d'éléments nutritifs dans les écosystèmes. McCormack *et al.* (2017) ont constaté que la production de mycorhizes à *C. geophilum* est augmentée par les émissions élevées de CO₂, tandis que la fertilisation à l'azote a fortement diminué cette production. Garbaye (2013) estime que ce champignon a la capacité de coloniser les racines fines et arrive à maintenir en vie une proportion significative de ces racines même en condition de sécheresse.

Les plants de **Mechroha** qui se distinguent par le meilleur nombre de feuilles et la meilleure teneur en chlorophylle, sont caractérisés par une abondance et une dominance des ECM 2 (*Boletus* ou *Leccinum sp.*, TE-LD) dont la fréquence est de 80%. La teneur élevée en chlorophylle a été déjà constatée par plusieurs auteurs dont Vodnik et Gogala (1994), Sebastiana (2013) en réponse à la mycorhization. C'est l'indicateur d'une activité photosynthétique accrue chez ces plants. Cela peut être lié à la présence en abondance de l'ECM 2 qui présente un système mycélien bien développé (rhizomorphe de type d'exploration à longue distance) doté d'une capacité exploratoire importante (forte acquisition de l'azote) et par conséquent probablement exigent en termes de glucides. Wallander (1995) a postulé que les glucides de l'hôte deviennent plus disponibles pour la production de mycélium fongique et de fructifications sous des conditions limitant l'azote par rapport à des conditions d'apport suffisant en azote. L'activité photosynthétique accrue des plantes inoculées peut survenir en partie pour répondre à la forte demande en carbone du champignon dans les racines colonisées ou pour compenser l'énorme perte de glucides liée à la symbiose (Nehls *et al.*, 2007 ; Sebastiana, 2013).

Chez les plants de **Seraïdi**, *Tomentella sp.* (ECM 12 ; TE-MD) est très abondant et domine tous les plants de ce traitement. Les morphotypes Boletaceae sp (ECM 2 ; TE-LD), ECM 7 (TE-CD) et ECM 14 (TE-C) sont également très abondants mais avec des fréquences variables et plus faibles. Ce qui attire notre attention, c'est que pareillement au traitement de Bougous, la présence de *Tomentella sp.* (ECM 12 ; TE-MD) en abondance sur 4 plants de ce traitement est encore une fois souvent associée à une optimisation de la biomasse fraîche racinaire. On suppose que ce champignon qui est doté d'un système mycélien à moyenne distance, est qualifié pour explorer le sol de manière efficace, ainsi promouvoir la croissance du système racinaire.

Concernant le sol d'**El-Aouana**, même s'il est le plus riche en espèces fongiques (12 morphotypes) et sa richesse spécifique moyenne par individu est acceptable (5.8), la croissance des plants quant à elle, est la plus faible. On note une forte abondance et une dominance de Boletaceae sp (ECM 2 ; TE-LD) sur la plus part des plants, sur d'autres c'est l'ECM 10 (TE-C) qui domine, l'ECM 9 (TE-C) se trouve également en abondance. Rien n'explique de façon définitive la faible croissance des semis en particulier la biomasse fraîche aérienne et souterraine, même si plusieurs hypothèses peuvent être envisagées : Il a été démontré que dans certains cas, la relation symbiotique ne devient plus profitable pour les plantes-hôtes. **i)** Kennedy *et al.* (2007) suggèrent que dans un espace limité, les CEMs peuvent entrer en compétition les uns avec les autres, ainsi qu'avec les champignons et bactéries parasites ou saprophytes pour les ressources contenues dans le sol. D'autres études montrent que la co-colonisation n'augmente pas la croissance des plantules ni l'absorption d'azote (Chu-Chou et Grace, 1985 ; Parlade et Alvarez, 1993) et suggèrent que la concurrence peut affecter négativement la capacité des CEMs à procurer des avantages à leurs hôtes. Dans ces conditions, les champignons vont investir dans des composés de défense à base d'azote utilisés pour des interactions antagonistes directes, ce qui suggère que l'azote pourrait être détourné de l'hôte lorsque les CEMs interagissent directement (Kennedy *et al.*, 2007). Van Der Heijden *et al.* (1998), Baxter et Dighton (2001) et Jonsson *et al.* (2001) ont montré qu'une plus grande richesse ECM augmentait la productivité des plantes. Cependant, l'identité de l'hôte et les conditions du sol peuvent influencer sur les réponses de l'hôte. Baxter et Dighton (2005) soulignent que la source et la disponibilité du phosphore organique peut altérer la réponse des plantes-hôtes à la diversité ECM. En effet, la biomasse végétale et la teneur en N des plantes augmentaient avec l'augmentation de la richesse ECM dans des conditions de disponibilité de P organique, il en est de même pour la teneur en P des plantes. **ii)** La diminution de la croissance des plants de C. liège du sol d'El-Aouana peut être également attribuée à un drain de carbone. Il a été démontré que les symbiotes fongiques imposent un coût en C assimilé à leurs hôtes. Plusieurs auteurs ont estimé que 30% du taux de photosynthèse net était nécessaire pour l'entretien fongique en symbiose (Jones et Darrah, 1996 ; Farrar et Jones, 2000 ; Garbaye, 2013) ce qui n'est pas négligeable. Les avantages de la symbiose ECM dépendent de l'équilibre entre la demande fongique en énergie et les besoins en éléments nutritifs de la plante (Sebastiana, 2013). Les CEMs peuvent même dans certains cas réduire la croissance des plantes-hôtes (Garbaye, 2013 ; Sebastiana, 2013). Cette réduction est liée à une augmentation de l'allocation de carbone souterrain à la croissance fongique (Colpaert *et al.*, 1996) qui est partiellement compensé ou qui n'est pas compensée par une augmentation de la photosynthèse de l'hôte en raison de la rétention d'éléments

nutritifs par le mycélium fongique (Colpaert *et al.*, 1996 ; Sebastianana, 2013). En effet, il peut y avoir une immobilisation des éléments nutritifs par le champignon lorsque celui-ci ne peut pas satisfaire ses propres besoins en éléments nutritifs (Colpaert et Verstuyft, 1999 ; Koide et Kabir, 2001). On a constaté que le mycélium externe de *Scleroderma citrinum* peut retenir 32% de l'azote qui était normalement destiné aux plantes, réduisant ainsi de manière significative l'assimilation de l'azote par les plantes-hôte et par conséquent réduite leur taux de croissance (Colpaert *et al.*, 1996).

Il est important de signaler que les champignons mycorhiziens qui sont souvent définis comme étant des mutualistes (Harley et Smith, 1983 ; Allen, 1991), sont cependant, considérés par d'autres (Johnson *et al.*, 1997 ; Jones et Smith, 2004) comme des champignons mycorhiziens pouvant être soit mutualistes soit parasites vis-à-vis de leurs hôtes lorsque le coût de la symbiose en fonction des conditions, dépasse les bénéfices. C'est la notion de *continuum mutualisme-parasitisme* (Johnson et Graham, 2013 ; Garbaye, 2013). Donc, c'est la nature des transferts de ressources bidirectionnels qui détermine la nature de la relation (Koide *et al.*, 2008), symbiose mutualiste, où le bénéfice est réciproque, jusqu'au parasitisme strict en passant par toutes les situations intermédiaires (Garbaye, 2013)

4.2.7 Composition exploratoire fonctionnelle de la communauté ectomycorhizienne

Les types d'exploration ECM qui correspondent à différentes stratégies d'acquisition et de translocation des nutriments (Agerer, 2001) sont devenus une explication fonctionnelle de plus en plus populaire des modèles observés de la structure de la communauté fongique (Peay *et al.*, 2011). De part l'analyse globale du cortège fongique ECM inventorié dans le cas de cette présente étude, on constate que tous les types d'exploration avec ou sans phase extramatricielle ont été représentés mais selon des schémas et dans des proportions différentes en fonction des différents sols forestiers. Ceci permettra non seulement de classifier les morphotypes décelés en fonction de leur caractéristiques morpho-anatomique (phase extramatricielle) selon la méthode d'Agerer (2001) mais aussi de déterminer leur rôle fonctionnel au sein de la communauté fongique ECM. Cependant les types les plus rencontrés dans l'ensemble de la communauté sont les TE-CD (37.5 %) suivis des TE-MD (31.25 %). Par ailleurs, les TE-C et les TE-LD ne sont représentés que par une proportion de morphotype faible (25%) et très faible (6.25%) respectivement de la population ECM. Si l'on veut les catégoriser en fonction de la présence d'une phase extramatricielle, on obtient alors la catégorie des morphotypes pourvus d'une phase extramatricielle lâche (TE-CD) et dense (TE-M et LD) qui est la plus riche en morphotypes (75%) tandis que la catégorie d'exploration sans phase extramatricielle (TE-C) est toujours faiblement représentée (25%) au sein de la communauté ECM.

4.2.7.1 Composition exploratoire fonctionnelle en fonction des sols forestiers

L'analyse comparative des groupes fonctionnels à travers les 4 sols forestiers révèle que ces groupes ne se répartissent pas de la même manière entre les différents traitements (sols) et à l'intérieur même de chaque traitement. Cependant le calcul de la moyenne de chaque type d'exploration met en évidence une dominance des TE-MD dans l'ensemble des sols avec une moyenne de 34.3 % suivi de TE-CD avec 29.32 % (Tab.10). En effet, à l'exception du sol de Séraïdi qui est dominé à 40 % par les TE-CD, les autres sols pris séparément favorisent les TE-MD (Tab.10).

Tableau 10. Proportion des différents types d'exploration des champignons ectomycorhiziens dans les 4 sols d'étude.

Sols	El-Aouana		Séraïdi		Mechroha		Bougous		
Types d'exploration	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>m</i> %
Contact	4	33.3	2	20	2	25	3	27.3	26.4
Courte-distance	3	25	4	40	2	25	3	27.3	29.3
Moyenne-distance	4	33.3	3	30	3	37.5	4	36.4	34.3
Longue-distance	1	8.3	1	10	1	12.5	1	9.1	9.98
Total d'espèces	12		10		8		11		
Rh ⁻ / Rh ⁺	7/ 5		6/ 4		4/ 4		6/ 5		

n : nombre de morphotypes ECM pour chaque type d'exploration, il a été divisé par le total d'ECM rencontrées dans le sol en question et multiplié par cent pour calculer le pourcentage de chaque TE. *m* : moyenne.

Rh⁻ / Rh⁺ = absence de rhizomorphe / présence de rhizomorphe.

Ces constats sont conformes à ceux de Bennane (2016) et indiquent que la communauté ECM associée aux pousses de C. liège âgées de six mois dans leur milieu naturel est plus riche en groupes d'exploration de courte et de moyenne distance. Ces résultats peuvent suggérer d'une part qu'au stade juvénile, le C. liège élevé en conteneur hors-sol se comporte de la même manière qu'en milieu naturel. D'autre part, ces résultats peuvent être un signe indicateur d'un déficit en éléments nutritifs notamment en N et P caractérisant les sols forestiers. Face à ce déficit, nous pensons que les semis de C. liège contractent des symbioses avec les champignons à TE-MD en faveur d'une meilleure exploitation du sol et ainsi une forte acquisition des éléments nutritifs. Lilleskov *et al.* (2011) suggèrent que les types d'exploration MD sont bien adaptés morphologiquement à l'exploration de l'azote organique dans des conditions limitées en azote et à le mettre à la disposition de la plante. Les champignons avec des types d'exploration à forte biomasse c.-à-d. de longue distance (*Suillus*), de moyenne distance tapis (*Hydnellum*) et de moyenne distance de frange (*Cortinarius*) sont plus enrichis en N que les champignons avec types d'exploration à faible biomasse (moyenne distance lisse (*Amanita*), courte

distance (*Inocybe*) et contact (*Hygrophorus*) (Hobbie et Agerer, 2010). Les rhizomorphes hydrophobes pourraient renforcer la stratégie d'acquisition de l'azote qui se concentre sur les ressources organiques complexes insolubles afin d'empêcher les fuites de solutés pendant le transport à moyenne ou longue distance (Hobbie et Agerer, 2010). Ils sont particulièrement efficaces en matière d'acquisition et transfert d'eau vers les arbres (Brownlee *et al.*, 1983 ; Lamhamedi *et al.*, 1992). Parmi les espèces fongiques ECM qui adoptent ce mode d'exploitation du sol on cite *Boletus spp* (ECM 2 TE-LD), *Tomentella sp.* (ECM 12 TE-MD), *Quercirhiza annelata* (ECM 4 TE-MD).

Les semis de Bougous et Mechroha avantagent les espèces à TE-MD (36.4 % et 37.5 % respectivement) (Tab.10). Bien que cela peut être coûteux pour les plants en termes de carbone étant donné que ces espèces produisent un réseau mycélien étendu et complexe. Le recours aux TE-C et CD (moins onéreux, masse fongique peu dense) établirait probablement une sorte de conciliation entre les bénéfices et les coûts au profit d'une optimisation du développement de ces plants. Le sol Seraïdi n'échappe pas à cette tendance car, même s'il est dominé par les TE-CD (40 %), les TE-MD sont également présents avec une proportion proche de celle des précédents (30 %). Les proportions similaires des types d'exploration TE-MD et TE-C (33.3 %) au niveau du sol d'El-Aouana, laissent supposer que les plants tendent à établir une balance entre la perte des photosynthétats et l'acquisition des éléments minéraux.

L'analyse de la composition fonctionnelle de la communauté fongique révèle également que le TE-LD est très rare et n'est représenté que par un seul morphotype ECM 2 (*Boletus sp.*). Ce dernier est cependant le plus fréquent. Le type d'exploration à LD est efficace pour l'absorption du phosphore (Coalpert *et al.*, 1999 ; Van Tichelen et Coalpert, 2000). Des études soulignent que *Suillus bovinus* (L.: Fr.) O. Kuntze, un représentant du TE-LD muni d'un rhizomorphe de type F est efficace pour le transport de l'eau (Brownlee *et al.*, 1983), un transport plus élevé de phosphore et d'azote que *Thelephora terrestris* Pers. représentant du TE-MD avec un rhizomorphe type C légèrement différencié ((Kammerbauer *et al.*, 1989, Bending et Read, 1995). Il semble exister une relation entre la différenciation et l'extension des rhizomorphes et leur efficacité dans la mobilisation des éléments nutritifs. Brownlee *et al.* (1983) supposent que la perte des parois transversales des hyphes du centre des rhizomorphes de type F diminue la résistance à l'écoulement des solutions, comme dans les vaisseaux des angiospermes.

Les variations de la distribution exploratoire fonctionnelle des communautés ECM ne peuvent être expliquées sans tenir compte des variations des propriétés édaphiques, des facteurs climatiques et de certains facteurs biotiques. Certaines études indiquent que les facteurs qui régissent la répartition sont pour la plus part climatiques. Mucha *et al.* (2018) ont constaté, par exemple, que l'augmentation provoquée de la température diminuerait les types d'exploration moyenne-distance et de contact, de même, les forêts les plus pluvieuses et les forêts les plus sèches présenteraient des compositions de type d'exploration significativement différentes. Or, le présent essai a été réalisé dans les mêmes conditions climatiques et d'irrigation pour tous les traitements, c'est la raison pour laquelle nous ne nous sommes pas trop penchés sur cet aspect. D'autres auteurs considèrent que la densité racinaire influencerait la répartition des groupes d'exploration et expliquerait une grande partie

de la structure de la communauté fongique (Peay *et al.*, 2011; Jarvis *et al.*, 2013). Peay *et al.* (2011) suggèrent que l'exploration à courte portée est plus répandue chez les racines à forte densité tandis que l'exploration de longues étendues domine les racines de faible densité. Les résultats obtenus dans notre cas ne permettent pas de valider cette hypothèse dans les conditions de pépinière. En effet, il n'existe pas une réelle proportionnalité entre la BFS (densité racinaire) et la répartition des types d'exploration ECM de courte et longue distance. La culture en conteneur c.-à-d. dans un périmètre limité ne reflète pas les conditions du milieu naturel et n'obéit certainement pas aux mêmes facteurs biotiques et abiotiques dont l'effet « wood wide web ».

Cependant, le niveau nutritionnel et les propriétés du sol auraient une incidence sur la distribution des TE (Hobbie et Agerer, 2010 ; Suz *et al.*, 2014). Il a été signalé par Suz *et al.* (2014) que l'un des champignons dominants du chêne *Lactarius quietus*, dont les capacités d'exploration des sols sont limitées (TE-C et TE-CD), est positivement influencé par l'augmentation des apports d'azote et par la diminution du pH. En revanche, d'autres espèces dotées de capacités d'exploration du sol à moyenne distance sont négativement affectées par ces mêmes facteurs (Suz *et al.*, 2014). De plus, Lilleskov *et al.* (2011) ont observé une régression remarquable des TE-MD hydrophobes en réponse au dépôt d'azote. Il en est de même pour les TE-LD hydrophobes principalement les Bolétales.

Dans notre cas, tous les sols forestiers montrent de très faibles teneurs en azote. Ces teneurs auraient probablement incité les plants à contracter les espèces de TE-M ou LD pour optimiser leur alimentation azotée. Ceci expliquerait certainement la présence des ECM 2-LD (*Boletus sp.*), ECM 12-MD (*Tomentella sp.*) et ECM 15-MD dans tous les sols forestiers et avec les fréquences les plus élevées sur l'ensemble des traitements.

Bennane (2016) affirme l'existence d'une corrélation positive entre la vitesse de minéralisation de la MO et la survenue des TE-LD. Autrement dit, un rapport C/N élevé qui témoigne d'une lente minéralisation (faible teneur en N) appauvrit la communauté en TE-LD et stimule en revanche la formation des TE-C, CD.

Pour notre part, ces observations ne se sont pas vraiment concrétisées dans la mesure où les rapports C/N des différents sols indiquent une assez bonne minéralisation et les différences d'un sol à un autre sont presque négligeables. De plus, les TE-LD ont le même nombre dans tous les traitements.

Donc la richesse en ECM de TE-M et LD est induite non seulement par les faibles concentrations en azote mais aussi par les fortes. N'étant pas une contradiction, cela suppose qu'il existe des doses seuils, en dessous et au delà desquelles les types M et LD ne sont pas sollicités.

On suppose qu'en présence d'azote en quantité suffisante, la plante n'a pas besoin de s'associer à des champignons qui produisent de vastes réseaux mycéliens pour explorer de grands volumes de sols ce qui, selon Lilleskov *et al.* (2001, 2002a), impliquerait une demande importante de carbone, dans la mesure où elle (la plante) pourrait tirer profit de sa rhizosphère grâce aux services que lui offrent son système racinaire ou les symbiotes à TE-C et/ou TE-CD. Ces derniers dotés de capacités exploratoires peu développées, éviteraient à la plante un coût élevé en carbone.

4.2.7.2 Impact des groupes fonctionnels exploratoires sur la croissance des plantes

Il a été prouvé que les ECM peuvent différer en capacités d'acquisition et de transfert d'éléments nutritifs (Burgess *et al.*, 1993 ; Agerer, 2001) et en capacités de promouvoir la croissance des arbres (Burgess *et al.* 1994). Cela concerne non seulement le niveau de la colonisation des racines mais aussi l'extension des hyphes et des rhizomorphes dans le sol (Thomson *et al.*, 1994 ; Hobbie *et al.*, 2010) et même la différenciation interne des rhizomorphes (Raidl, 1997). Si l'on tient compte uniquement de la présence (Rh^+) ou l'absence (Rh^-) des rhizomorphes, un critère important qui définit leur mode d'exploitation du sol, une autre classification peut être envisagée. En effet, la communauté est dans ce cas divisée en deux catégories d'exploration (Fig. 32) avec dominance de l'exploration à courte portée (Rh^- = 62.5%) contre 37.5% des morphotypes à exploration de longue portée (Rh^+). Même si cette distribution des groupes fonctionnels va en faveur de l'exploration sans rhizomorphes ($TE-Rh^-$) presque dans tous les sols. Il semble néanmoins que cette distribution soit suffisamment équilibrée entre les $TE-Rh^+$ et $TE-Rh^-$.

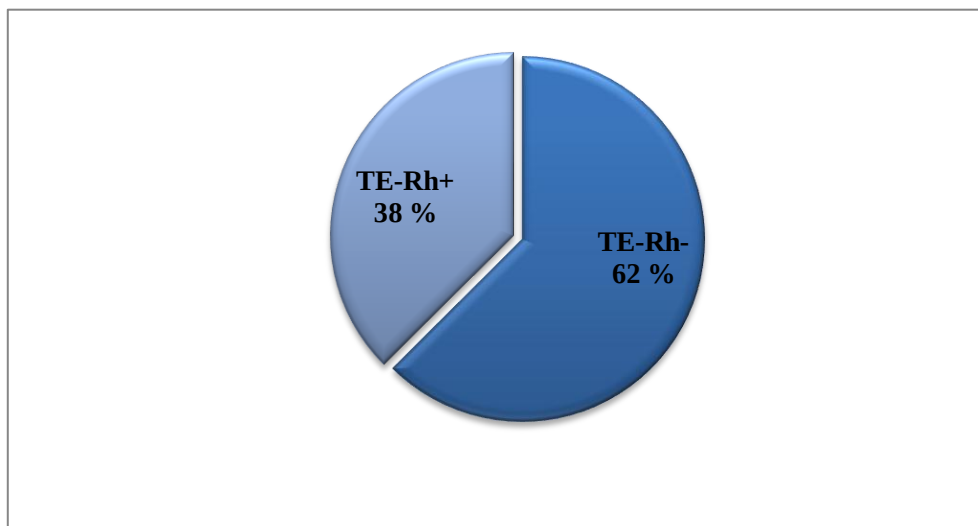


Figure 32 – Proportion (%) des types exploratoires (TE) avec rhizomorphes (Rh^+) et sans rhizomorphes (Rh^-) dans la communauté ECM.

Cette catégorisation fait ressortir la stratégie qui serait employée par les jeunes plants de chêne liège et qui dépend essentiellement des groupes Rh^- moins exigeants en carbone, sans pour autant exclure les groupes exploratoires Rh^+ réputés efficaces pour l'extraction et le transfert de l'eau et des éléments nutritifs grâce à leurs rhizomorphes hydrophobes.

Pour comprendre le rôle des ECM et déterminer l'impact de leur mode d'exploration du sol sur la croissance des semis de C. liège, nous nous sommes intéressés particulièrement aux plants qui présentent les meilleures

performances cultivés sur le sol de Bougous et aux plants qui présentent les plus faibles performances cultivés sur le sol d'El-Aouana (les deux extrêmes) concernant la hauteur des tiges, le diamètre au collet, la BFS, la BFA, le nombre de feuilles et la chlorophylle.

Le sol de Bougous renferme 6 TE-Rh⁻ / 5 TE-Rh⁺ ce qui correspond à 54.5% Rh⁻ / 45.5% Rh⁺ (Tab.10, Fig. 33). Il existe une dominance des types exploratoires sans rhizomorphe. Cela n'explique probablement pas la supériorité des plants de Bougous en matière de croissance. Par ailleurs, conjugué à d'autres paramètres soit, le meilleur taux de colonisation M%, la meilleure richesse spécifique moyenne et la meilleure porosité (densité racinaire), cet aspect peut justifier le bon développement des plants de Bougous. À l'autre extrême, le sol d'El-Aouana présente les performances les plus médiocres. Ceci serait le résultat d'une conjonction de facteurs notamment la composition fonctionnelle qui est plus riche en Rh⁻ (58.33 %) par rapport à 41.7 % de Rh⁺, à laquelle s'ajoute la plus faible colonisation M% et la plus faible porosité.

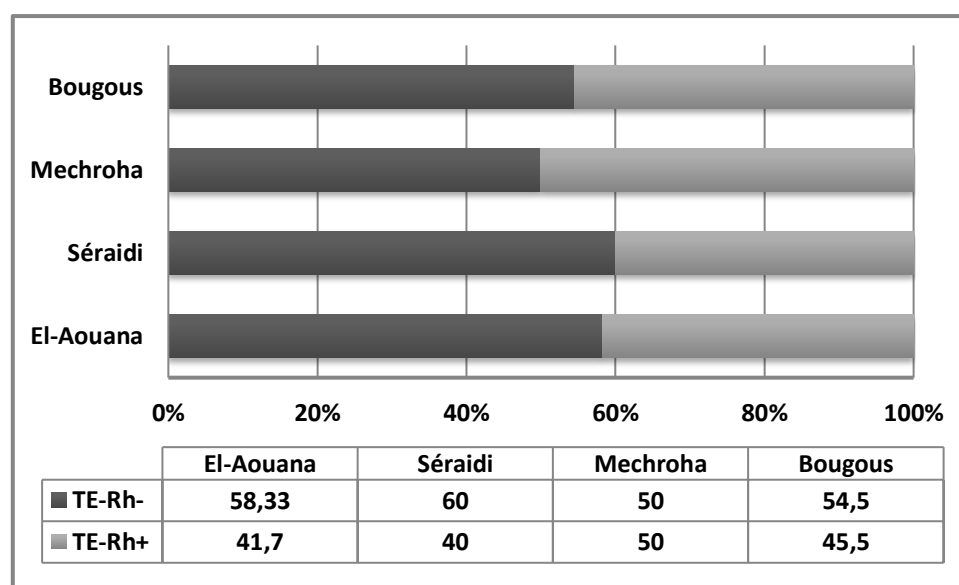


Figure 33 – Les proportions des TE-Rh⁻ et Rh⁺ au niveau de chaque sol forestier, exprimées en pourcentages des ECM qui les adoptent.

Tel que déclaré par Smith et Read (1997), le manteau est en réalité un «compartiment extérieur scellé impliqué uniquement, par son étroite adhérence à la racine et son épaisseur, dans le stockage et l'échange entre le champignon et la plante». Le manteau ECM lui-même ne présente pas une grande surface de contact avec le sol, mais les hyphes et les rhizomorphes émanants l'augmentent considérablement.

Kammerbauer *et al.* (1989) ont mis en évidence une relation entre l'étendue des rhizomorphes et les taux de transport du phosphate à l'intérieur. Plusieurs auteurs rapportent que les champignons qui produisent un abondant réseau d'hyphes extramatriciels présentent des taux d'absorption du phosphore plus élevés (Van

Tichelen et Coalpert, 2000) et d'azote plus élevé (Hobbie et Agerer, 2010 ; Lilleskov *et al.*, 2011). Par ailleurs, Baier *et al.* (2005, 2006) indiquent que les TE-CD se développent dans les horizons superficiels là où la MO est plus fraîche, de même Garbaye (2013) signale que les mycorhizes de certains champignons dotés d'hyphes isolées ou faiblement agrégées en faisceaux lâches à surface hydrophile tels que *Cenococcum geophilum*, *Tuber sp.* (TE-CD) sont capables grâce à ces hyphes d'absorber l'eau sur toute leur longueur et sont revêtus d'un film d'eau capillaire lorsque le sol est humide. D'autres auteurs indiquent que ce type d'exploration est caractérisé par une activité enzymatique potentielle (laccase, peroxydase, cellulase et hydrolase) relativement plus élevée ce qui permet le transfert d'éléments nutritifs directement à partir de feuilles pourries ou de bois mort (Rineau et Garbaye, 2009 ; Courty *et al.*, 2010 ; Lilleskov *et al.*, 2011 ; Shahin, 2012 et Garbaye, 2013). Tandis que Agerer *et al.* (2000) et Agerer (2001) relient les TE-C aux horizons de litières à bois en raison de leurs soies de nature hydrophile qui leur confèrent la capacité de décomposer la lignine. Hupperts *et al.* (2017) indiquent que cette capacité potentielle de décomposer la lignine est plus fréquente dans les ECM à faible biomasse que dans les ECM à forte biomasse. Ceci suggère que ces champignons agiraient en saprophytes et pourraient mobiliser le carbone à partir de la matière organique végétale.

Il est à noter que la croissance de champignon requière une grande quantité de carbone qui conditionne le développement des jeunes plants (Colpaert *et al.*, 1992). Si l'on tient compte du fait que les TE-C et les TE-CD pourraient puiser le carbone dans la MO, investissent moins dans le mycélium de transport et devraient donc coûter moins de carbone à leurs hôtes que les taxons avec rhizomorphes (TE-MD surtout hydrophobes et TE-LD) (Lilleskov *et al.*, 2011), on suggère et ceci n'est que hypothétique, que les jeunes semis de *C. liège* élevés en conteneurs de 400 cm³ favorisent l'exploration par contact et à courte distance, sans doute parce que l'allocation du carbone souterrain des plantes est réduite (Lilleskov *et al.*, 2011) ce qui limiterait les mycorhizes induites par les groupes de TE-M et LD. Ainsi la structure taxonomique de la communauté d'ECM est influencée par le statut hydrique et également le statut alimentaire de l'arbre qui correspond à la disponibilité des photo-assimilats dont la quantité est déterminée par l'activité photosynthétique de l'arbre (Courty *et al.*, 2010). Effectivement, l'arbre peut réduire l'offre en carbone, cela favorise les espèces qui ne produisent que peu de mycélium externe, tels que les types d'exploration contact et courte distance (Lilleskov *et al.*, 2011).

5. Les ectomycorhizes du chêne liège dans les deux essais

Les ectomycorhizes décelées sur les racines du *C. liège* élevé sur les quatre sols forestiers (substrats pour les morphotypes de 1 à 14) sont présentées sous forme de fiches descriptives accompagnées de planches présentant des photos correspondantes. À la suite de chaque fiche, une discussion permettant d'identifier ou de situer taxonomiquement le champignon à l'origine de l'ECM, exceptés les morphotypes ECM 9, 10, 11, 13, 15, pour lesquels aucune morphologie similaire décrite dans la littérature n'a été rencontrée.

5.1 Présentation de l'ECM 1 *Cenococcum geophilum* Fr.

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.1.1 Fiche descriptive (planche 1)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : simple (non ramifiée) à monopodiale-pennée
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques à légèrement claviformes

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : grenue et hirsute, luisante
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, et les plus pointues : noires
- B.3. Rhizomorphes : absents
- B.4. Hyphes émanantes : noires à nuance bronze, denses, comme des soies, peuvent disparaître avec l'âge.

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface (les couches externes du manteau)
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux type G
 - Motif hyphal : type-étoile
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules allongées rectangulaires très régulières, parois épaisses
 - Couleur (cytoplasme et membrane), surface des cellules : marron foncé, parois lisses.
 - Forme des extrémités proximales des hyphes émanantes : cylindriques
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau (les couches médianes du manteau)
 - Arrangement des hyphes : plectenchyme
 - Motif hyphal : en étoile
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : angulaires ou géométriques plus larges et moins allongées, parois épaisses
 - Couleur des cellules : marron foncé
- A.3. Surface interne du manteau (les couches internes du manteau)
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchyme
 - Motif hyphal : en étoile
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires plus larges et plus courtes à parois moins épaisses
 - Couleur des cellules : même chose

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes (absents)

- Connexion avec le manteau
- Marges
- Ramification
- Organisation du rhizomorphe
- Mode de connexion des hyphes

B.2. Hyphes émanantes (peuvent disparaître avec l'âge)

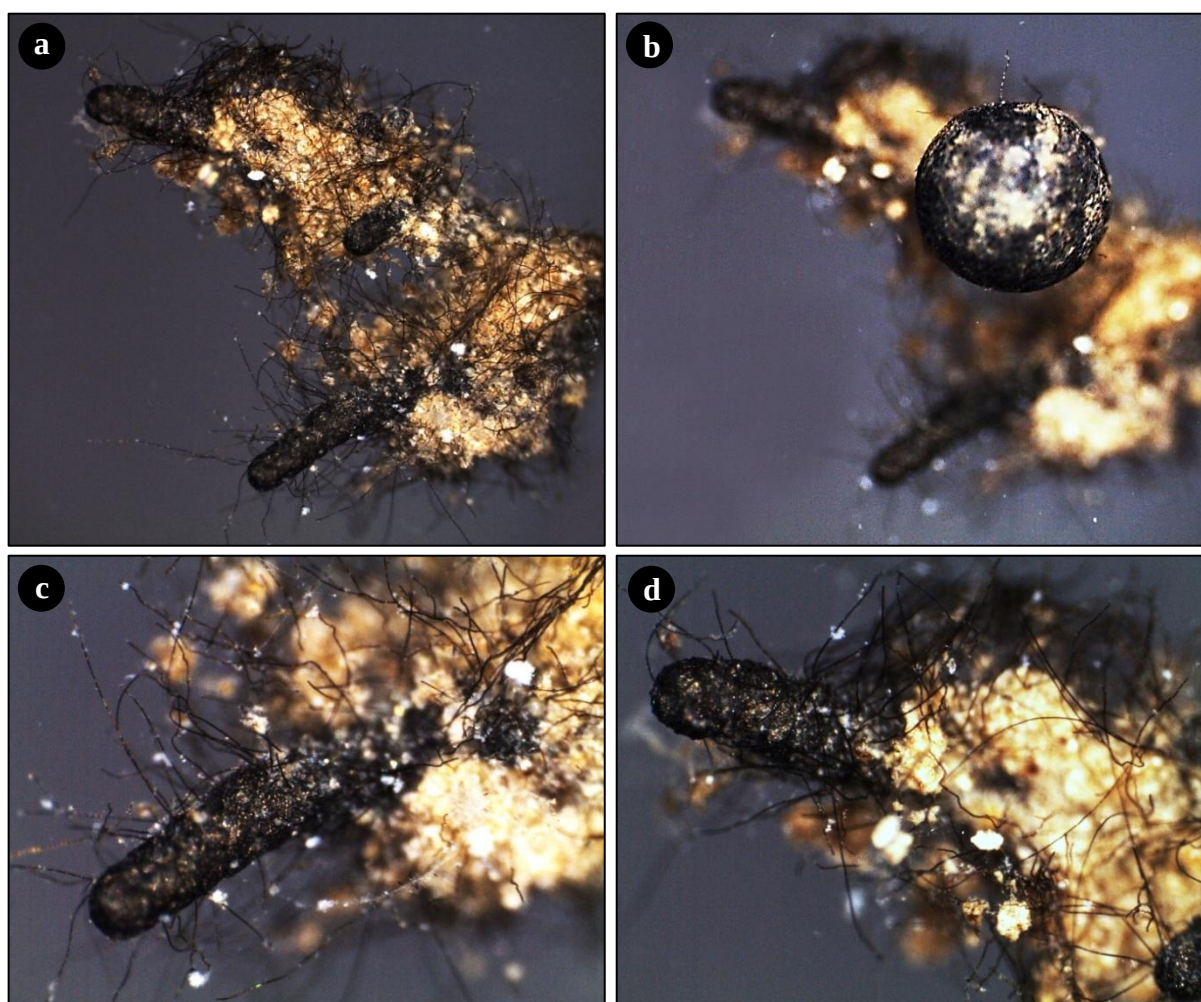
- Septa, distance : très séptés sans boucles, cellules allongées rectangulaires
- Diamètre, épaisseur des parois : fines, parois cellulaires épaisses et parfois finement verruqueuses
- Couleur : parois marron foncé à noires et cytoplasme marron clair
- Surface : parfois rugueuse
- Ramification : absente
- Extrémités distales : parfois ampuleuses enflées
- Anastomoses : absentes

B.3. Cystides

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence

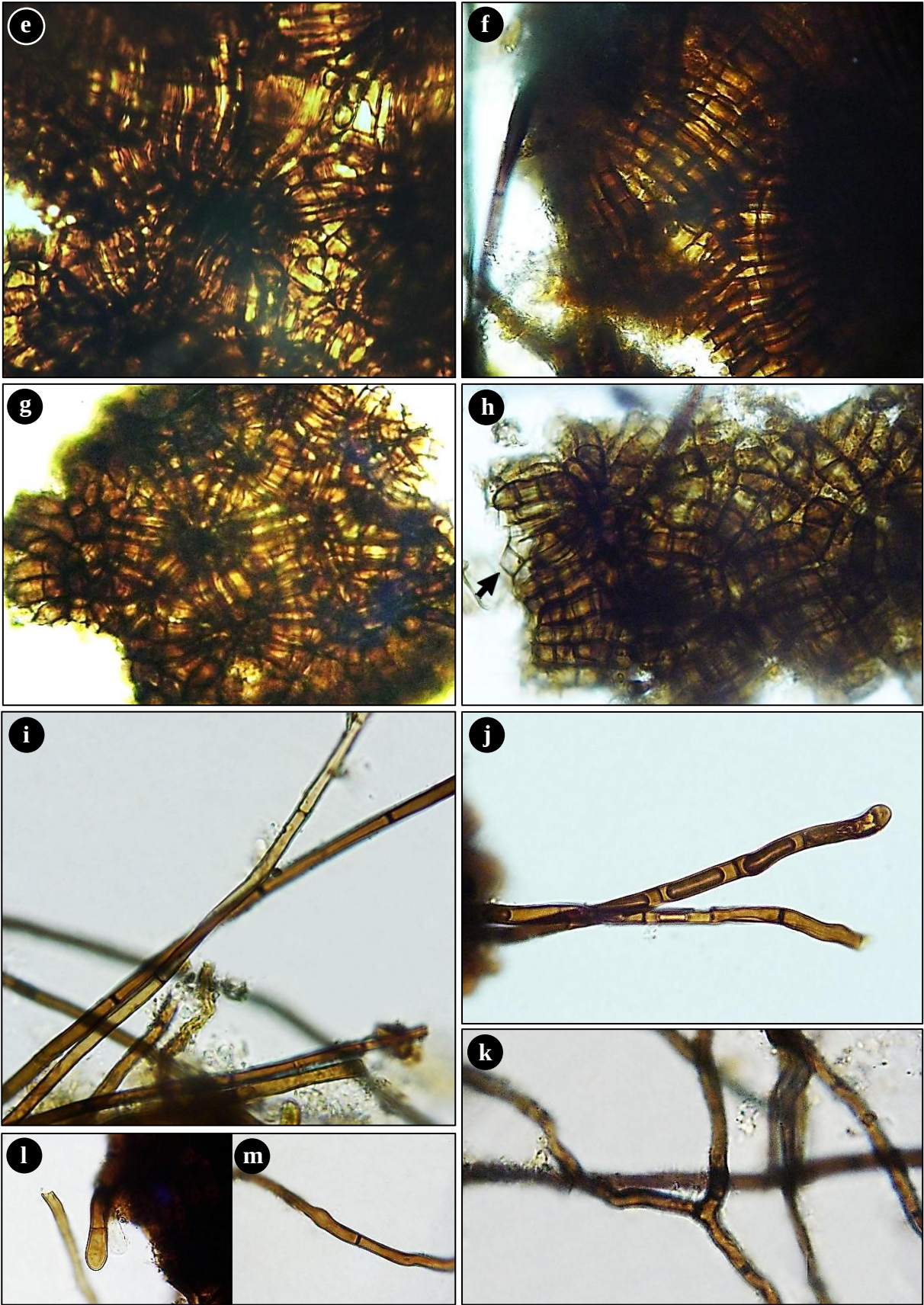
Type d'exploration : TE à courte distance (TE-CD)

Planche ECM 1 *Cenococcum geophilum* Fr.



Légendes de la planche ECM 1, figures a – d : Caractères morphologiques

(a) Système ECM ramifié avec des débris de sol adhérents ; **(b)** Sclérote au premier plan avec des particules de sol à sa surface ; **(c, d)** Apex mycorhiziens montrant la surface luisante et granuleuse du manteau partiellement recouverte de débris de sol, de laquelle émanent des hyphes noirâtres droites ou frisées.



Légendes de la planche ECM 1, figures e – m : Caractères anatomiques

(e) Section tangentielle, vue en plan de la surface externe du manteau, densément plectenchymateuse (plect.) montrant une organisation des hyphes "en étoile" avec des cellules angulaires allongées (X1000) ; **(f)** hyphes des couches externes du manteau arrangées parallèlement (X 1000) ; **(g)** vue en plan des couches médianes du manteau avec le motif de distribution hyphales "en étoile" toujours discernable (X 400) ; **(h)** apparition de quelques cellules des couches internes (flèche) de couleur plus claire, plus larges et moins régulièrement angulaires (X 400) ; **(i)** hyphes émanant du manteau, septées sans boucles (X 400) ; **(j)** hyphes émanantes à terminaison simple ou occluse gonflée, cytoplasme mélanisé (X 400) ; **(k)** hyphe légèrement frisée, ramifiée dichotomiquement (X 400) ; **(l)** enflement à l'extrémité d'une hyphe émanante, courte avec un septum simple (X 1000) ; **(m)** enflement entre deux septa (X 400).

5.1.2 Discussion

Le morphotype correspond à l'ECM formée par le champignon *Cenococcum geophilum* Fr. sur le C. liège. Cette ECM est clairement et facilement distinguable de toutes les autres ECM qui lui ressemblent en raison de son aspect général particulier décrit précédemment et par son manteau exceptionnel plectenchymateux en étoile.

5.2 Présentation de l'ECM 2

La description détaillée du morphotype est donnée dans l'annexe n° 3

5.2.1 Fiche descriptive (planche 2)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : monopodiale-pennée à irrégulièrement pennée
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : sinueuses à tortueuses
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques à légèrement fuselées

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : rugueuse à feutrage blanc argenté
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, et les plus pointues : blanc argenté en raison de l'air enfermé dans l'espace interhyphal, marron clair jaunâtre lorsque les ECM sont jeunes, et ceci quand l'air est retiré ou déplacé par l'eau, changent en ecchymose (bleu, violet et noir) avec l'âge.
- B.3. Rhizomorphes : très fréquents et très ramifiés, connectés à toutes les parties surtout à la base du manteau, blanchâtre-argenté à crème jaunissant avec l'âge, ramification en y (bifurcation), forme de la section transversale arrondie, marge chevelue
- B.4. Hyphes émanants : denses, mycélium cotonneux

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux type A
 - Motif hyphal : type-anneau
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules allongées, parois assez minces
 - Couleur et surface des cellules : incolores à légèrement jaunâtres, surface lisse
 - Forme des extrémités proximales des hyphes émanants : cylindriques
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux
 - Motif hyphal : en anneau
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules légèrement enflées ou irrégulières, parois assez minces
 - Couleur des cellules : incolores à légèrement jaunâtres, surface lisse
- A.3. Surface interne du manteau
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux
 - Motif hyphal : pas de motif discernable
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : formes irrégulières à légèrement lobées, certaines parois cellulaires partiellement épaisses.

- Couleur des cellules : incolores à brun clair à parois jaunâtres et certaines sont brun rougeâtre

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes

- Connexion avec le manteau : à plusieurs parties du manteau et particulièrement à la partie proximale
- Marges : chevelues
- Ramification : en Y
- Arrangement des hyphes : Rh différenciés type E ou extrêmement différenciés type F
Hyphes fortement élargies au centre formant le noyau du Rh, cellules bulbeuses ou gonflées avec rétrécissement au niveau des septa

Les hyphes périphériques sont beaucoup moins larges, isodiamétriques, à parois minces, septées à surfaces lisses.

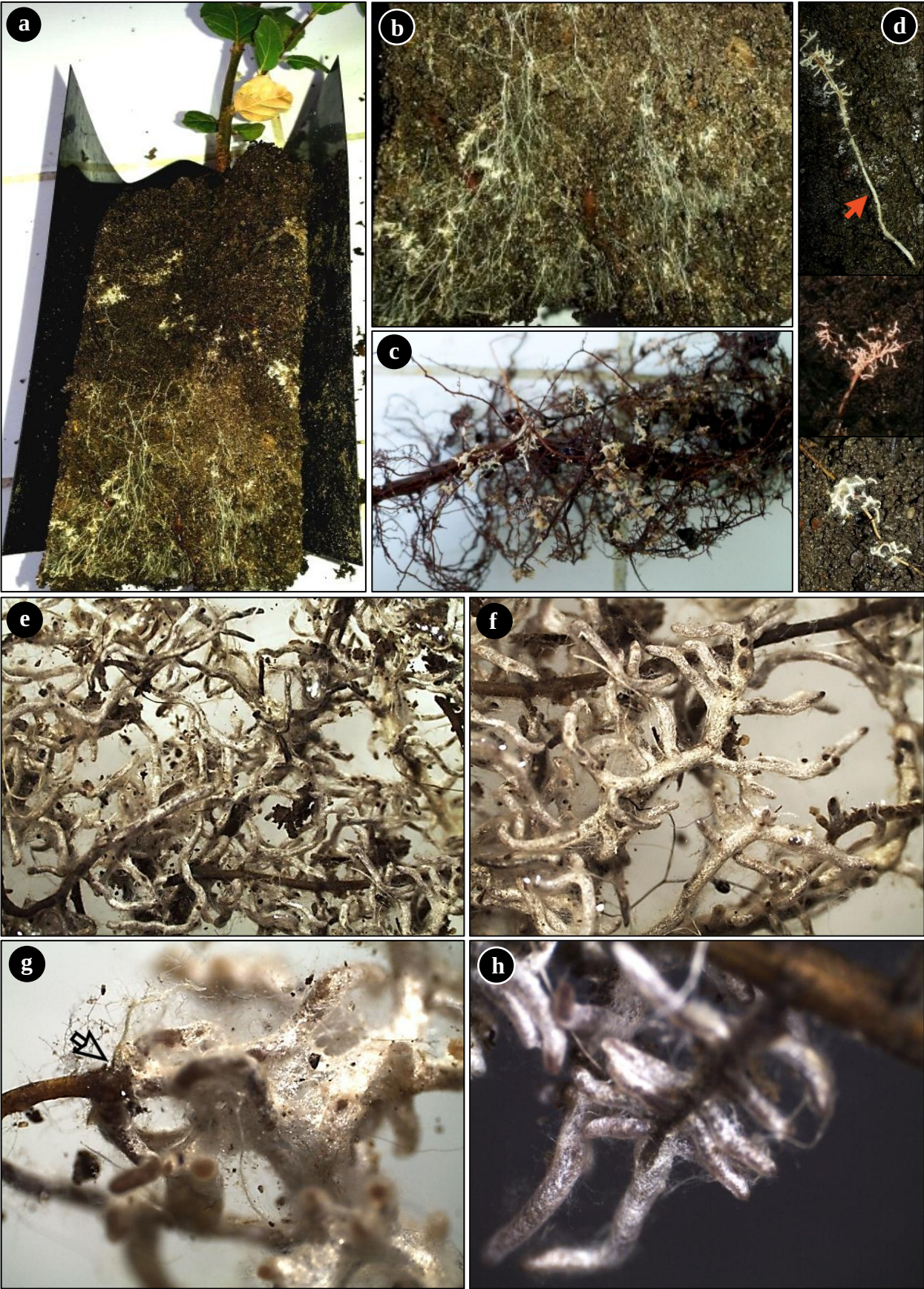
B.2. Hyphes émanantes (peuvent disparaître avec l'âge)

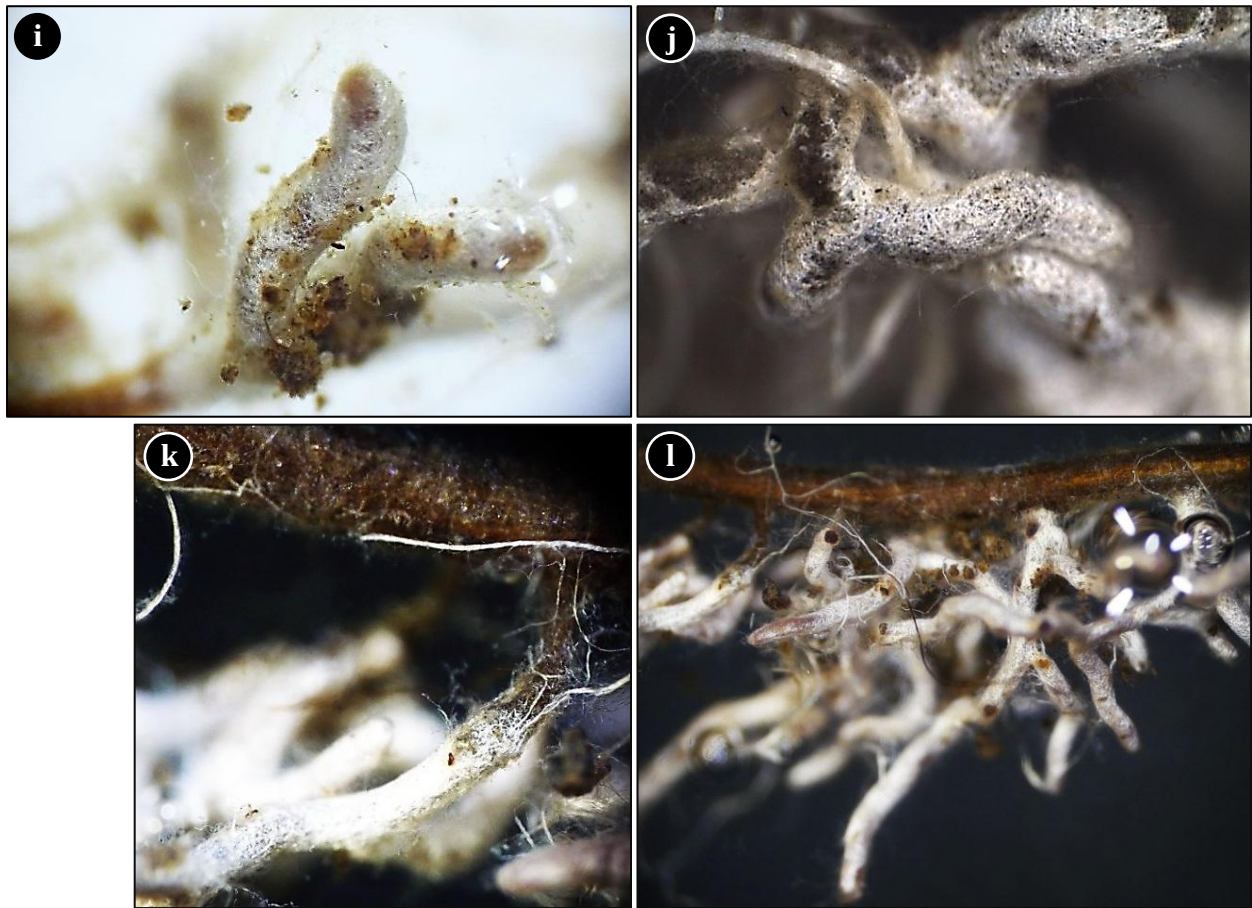
- Septa, distance : hyphes séptées sans boucles, cellules allongées en raison d'une grande distance entre les septa
- Diamètre, épaisseur des parois : fines, parois cellulaires minces
- Couleur : cytoplasme granulaire à parois incolores à jaunâtres
- Surface : lisse
- Ramification : fortement ramifiées en y
- Extrémités distales : parfois ampuleuse enflée ou bulbeuses
- Anastomoses : absentes

B.3. Cystides (émanent de la surface du manteau)

- Forme : type F, inflation fusiformes à claviformes ou ampullacées
- Épaisseur des parois : cellules terminales à parois très épaisses
- Couleur : incolores à jaunâtres
- Contenu : /
- Surface : lisse
- Fréquence : pas fréquentes
- Type d'exploration : TE à longue distance (TE-LD)

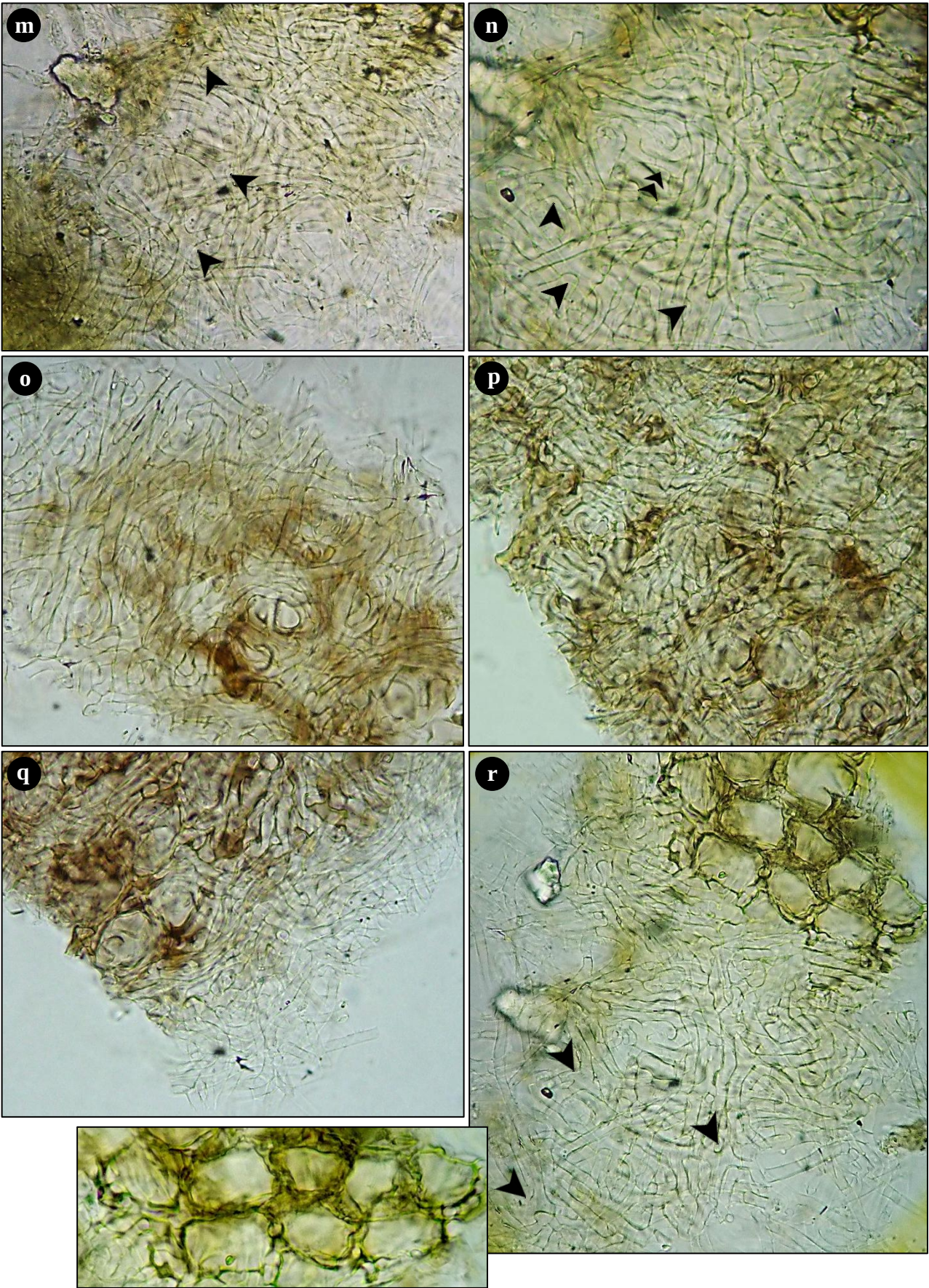
Panche ECM 2

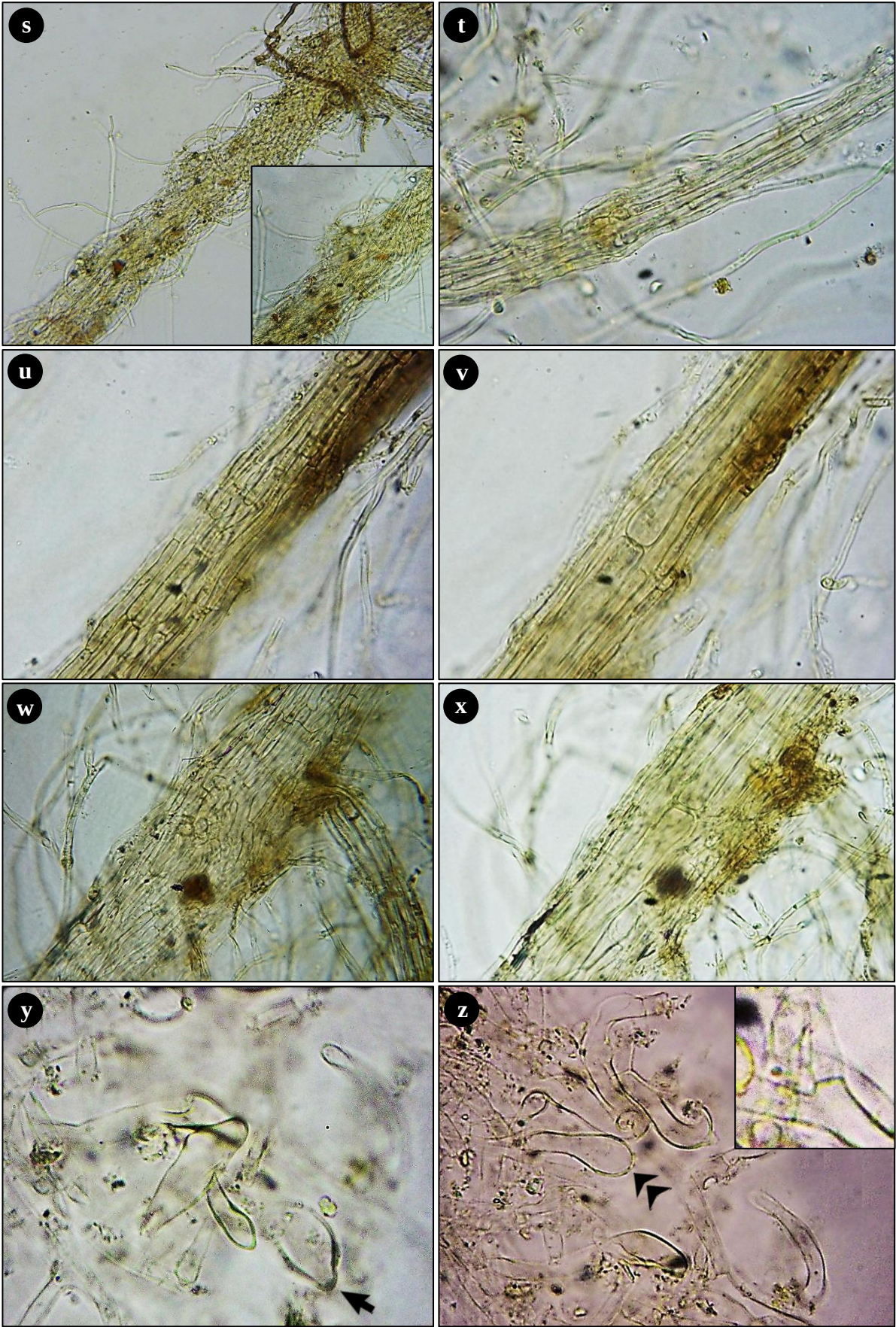




Légendes de la Planche ECM 2, figures a – l : Caractères morphologiques

(a, b) Systèmes mycorhiziens de l'ECM 2 observés sur l'interface sol-paroi du WM, présentant un réseau mycélien complexe et des rhizomorphes (Rh) blanchâtres qui s'étendent jusqu'en bas du WM ; (c) système racinaire très colonisé par le champignon responsable sur l'ECM 2 ; (d) racines colonisées sur la face externe de la motte de terre, jeune racine blanchâtre (flèche) ; (e) plan d'ensemble qui montre l'abondance du morphotype ; (f) systèmes mycorhiziens âgés donnant une apparence atrophiée et asséchée avec des pointes noirâtres, des apex sinueux à tortueux et des Rh concolores ; (g) système mycorhizien irrégulièrement penné, blanc-argenté dû à l'air enfermé dans l'espace inter-hyphale des couches externes du manteau, point de jonction du Rh à la partie proximale de l'ECM (flèche) ; (h) système mycorhizien monopodial-penné blanc-argenté avec une nuance violâtre, l'axe principal de l'ECM apparaît brunâtre à cause du déplacement de l'air par l'eau laissant apparaître la couleur des racines au travers ; (i) deux apex mycorhiziens recouverts partiellement de particules de sol, avec une surface du manteau blanc argenté, quelques zones légèrement ocre jaunâtre à brunâtre à cause de l'élimination de l'air qui était piégé ; (j) apex mycorhiziens avec quelques parcelles marron après l'extraction de l'air des espaces inter-hyphaux, Rh épais blanc argenté et partiellement à jaunâtre ; (k) jeunes Rh fins et hyphes émanantes émergeant de la partie proximale de l'ECM ; (l) couleur du manteau changeant en ecchymose (violâtre) à maturité dans les parties où l'air est évacué par l'eau.





Légendes de la planche ECM 2, figures m – z : Caractères anatomiques (x 1000)

(**m**) vue en plan des couches externes du manteau, plect. dense, ramifications dichotomiques (flèches) ; (**n**) réseau plect. dense du manteau externe avec une organisation des hyphes "en anneau", noter la présence d'anastomoses ouvertes sans pont (flèches noires) ou anastomose fermée avec un pont long (double flèche) ; (**o**) couches médianes du manteau présentant un plect. plus compact, le motif type-anneau demeure discernable ; (**p**) couches internes du manteau plect., hyphes de formes plus irrégulières à légèrement lobées et tortueuses immergées dans une matrice gélatineuse sur des surfaces très limitées ; (**q, r**) vues en plan de la section tangentielle montrant la transition de la surface du manteau vers les cellules corticales entourées du réseau de Hartig (RHg), anastomoses (flèches), zoom avant du RHg type-perlé (encadré) ; (**s**) vue de surface d'un Rh mince avec des hyphes marginales très fines et septées ; (**t**) vue en plan d'un jeune Rh, légèrement différenciés formé d'hyphes parallèlement arrangées ; (**u, v**) caractéristiques du Rh différencié vu en plan dans différents niveaux du focus, toujours de la même position : (**u**) couches hyphales externes, (**v**) partie centrale avec au moins une hyphe centrale larges formant le naoyau du Rh, septée présentant une inflation ampullacée au niveau du septum simple ; (**w, x**) vues en plan d'un Rh différencié plus gros dans deux différents niveaux du focus, toujours de la même position : (**w**) vue de surface à un point de ramification, (**x**) hyphe centrale large avec un septum complet (non dissous) et des parois épaisses, la ramification latérale du Rh est défocalisée (hors du focus) ; (**y, z**) cystides formées sur des terminaisons distales des hyphes émanantes : (**y**) fusiformes (flèche) ou (**z**) claviforme (double flèche) à parois épaisses, noter la ramification dichotomique d'une hyphe émanante avec septa simples sur les deux côtés (encadré).

5.2.2 Discussion

Cette ECM présente beaucoup de similitudes avec la mycorhize de *Xerocomus chrysenteron* (Bull.) Quél décrite par Brand (1989). En effet, on note l'absence de boucles et la présence de dolipores et de rhizomorphes très différenciés. Cependant, elle est moins tortueuse et n'est pas recouverte de mycélium émanant dense. Pareil pour la mycorhize induite par *Boletus edulis* (Bull. :Fr) décrite par Agerer et Gronbach (1990) qui a une morphologie très similaire, en plus de la présence des cellules hyphales enflées ampullacées à la surface du manteau. La mycorhize de *Leccinum scabrum* (Bull. : Fr.) S.F. Gray (Müller et Agerer, 1991) présente également une morphologie similaire : absence de boucles, motif "en anneau", quelques cellules hyphales enflées à la surface du manteau, rhizomorphes fortement différenciés, réseau de Hartig perlé. En plus des espèces précédemment citées qui sont responsables des ECM les plus ressemblantes, les ECM du genre *Scleroderma* présentent également une grande ressemblance avec l'ECM en question [ex : l'ECM *Scleroderma lareolatum* + *Fagus sylvatica* L. décrite en détail par Mrak *et al.*, (2017)].

Selon la description d'Ingleby *et al.*, (1990), *Leccinum sp.* est très similaire à l'espèce décrite (ECM 2) via ses caractéristiques macroscopiques et microscopiques à l'exception du motif "en anneau" qui n'apparaît pas chez l'espèce décrite par Ingleby *et al.* (1990).

Le morphotype ECM 2 présente également beaucoup de similitudes avec la mycorhize de *Tsugaerhiza luteoannulata* (décrite par Agerer, 1998b) en raison de son manteau externe plectenchymateux en anneau, ses rhizomorphes avec des hyphes centrales très élargies (comme des vaisseaux), son réseau de Hartig type E ou L, l'absence de boucles, en plus de la ressemblance morphologique et la couleur. Cependant *Tsugaerhiza luteoannulata* est dépourvue du mycélium extramatriciel dense. L'ECM 2 partage également beaucoup de

points communs avec la mycorhize de *Quercirhiza pedicae* décrite par Azul *et al.* (2006a) par son aspect argenté et tortueux, son système irrégulièrement monopodial-penné très similaire, un manteau complètement plectenchymateux avec ses structures en anneau, rhizomorphe fortement différencié. Cependant, elle s'y différencie par les structures comme les boucles (circuits fermés) formées par les hyphes émanantes et les cellules enflées à la surface des rhizomorphes qui sont absentes chez l'ECM 2.

Les représentants du genre *Dermocybe* par exemple *Dermocybe cinnamomea* (L. :Fr) Wünsche (Agerer et Gronbach, 1987) partagent beaucoup de caractéristiques avec l'ECM 2 notamment les caractéristiques morphologiques, le manteau plectenchymateux, cependant, une différence fondamentale réside dans la présence de boucles sur les hyphes contrairement à l'ECM 2.

Il en est de même pour le genre *Tricholoma* ex : *Tricholoma sulphureum* (Bull. :Fr.) Kummer (Agerer, 1987a), *Tricholoma vaccinum* (Pers. :Fr.) Kummer décrite par Agerer (1987b) et *Tricholoma acerbum* (Bull. :Fr.) Quél. (Agerer et Waller, 1993) qui présentent une grande ressemblance aussi bien pour l'aspect blanchâtre argenté que pour le manteau plectenchymateux en anneau et les rhizomorphes hautement différenciés mais les hyphes portent des boucles.

Certains cortinaires comme *Cortinarius variecolor* (Pers.) Fr. (Agerer, 1989) montrent les mêmes caractéristiques morpho-anatomiques sauf pour la présence de boucles et l'organisation des rhizomorphes notamment l'emplacement des hyphes élargies qui ne sont pas concentrées uniquement au centre du rhizomorphe.

La mycorhize de *Gyrodon lividus* (bull. :Fr.) Sacc. (Agerer et Treu, 1993) présente les même caractéristiques que la précédente mais on note la présence de sclérotés.

5.3 Présentation de l'ECM 3

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.3.1 Fiche descriptive (planche 3)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : irrégulièrement pennée à monopodiale-pyramidale
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites, courbées à tortueuses
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques à fuselées

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : rugueuse ou filandreuse cotonneuse, à feutrage brillant blanc argenté avec une nuance violacée
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : blanchâtre-argenté violâtre quand l'air est enfermé entre les hyphes du manteau externe, deviennent ocres ou jaune-doré lorsque elles sont jeunes et changent en fauve (précisément brun roux) ou violet avec l'âge et ceci quand l'air est évacué de l'espace inter-hyphal.
- B.3. Rhizomorphes : très fréquents, connectés à la partie médiane et distale du manteau, blancs ou crème violâtre et peuvent aller jusqu'au marron foncé, très ramifiés dichotomiquement, forme de section transversale circulaire pour les Rh compacts et aplatie pour ceux qui sont lâches (en éventail), marges poilues
- B.4. Hyphes émanantes : un voile très dense, couleur blanche à crème-blanchâtre à blanc jaunissant à brun-doré, cotonneux ou filamenteux)

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

A.1. Vue de surface

- Arrangement des hyphes : plectenchymateux type C, hyphes lâchement entrelacées dans une matrice gélatineuse, ou type A
- Motif hyphal : type-anneau
- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules légèrement allongées sinueuses ou courtes à formes irrégulières larges, parois d'épaisseurs moyennes
- Couleur et surface des cellules : brun clair à ocre jaunâtre, surface lisse
- forme des extrémités proximales des hyphes émanants

A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau

- Arrangement des hyphes : plectenchymateux
- Motif hyphal : en anneau
- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules légèrement allongées sinueuses, parois peu épaisses
- Couleur des cellules : brun clair à ocre jaunâtre

A.3. Surface interne du manteau

- Arrangement des hyphes : plectenchymateux
- Motif hyphal : en anneau par parcelles
- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : allongées sinueuses à légèrement lobées à quelque peu tortueuses, parois peu minces et certaines d'entre elles sont gélatineuses plus épaisses
- Couleur des cellules : majoritairement incolores à brun très clair à brun jaunâtre ou rougeâtre

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants**B.1. Rhizomorphes**

- Connexion avec le manteau : partie distale ou médiane
- Marges : chevelues, parfois munie de structures de formes ampullaires
- Ramification : dichotomique
- Arrangement des hyphes : rarement indifférenciés, hyphes isodiamétriques, assez lâchement tissées et quelques hyphes se développent sur la marge ou légèrement différenciés, avec quelque peu d'hyphes élargies, tissées de manière compacte avec des marges assez lisse, ou lâche avec des marges chevelues, type C)
- Mode de connexion des hyphes : entremêlement, enroulés comme des cordons quand ils sont épais, anastomoses non observées.

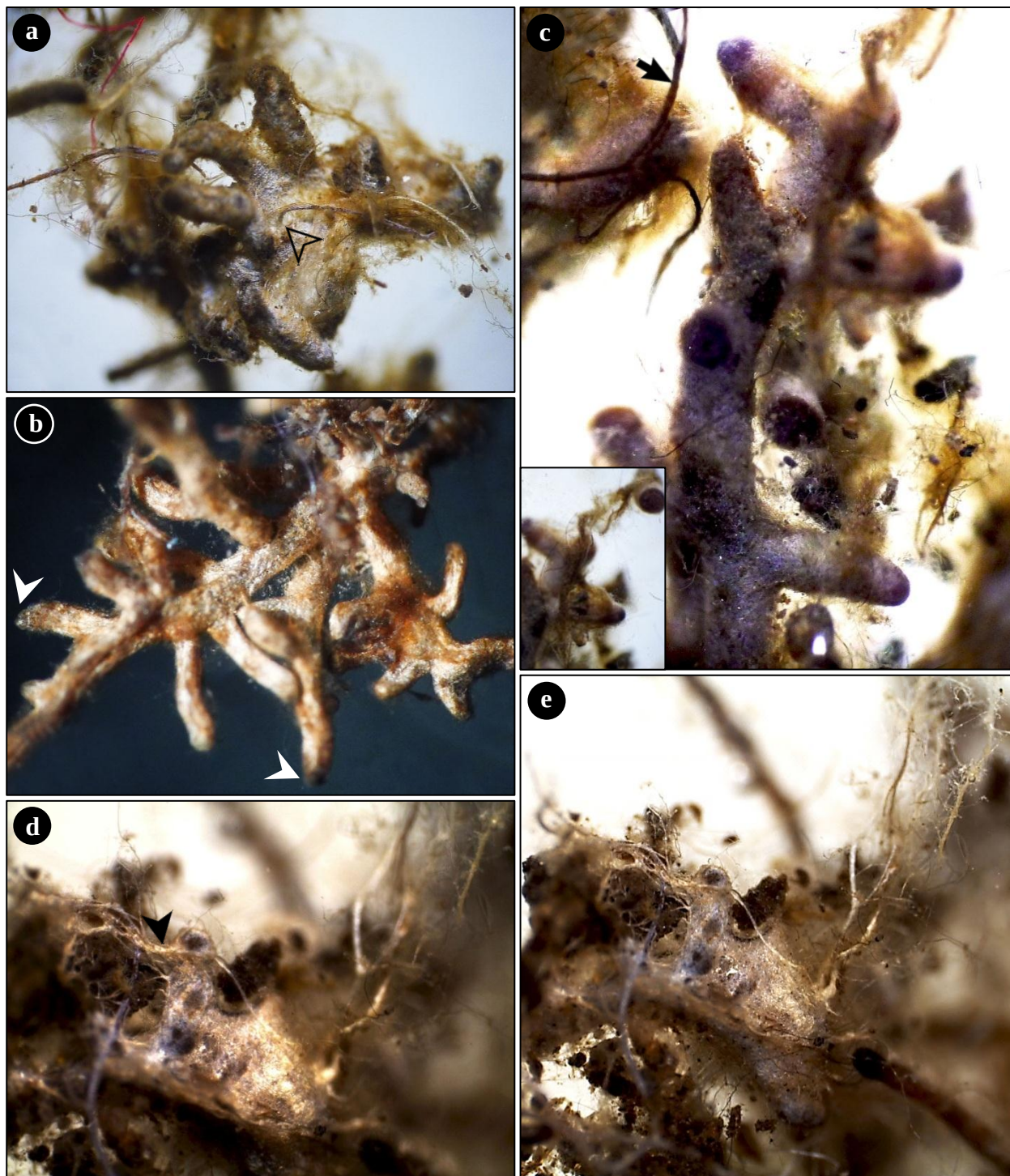
B.2. Hyphes émanants

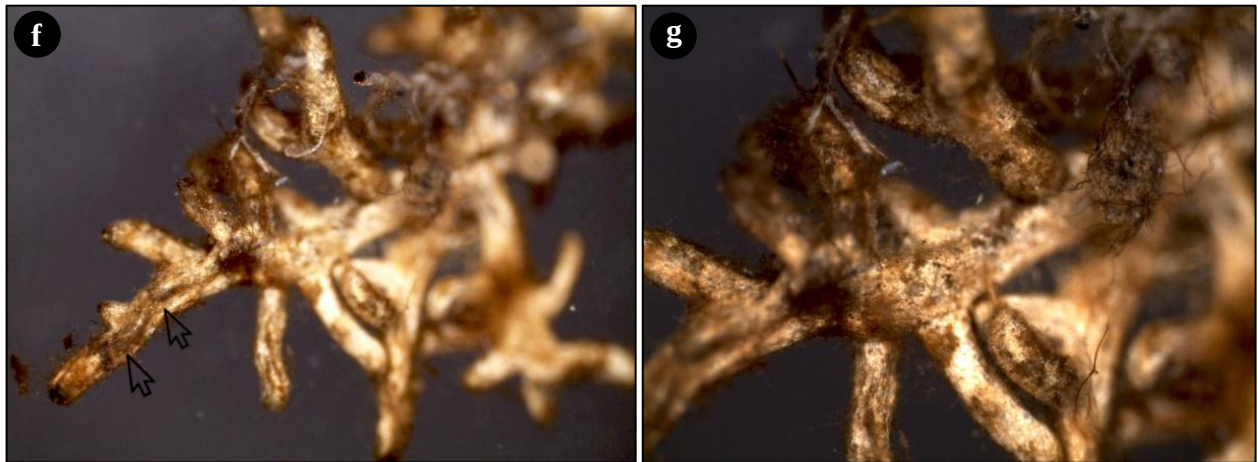
- Septa, distance : séptées avec des boucles très fréquentes au niveau de chaque septum, cellules très allongées séparées par des septa très éloignés
- Diamètre, épaisseur des parois : fines, parois cellulaires plus ou moins épaisses
- Couleur : cytoplasme incolore à brun jaunâtre, parois jaunâtres à sombres
- Surface : lisse
- Ramification : dichotomique
- Extrémités distales : quelquefois ampuleuses enflées
- Anastomoses : ouvertes avec des ponts courts

B.3. Cystides

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence
- Type d'exploration : TE à moyenne distance (TE-MD)

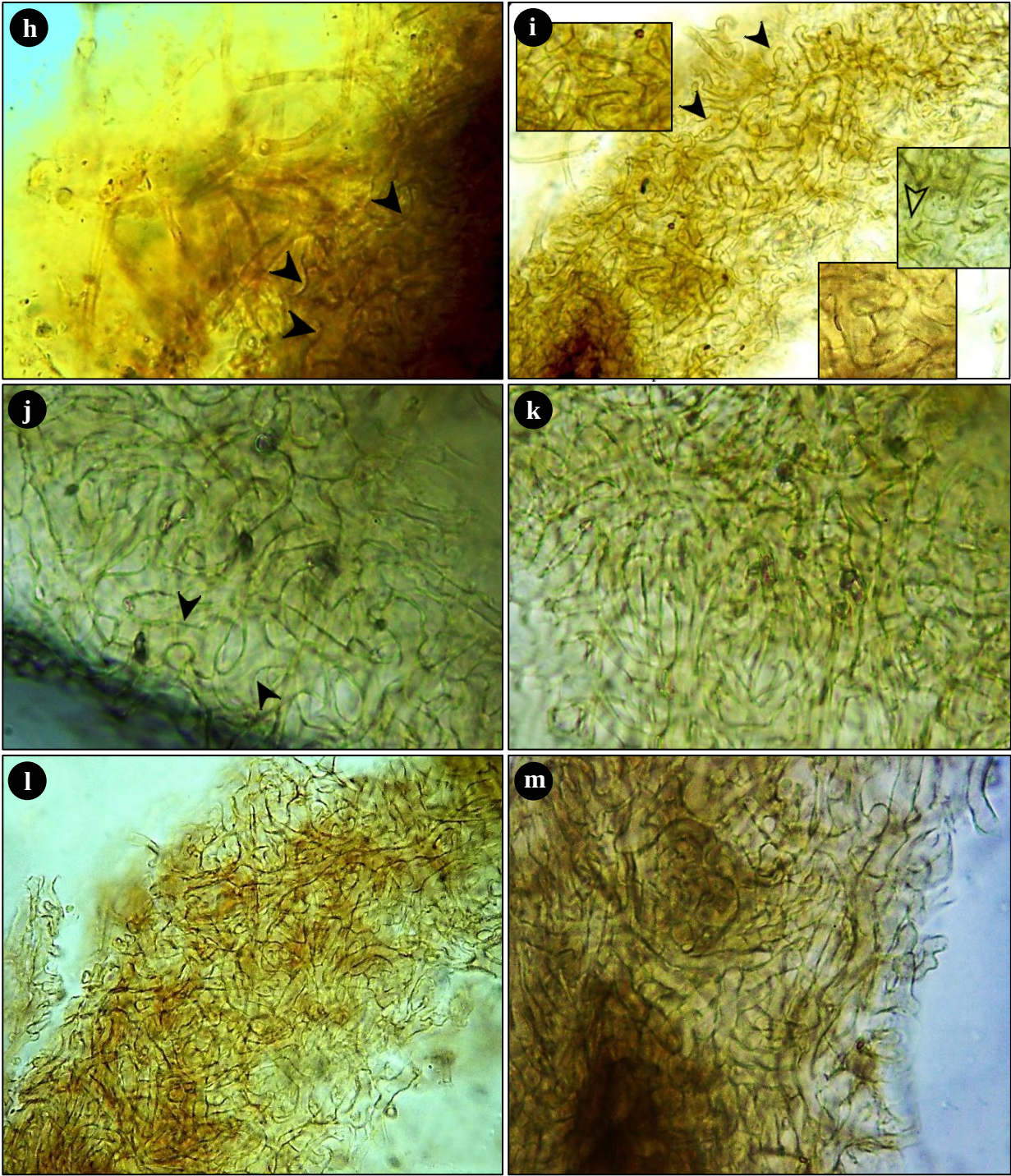
Planche ECM 3

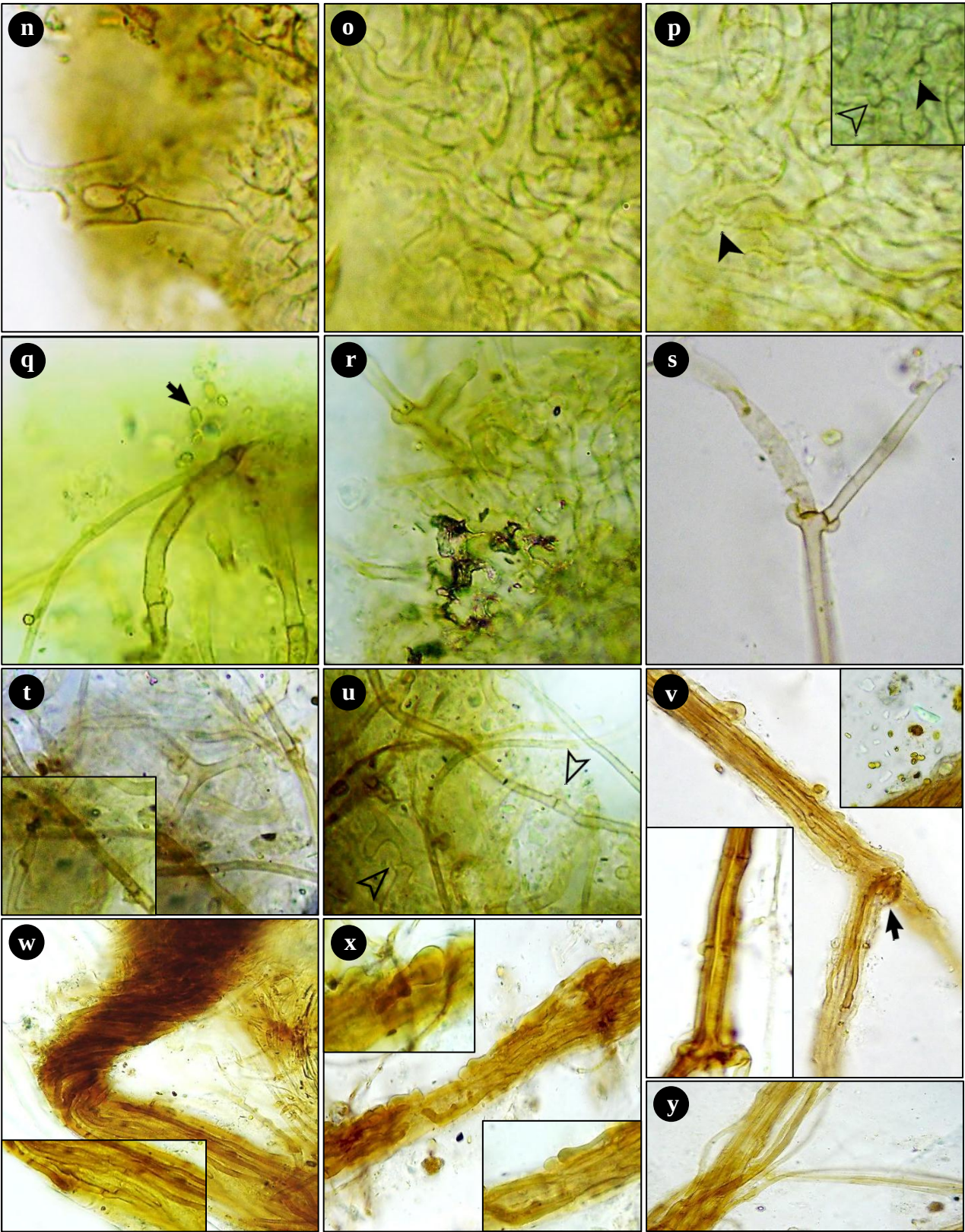




Légendes de la planche ECM 3, figures a – g : Caractères morphologiques

(a) système mycorhizien irrégulièrement penné avec des Rh et un mycélium frangeant dense de couleur dorée, extrémités non ramifiées sinueuses à légèrement tortueuses, surface du manteau hydrophobe, blanc argenté violâtre en raison de l'air enfermé entre les hyphes du manteau externe, elle change en couleur ecchymose, point de jonction du Rh avec le manteau (flèche) ; (b) système mycorhizien plus âgé, surface hydrophobe dorée due aux inclusion d'air dans l'espace inter-hyphal du manteau externe, apex fusiformes noirâtres (flèches), mycélium frangeant de couleur jaunâtre à brun doré à cuivré ; (c) système mycorhizien blanc argenté avec une nuance violâtre, apex violâtres, noter la présence de deux types de Rh, Rh lisse brun foncé (flèche) et Rh lâche très chevelu brun doré (encadré) ; (d, e) ECM à l'état jeune complètement entourée d'un éventail hyphal qui connecte plusieurs apex, Rh très fréquents, connectés à la partie médiane et distale de l'ECM (flèches), blancs ou crème à violâtres ; (f) système mycorhizien vieilli, manteau partiellement atrophié et ridé à cause de l'assèchement (flèches), apex plus foncés ; (g) apparence argentée à dorée exceptées quelques zones du manteau apparaissant brun foncé lorsque l'air piégé est retiré ou remplacé par l'eau.





Légendes de la planche ECM 3, figures h – y : Caractères anatomiques (X1000)

(h) vue en plan des couches externes du manteau, plect. montrant des anastomoses ouvertes sans ou à ponts courts (flèches), hyphes fines émergeant de cette couche externe ; **(i)** réseau d'hyphes de formes tortueuse et sinueuse arrangées irrégulièrement sans motif discernable et ramifiées dichotomiquement, anastomose fréquentes (flèches noires) (détails dans les encadrés), la flèche vide montre une boucle ; **(j, k)** couches médianes du manteau vues en plan, deux différents niveaux du focus de la même position de la couche externe vers l'interne, présentant un plect. lâche plus compact en profondeur, montrant des anastomoses ouvertes avec pont court ou long (flèches) ; **(l, m)** couches internes du manteau présentant un plect. plus dense : **(m)** cellules sinueuses très ramifiées en y et très septées, quelquefois légèrement lobées à même tortueuses ; **(n)** hyphes émanants du manteau, septées avec boucle présentant une anastomose ouverte avec un pont court ; **(o)** anastomoses ouvertes sans ou à pont court ; **(p)** hyphes septées avec des boucles en vue latérale (flèches noires) et en vue dorsale (flèche vide) ; **(q)** hyphes émanantes de diamètres variables septées avec boucle, noter la présence de terminaisons hyphale apicales fermées et légèrement enflées (flèche) ; **(r)** hyphe originaire du manteau externe, épaisse avec une jeune ramification en angle droit, septée avec boucle dans une vue latérale ; **(s)** hyphe ramifiée dichotomiquement, avec septa et boucles de connexion sur chaque branche de la bifurcation ; **(t, u)** boucles de connexion dans des vues latérales : **(t)** allongées, **(u)** en demi cercle (flèches), nouvelle ramification en angle droit, terminaisons apicales fermées légèrement gonflées, hyphes partiellement recouvertes de cristaux brillants ; **(v)** vue de surface d'un jeune Rh compact ramifié en "y" montrant une structure nodia-like (flèche), hyphes isodiamétriques septées et bouclées, noter des extrémités hyphales distales de forme claviformes à sa surface, cristaux brillants et spores de couleur ocre jaunâtre (encadré) ; **(w)** vue de surface d'un gros Rh mûre, avec des d'hyphes périphériques fines enroulées à lâchement tissées ; **(x)** vue en plan d'un Rh compact avec des cystides claviformes et de courtes excroissances à sa surface qui ressemblent à des acanthocystides (détails dans les encadrés) ; **(y)** vue de surface d'un jeune Rh très lâche dont les hyphes sont démêlées.

5.3.2 Discussion

D'après la description détaillée par Agerer (1987-2006), l'ECM en question partage beaucoup de caractéristiques avec le genre des *Ramaria*, notamment un manteau plectechymateux sur toutes les couches, un mycélium extramatriciel et des rhizomorphes abondants qui présentent des hyphes à inflation ampullacées et la présence des cristaux. Comme le genre *Ramaria*, on note la présence de structures spéciales dotées de courtes excroissances caractéristiques de ce genre qui sont peut être les acanthocystides.

5.4 Présentation de l'ECM 4

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.4.1 Fiche descriptive (planche 4)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : simple à irrégulièrement monopodiale-pennée à monopodiale-pyramidale
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites à sinueuses à tortueuses
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques à peu fuselées

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : un feutrage lâche d'hyphes enchevêtrées
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : jaune-citrin vif brillant, les hyphes se transforment en blanchâtre argenté quand l'air est séquestré dans l'espace inter-hyphal, après l'évacuation de l'air, elles deviennent brun-ocre à brun foncé.
- B.3. Rhizomorphes : très fréquents, connexion à la partie proximale, même couleur du manteau jaune-citrin vif à parfois jaune clair, ramification dichotomique, section transversale arrondie et marges faiblement lisses à très chevelues.
- B.4. Hyphes émanantes : très peu fréquentes

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux type B
 - Motif hyphal : sans motif discernable.
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules allongées rectangulaires, parois assez épaisses
 - Couleur et surface des cellules : marron jaunâtre
 - Forme des extrémités proximales des hyphes émanants : droites à flexueuses
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux
 - Motif hyphal : très souvent en anneau
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : angulaires ou géométriques, parois épaisses
 - Couleur des cellules : marron
- A.3. surface interne du manteau
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux
 - Motif hyphal : sans motif discernable
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : formes irrégulières et très lobées à tortueuses
 - Couleur des cellules : jaune clair à ocres

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

On note la présence de sclérotas de couleur jaune clair

B.1. Rhizomorphes

- Connexion avec le manteau : partie proximale
- Marges : généralement assez lisses et parfois chevelues
- Ramification : dichotomique
- Arrangement des hyphes : Rh jeunes légèrement différenciés type C, les hyphes centrales assez élargies. Rh mûres différenciées type D, certaines hyphes sont très épaisses et apparaissent distribuées au hasard, diamètre plus ou moins petit par rapport aux cellules hyphales du manteau, parois plus ou moins épaisses, septa avec boucles assez éloignés, hyphes ramifiées en Y, bulbeuse au niveau des septa, jaunes à ocres

B.2. Hyphes émanantes (très peu abondants s'étendent de la surface du manteau et parfois des rhizomorphes)

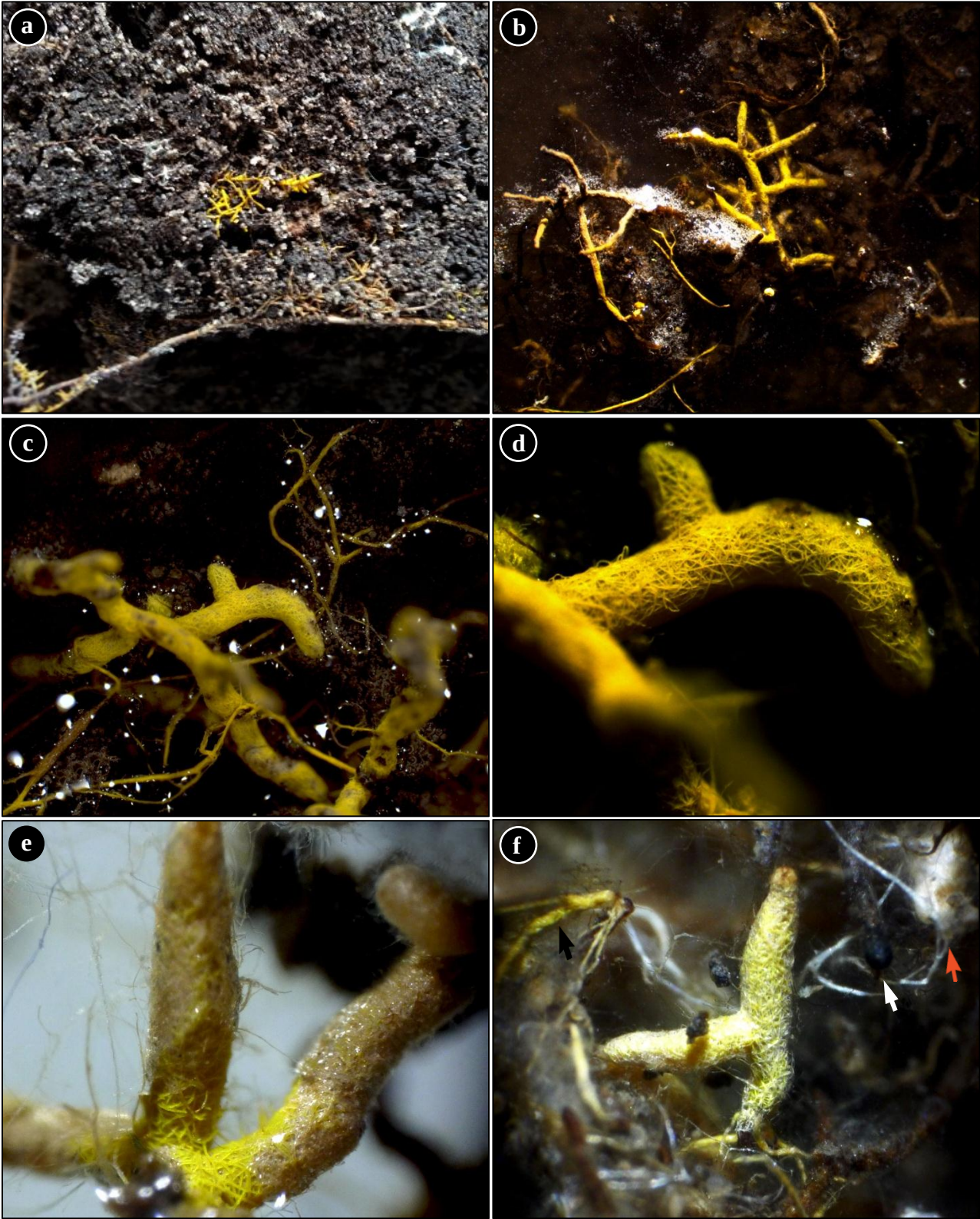
- Septa, distance : septées avec boucles, septa pas très espacés)
- Diamètre, épaisseur des parois : gros diamètre par rapport à celles des Rh, parois cellulaires minces
- Couleur : cytoplasme incolore à brun clair, membranes jaunâtres à sombres
- Surface : lisse
- Ramification : dichotomique et parfois en angle droit
- Extrémités distales : très souvent ampuleuses enflées
- Anastomoses : fermées avec septa simple sans pont

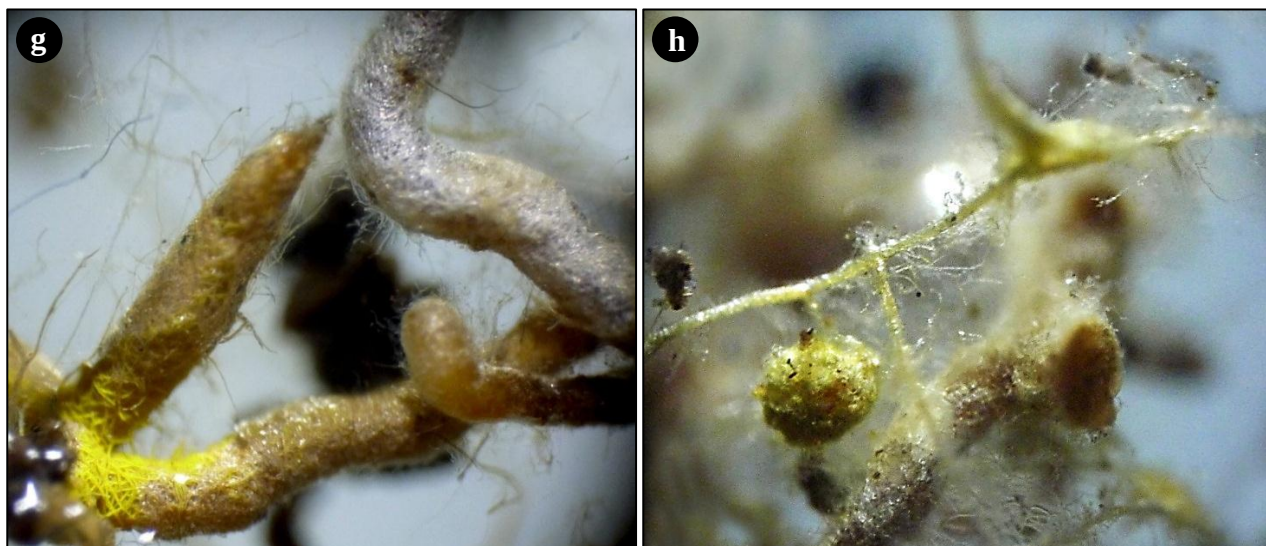
B.3. Cystides (absentes)

- Forme
- Epaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence

- Type d'exploration : ET à moyenne distance (TE-MD)

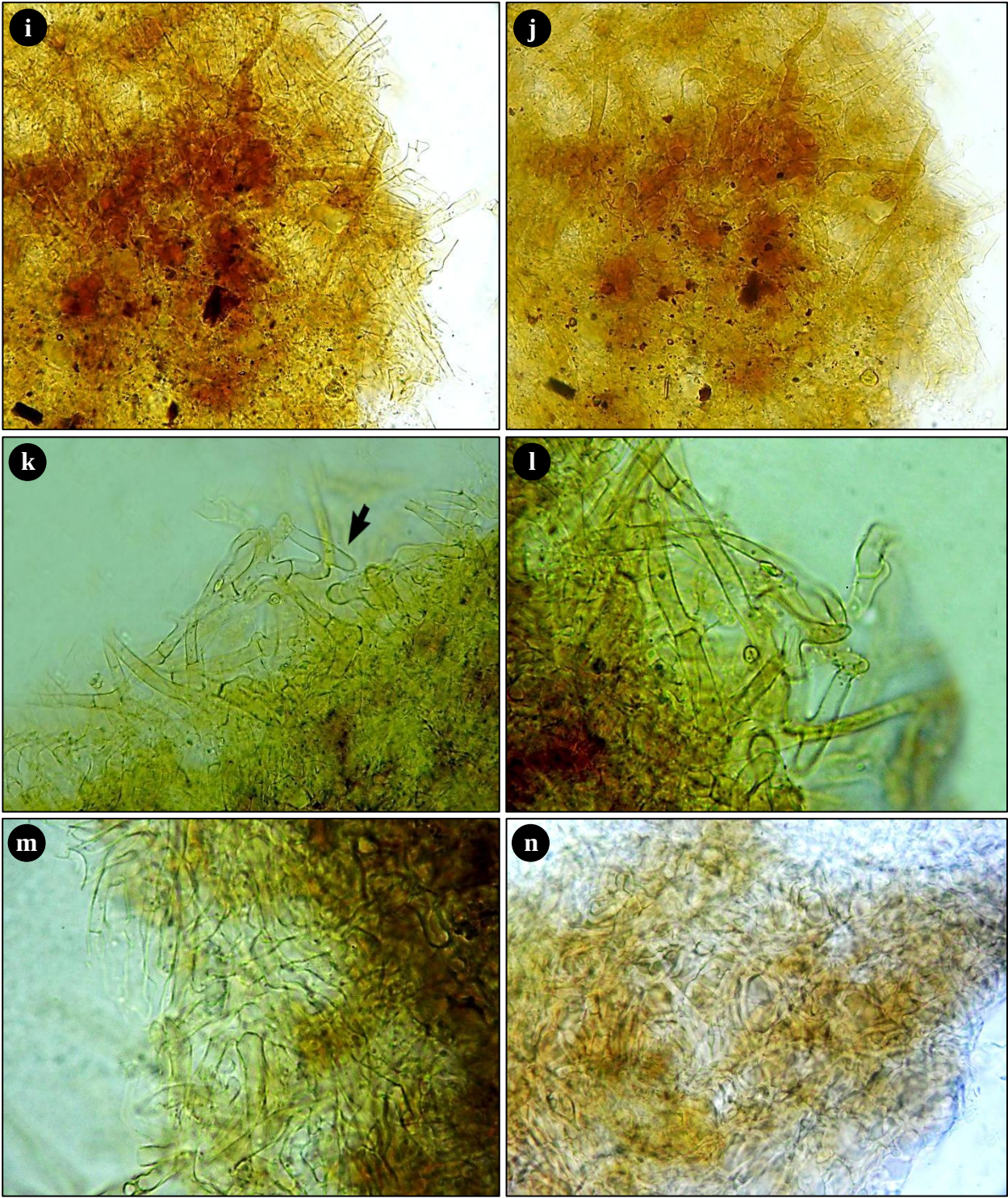
Planche ECM 4

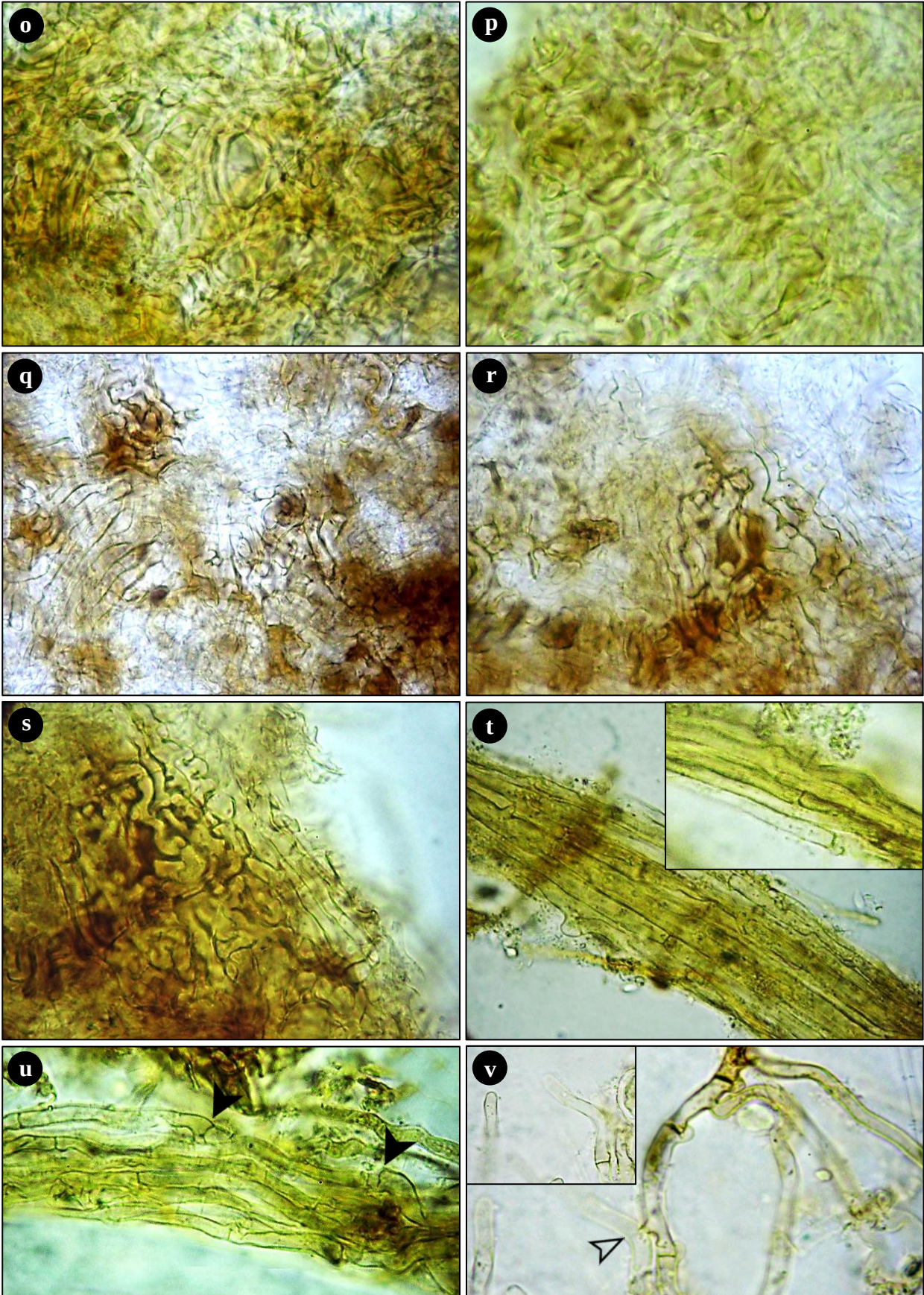




Légendes de la planche ECM 4, figures a – h : Caractères morphologiques

(a) Système mycorhizien très ramifié dans le sol ; (b) plan d'ensemble de systèmes mycorhiziens dans le sol, irrégulièrement monopodials-pennés, jaune-citrin vif ; (c, d) ECM à extrémités non ramifiées droites ou sinueuses à légèrement tortueuses: (c) apparition de parcelles sombres dues au déplacement par l'eau de l'air enfermé dans les espaces inter-hyphaux, Rh concolores, épais et très ramifiés, (d) feutrage d'hyphes lâchement enchevêtrées formant un manteau hydrophobe, l'hydrophobicité diminue avec le toucher et le manteau acquiert une couleur brune ; (e) système mycorhizien bifurqué, dénaturation et altération rapide du plectenchyme externe jaune vif (très fragile) après isolement et au contact de l'eau et apparition d'une couche du manteau jaune clair blanchâtre montrant l'aspect typique argenté dû à l'air enfermé, prenant la couleur brun-ocre à brun foncé lorsque l'air est évacué et remplacé par l'eau ; (f) apparition du morphotype en question avec un manteau d'hyphes jaunâtres et argentées et un Rh jaune vif gros et lisse (flèche noire), à côté du *c. geophilum* (ECM 1, flèche blanche) et l'ECM 2 (flèche rouge) ; (g) l'ECM 4 et l'ECM 2 (moins fragile) avoisinantes ; (h) sclérote attaché à un rhizomorphe, de couleur jaune clair.





Légendes de la planche ECM 4, figures i – v : Caractères anatomiques (X1000)

(i, j) Vues en plan de la couche superficielle du manteau dans deux niveaux du focus, montrant un réseau d'hyphes lâchement entremêlées, noter les extrémités hyphales claviformes immergées dans une matrice gélatineuse brun-orangé ; **(k, l)** gros plans sur le réseau lâche des hyphes de la couche la plus externe, hyphes septées avec boucles, ramifiées dichotomiquement, noter la présence d'anastomose ouverte proche de la pointe hyphale (flèche) et les extrémités hyphales occluses ; **(m)** vue en plan de la couche externe du manteau, plect. plus dense que la précédente ; **(n, o, p)** vues en plan des couches médianes du manteau, plect. présentant un motif d'organisation type-anneau, hyphes insérées dans une matrice gélatineuse d'un brun-jaunâtre à rougeâtre ; **(q, r, s)** couche interne du manteau en vue de plan, un plectenchyme avec des cellules de formes irrégulières, certaines très lobées à tortueuses avec des parois épaisses gélatineuses ; **(t)** vue de surface d'un rhizomorphe légèrement différenciés à marge lisse, hyphes septées, certaines avec boucles ; **(u)** vue en plan d'un Rh plus différencié très lâche avec des hyphes enroulées présentant des inflations au niveau des boucles (flèches) ; **(v)** hyphe émanate septée avec boucles au niveau de chaque septum, très ramifiée, croissance des ramifications en directions inverses et avec des parois cellulaires et des septa épais, cellules hyphales distales ampullacées (encadré), noter la présence d'une anastomose (flèche).

5.4.2 Discussion

Cette ectomycorhize est identique à celle décrite par Azul *et al.* (2006b) et est appelée *Quercirhiza annelata*. Elle a été détectée sur un sol avec matériaux sablonneux, pH 5 - 5.5, dans une forêt de chêne liège, ceci est très semblable aux conditions et à l'écologie du morphotype en question. Elle est formée par une espèce fongique qui appartient à l'ordre des Bolétales.

5.5 Présentation de l'ECM 5

La description détaillée est donnée dans l'annexe n°3

5.5.1 Fiche descriptive (planche 5)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : monopodiale-pyramidale
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : obtuses, droites à légèrement courbées, et certaines ramifications latérales sont légèrement perlées
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques à légèrement fuselées

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : grenue ou légèrement filandreuse par endroits et à courtes épines par endroits qui consistent en des cystides transparentes visibles sous le stéréoscope
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : les parties les plus jeunes sont ocres s'assombrissant en brun-orangé avec l'âge jusqu'à un marron très foncé.
- B.3. Rhizomorphes : absents
- B.4. Hyphes émanantes : peu denses, hyalines incolores à crème blanchâtre

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux type Q
 - Motif hyphal : pas de motif perceptible
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules hyphales de formes irrégulières, souvent irrégulièrement épidermoïdes à arrondies ou enflées à lobées, parois plus ou moins épaisses
 - Couleur et surface des cellules : jaunes à ocres à brun très clair avec des parois jaunâtres, surface lisse
 - forme des extrémités proximales des hyphes émanantes : cylindriques
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux
 - Motif hyphal : sans motif
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : avec des portions de cellules légèrement angulaires, plus petites
 - Couleur des cellules : même couleur
- A.3. surface interne du manteau
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux
 - Motif hyphal : sans motif particulier
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules épidermiques plus régulières
 - Couleur des cellules : même chose

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes

- Connexion avec le manteau
- Marges
- Ramification
- Arrangement des hyphes

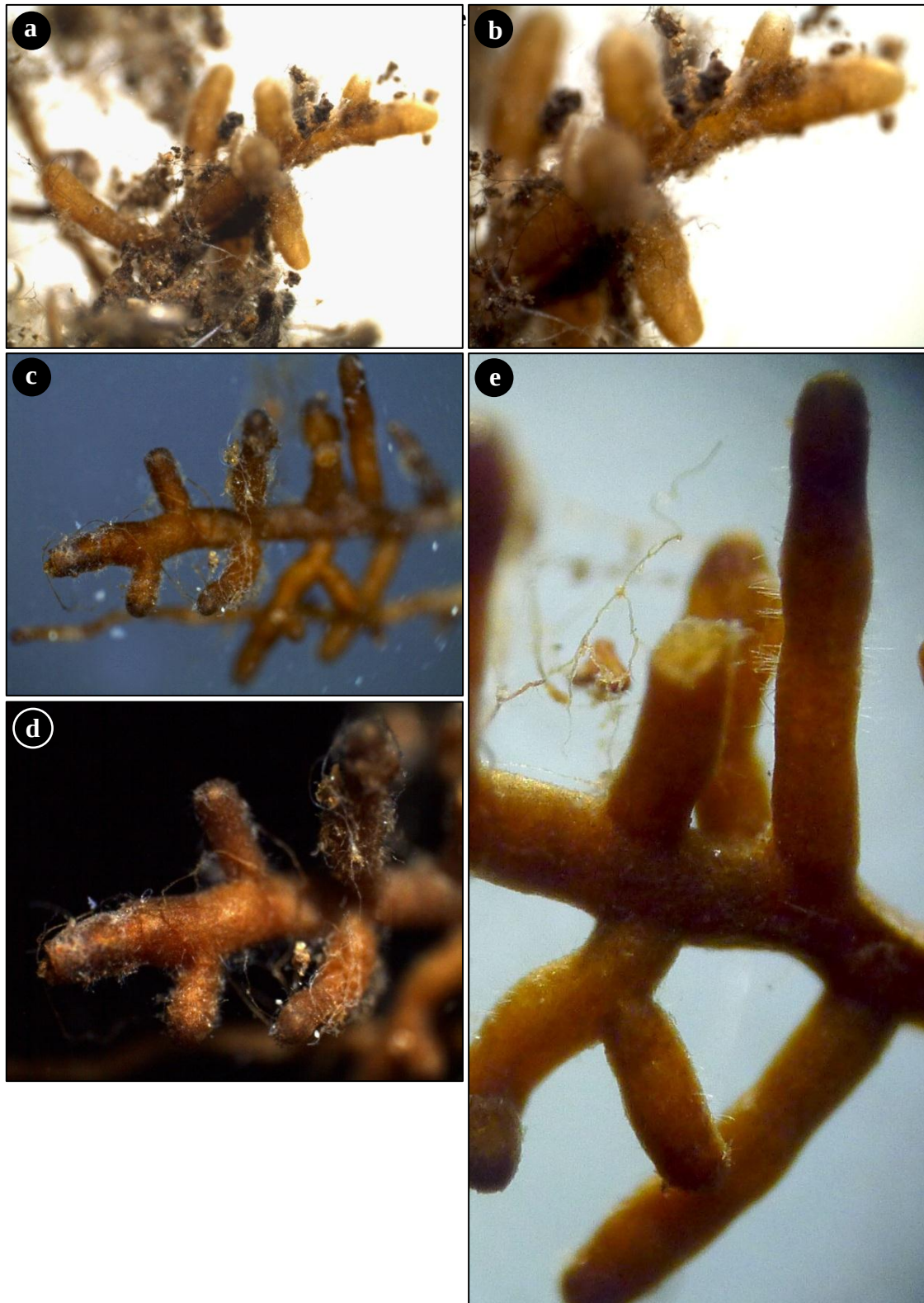
B.2. Hyphes émanantes

- Septa, distance : séptées sans boucles, cellules allongées séparées par des septa plus ou moins éloignés
- Diamètre, épaisseur des parois : assez larges, parois cellulaires plus ou moins épaisses
- Couleur : incolores à brun très clair, hyalines avec des parois jaunâtres à épaisseurs considérables
- Surface : lisse
- Ramification :
- Extrémités distales : cylindriques à quelque peu enflées
- Anastomoses : non observées

B.3. Cystides (épines courtes et saillantes qui consistent en des soies droites à bases larges se rétrécissant doucement à une pointe aigue)

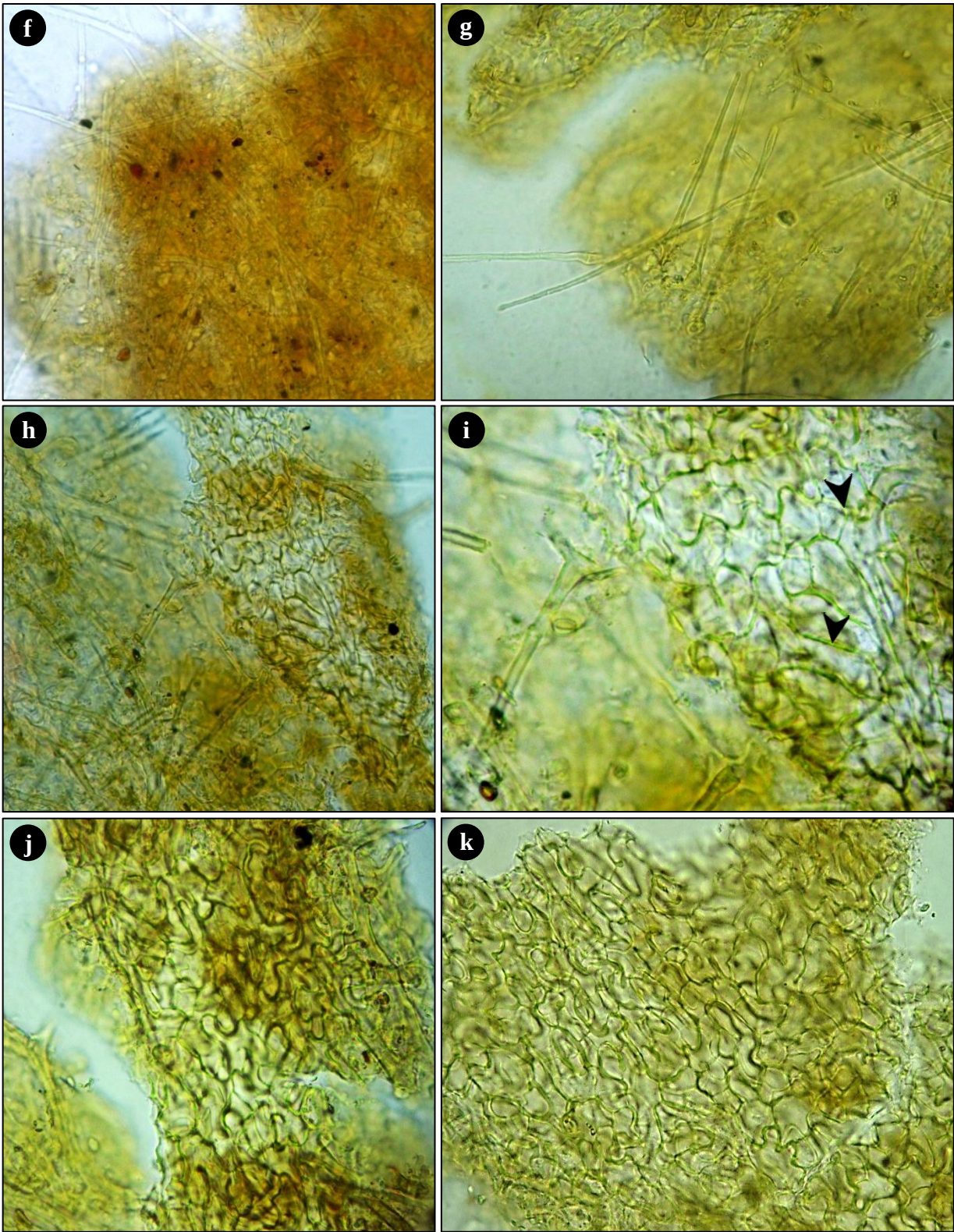
- Forme : type A
- Épaisseur des parois : assez épaisses
- Couleur : incolores à jaune clair, hyalines
- Contenu
- Surface : lisse à légèrement incrustée
- Fréquence : très fréquentes

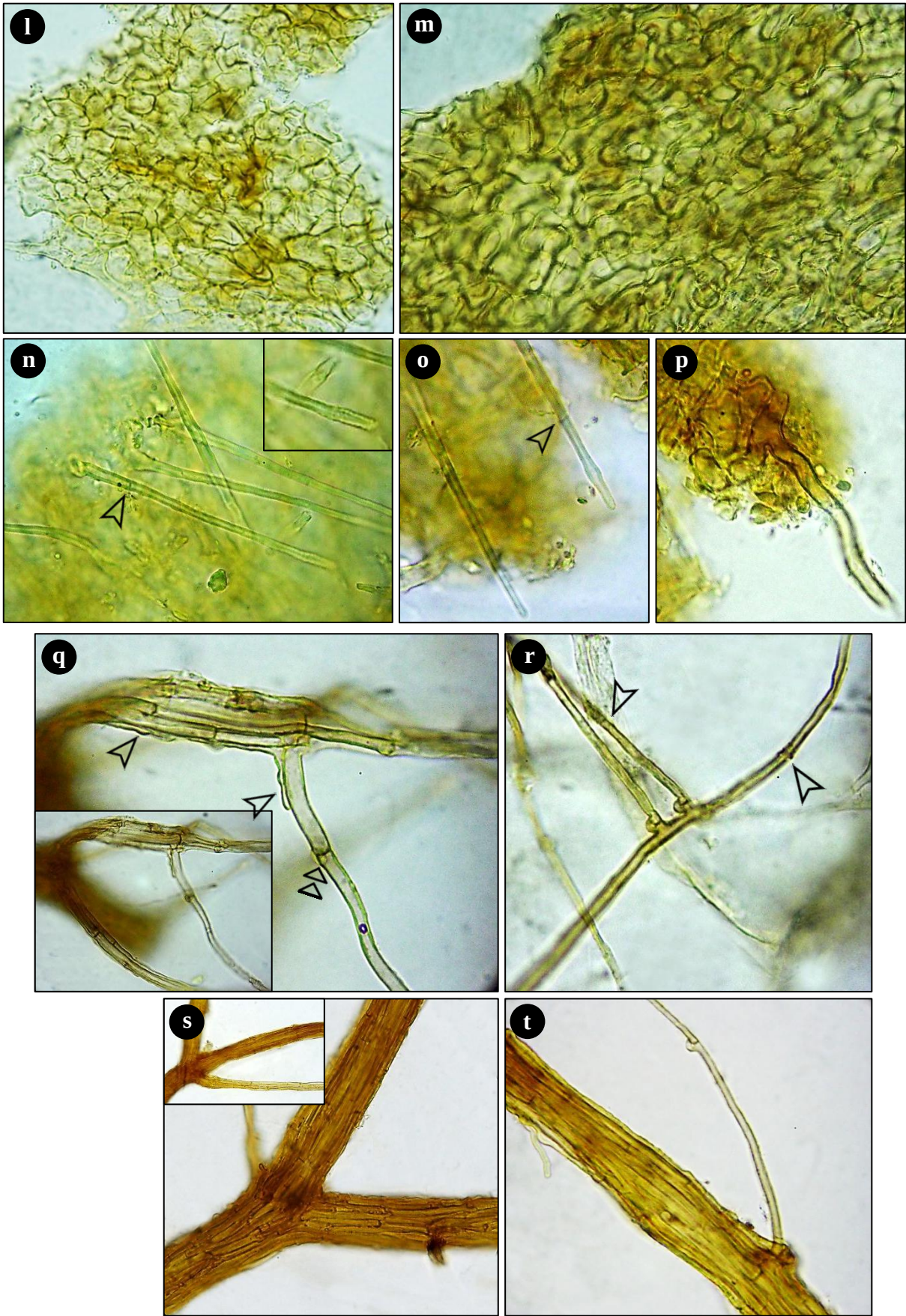
- Type d'exploration : TE à courte distance (TE-CD)



Légendes de la planche ECM 5, figures a – e : Caractères morphologiques

(a, b) système mycorhizien monopodial-pyramidal, avec des extrémités non ramifiées obtuses parfois cylindriques droites ou légèrement courbées, surface du manteau grenue recouverte partiellement de particules de sol ; (c, d) surface du manteau grenue ou légèrement filamenteuse qui montre un mycélium frangeant léger enveloppant certaines extrémités non ramifiées ; (e) système mycorhizien faisant apparaître des cystides rigides courtes hyalines et incolores originaires de la partie médiane d'une extrémité non ramifiée.





Légendes de la planche ECM 5, figures f – t : Caractères anatomiques (X1000)

(f) vue en plan de la surface du manteau recouverte de cystides (Cys) hyalines, noter la présence de particules du substrat ; (g) focus sur les Cys émanant de la surface du manteau ; (h, i) apparition, pour la même mise au point, de la couche superficielle du manteau couverte de Cys et d'hyphes de gros diamètres (flèches), et de la couche externe du manteau, pseudoparenchymateuse à cellules de formes irrégulières, épidermiques avec des portions de cellules arrondies à enflées à lobées ; (j, k) vue en plan du pseudo. plus profond avec des cellules hyphales le plus souvent épidermoïdes avec apparition de cellules angulaires ; (l) couche moyenne du manteau avec des cellules partiellement ou complètement angulaires ; (m) couche à cellules épidermiques plus régulières, de diamètres presque uniformes et plus petits ; (n) Cys acuminées, droites non ramifiées, fines et à parois légèrement épaisses, présentant généralement trois septa dont un septum à leur cellule basale (flèche) mais le plus souvent flou, pointes à surfaces lisses ou légèrement verruqueuses (encadré) ; (o) apparition du septum juste en dessous de la pointe du Cys (flèche) ; (p) hyphe émanante, prolongement d'une cellule hyphale du manteau externe, épaisse, à parois sombre en apparence.

(q) vue en plan d'un jeune Rh de couleur crème, légèrement différencié, très ramifié dichotomiquement, la marge du Rh et de la jeune ramification latérale sont entourées d'hyphes périphériques fines et tordues (flèches), hyphes centrales plus élargies que les hyphes périphériques et enflées au niveau des septa, parois épaisses, boucle de connexion en vue dorsale (double flèche) ; (r) hyphe émanant du Rh, fine et lisse très ramifiée en angle droit avec boucle à chaque ramification en plus des septa secondaires (flèches) ; (s, t) Rh plus âgés à marges lisses, très ramifiés de couleur marron foncé, légèrement différenciés avec des hyphes droites parallèlement arrangées, septées et les boucles sont floues.

5.5.2 Discussion

Cette ectomycorhize (ECM 5) est très proche de celles décrites par Pauscher *et al.* (1996), induite par l'Ascomycète *Tuber brochii* Vitt. (synonyme : *Tuber albidum* Pico.), elle s'y différencie uniquement par la ramification des systèmes mycorhiziens alors que *Tuber brochii* est simple (non ramifié). Il peut s'agir également de la mycorhize de *Tuber puberulum* Berk. & Br. décrite par Blaschke (1988) en raison de sont manteau pseudoparenchymateux à cellules épidermoïdes revêtu d'un réseau plectenchymateux d'hyphes très lâchement arrangées et des cystides droites et hyalines type A. L'espèce *Tuber sp.* décrite par Ingleby *et al.* (1990) est très similaire également.

NB : On pense que ce morphotype est un Ascomycète, tous les signes indiquent qu'il appartient au genre *Tuber* (présence de cystides et absence de boucles entre autres ; cf. disc.). En l'absence de connexion des rhizomorphes et des hyphes émanantes (images de q à t) avec le manteau, on pense que ces structures appartiennent probablement à une autre espèce envahissante. Ces rhizomorphes de couleur crème à marron foncé sont très ramifiés surtout dichotomiquement, le plus souvent à marge lisse mais rarement chevelue. Ils sont légèrement différenciés (Type C), ainsi les hyphes centrales sont plus élargies que les hyphes périphériques et enflées au niveau des septa, parois épaisses, septum à chaque ramification et sur les deux branches de la bifurcation avec une boucle au niveau de chaque septum. Les rhizomorphes peuvent former des nodulations (nodia) au niveau des points de ramifications et présentent beaucoup de boucles de connexion. Les hyphes émanantes sont septées et bouclées, fines et lisses, très ramifiées en bifurcation ou angle droit ce qui est contradictoire avec les caractères des hyphes qui émergent du manteau externe de l'ECM en question. Il s'agit probablement d'un autre champignon ectomycorhizien appartenant certainement aux Basidiomycètes (présence de boucles).

5.6 Présentation de l'ECM 6

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.6.1 Fiche descriptive (planche 6)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : simple à monopodiale-pyramidale à dichotomique
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites ou courbées
- A.3. Formes des extrémités distales : cylindriques à quelques fois gonflées et parfois même légèrement fuselées

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : légèrement rugueuse
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : jaune clair à jeune âge, les parties proximale et distale prennent une coloration sombre avec l'âge
- B.3. Rhizomorphes : absents
- B.4. Hyphes émanantes : pas denses, couleur crème à brunâtre, cotonneuses ou filamenteuses

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

A.1. Vue de surface

- Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux type L
- Motif hyphal : sans motif à type- étoile
- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires courtes et larges, parois plus ou moins épaisses
- Couleur et surface des cellules : cytoplasme incolore à jaunâtre pâle, parois jaunâtres apparaissant sombres, surface lisse
- Forme des extrémités proximales des hyphes émanantes : /

A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau

- Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux
- Motif hyphal : en étoile
- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires parfois plus larges, parois plus épaisses
- Couleur des cellules : incolores

A.3. Surface interne du manteau

- Arrangement des hyphes : pseudoparenchyme
- Motif hyphal : en étoile
- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : plus régulièrement angulaires, parois plus épaisses

- Couleur des cellules : incolores, parois jaunâtres.

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes (absents)

- Connexion avec le manteau
- Marges
- Ramification
- Arrangement des hyphes
- Mode de connexion des hyphes

B.2. Hyphes émanantes (pas très fréquentes)

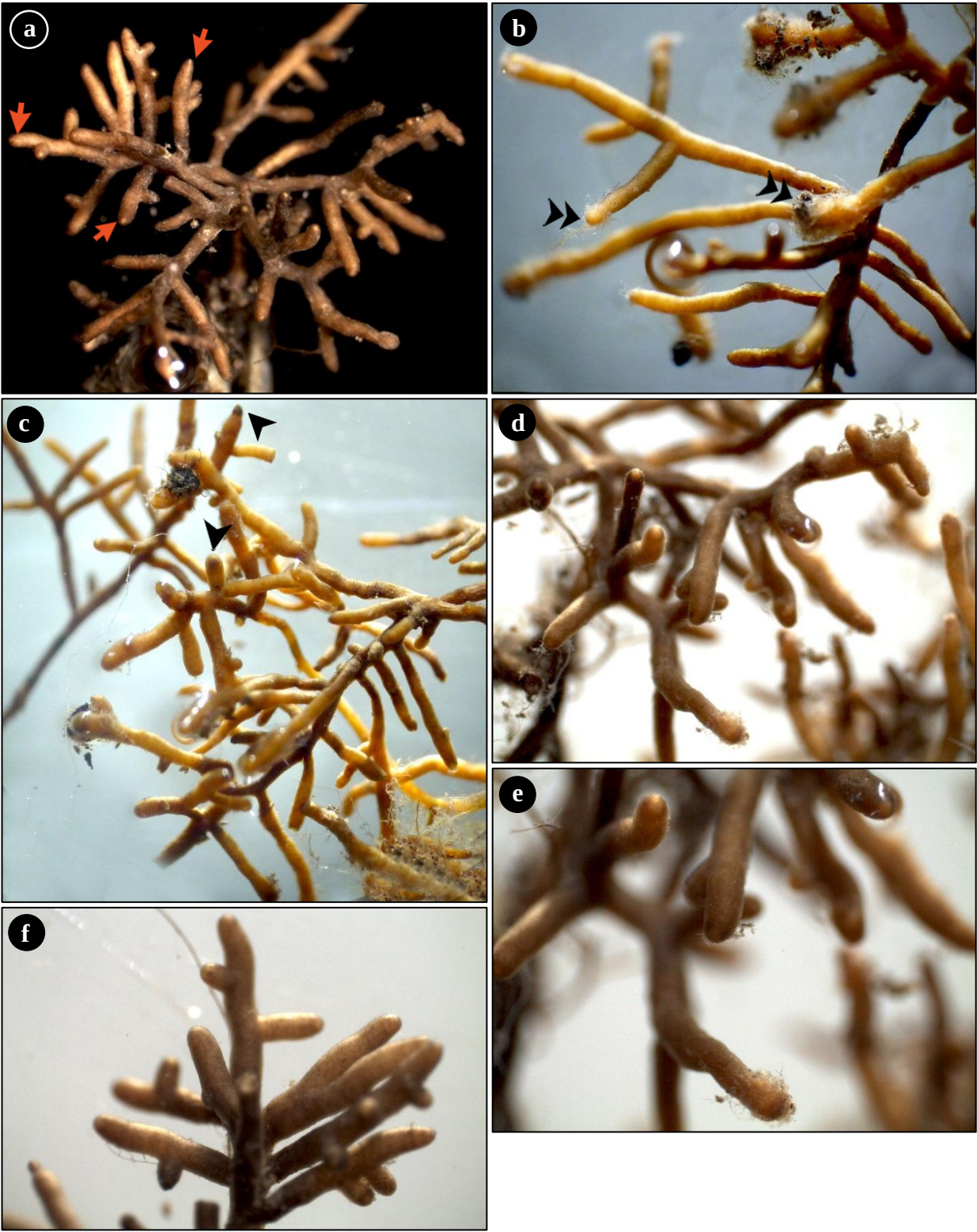
- Septa, distance : hyphes très septées sans boucles, celles étroitement liées au manteau sont fortement ramifiées et distinctement septées, les cellules hyphales sont plus courtes et souvent gonflées se rétrécissant au niveau des cloisons
- Diamètre, épaisseur des parois : larges, parois cellulaires épaisses
- Couleur : claires presque transparentes avec des parois sombres
- Surface : lisse
- Ramification : dichotomique
- Extrémités distales : cylindriques simples à fermées
- Anastomoses : pas observées

B.3. Cystides (absentes)

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence

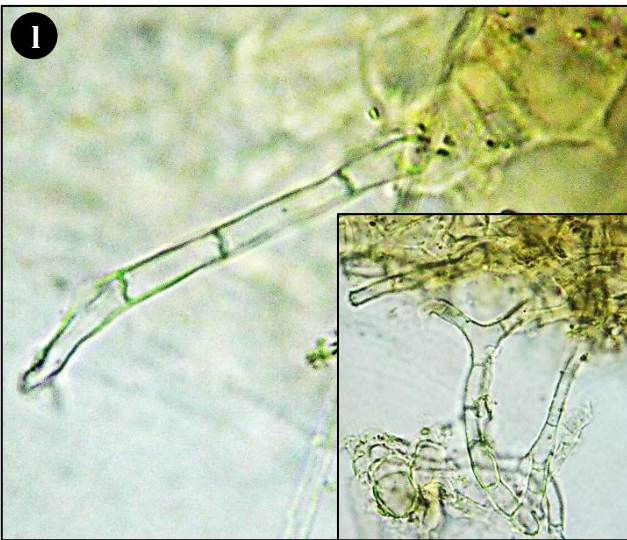
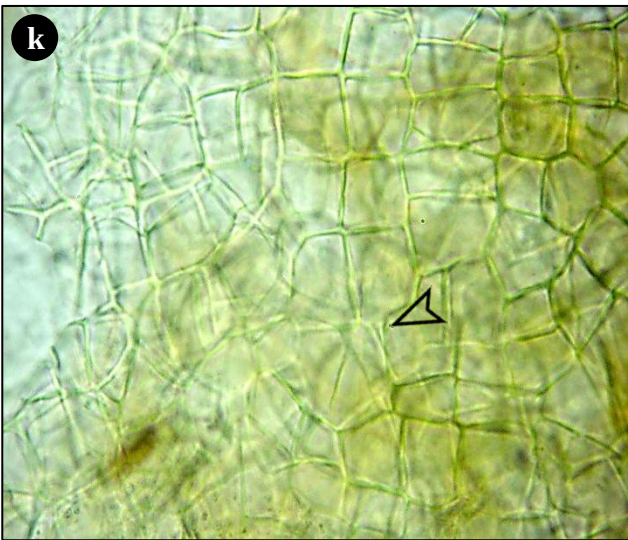
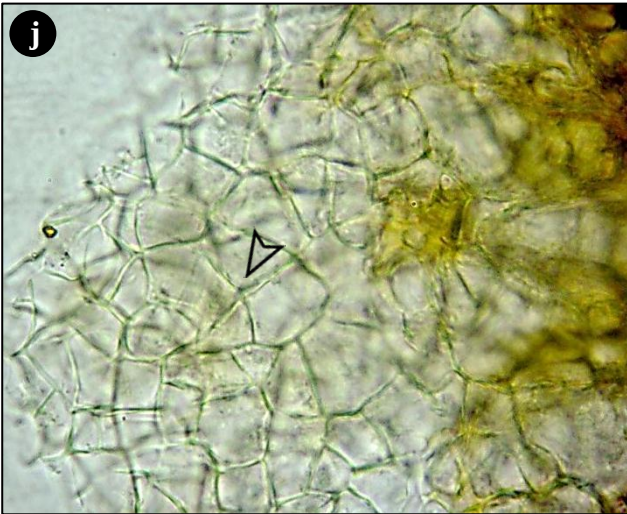
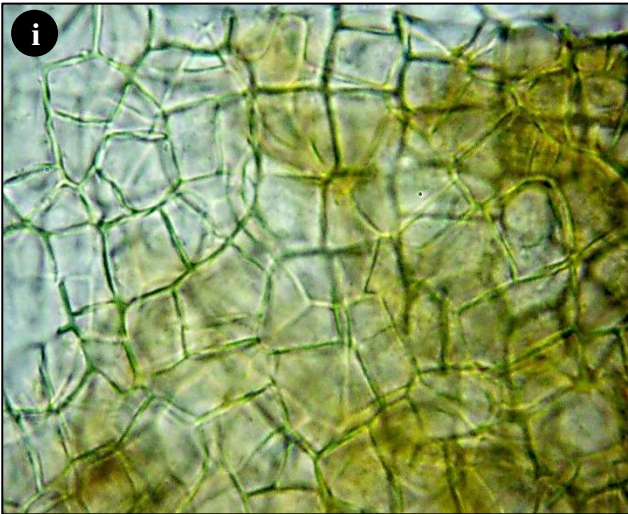
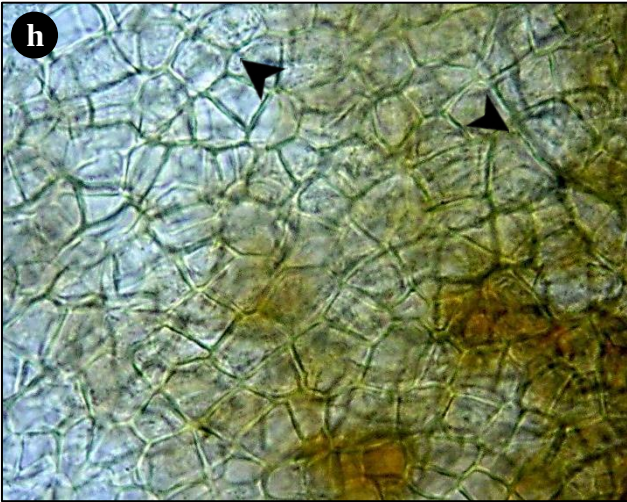
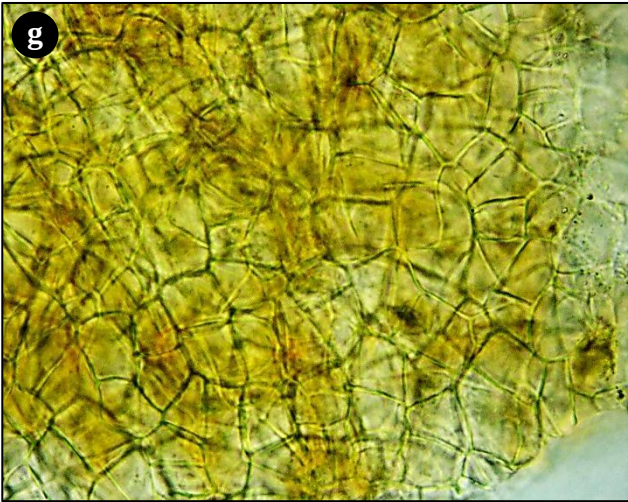
Type d'exploration : TE à courte distance (TE-CD)

Planche ECM 6



Légendes de la planche ECM 6, figures a – f : Caractères morphologiques

(a) Systèmes mycorhiziens monopodials-pyramidals ou dichotomiques, souvent formés en groupes denses, extrémités non ramifiées droites à courbées, apex légèrement fuselées (flèches) ; **(b, c)** système mycorhizien jeune, jaune clair, surface du manteau lisse ou légèrement rugueuse, exceptionnellement recouverte d'un réseau de mycélium lâche, se condensant particulièrement autour des extrémités apicales, de couleur crème à brunâtre, cotonneux ou filamenteux, auquel s'attachent des débris de sol, extrémités distales cylindriques ou quelques fois gonflées (doubles flèches), la partie proximale et la partie distale s'assombrissent avec l'âge (flèches) ; **(d, e, f)** systèmes mycorhiziens plus âgés, plus sombres, on note une sorte de film obscure recouvrant les parties les plus anciennes de l'ECM, apex le plus souvent cylindriques et rarement fuselés.



Légendes de la planche ECM 6, figures g– l : Caractères anatomiques (X1000)

(g, h) vues de surface du manteau, caractérisées par un pseudo. compact, avec cellules angulaires ou triangulaires presque isodiamétriques et de formes pas très régulières, montrant régulièrement et fréquemment le motif de distribution "en étoile" ou "en rosette" (flèches), cellules complètement ou partiellement incluses dans une matrice gélatineuse, noter la présence de petits granules à la surface du manteau ; **(i, j, k)** couches plus profondes du manteau, médianes et internes avec des cellules angulaires, plus régulières souvent de forme carrée et le motif type-étoile est conservé (flèche) ; **(l)** hyphes émanant de la couche externe du manteau, incolores, très septées sans boucles, fortement ramifiées dichotomiquement (120°).

5.6.2 Discussion

Les caractéristiques anatomiques suggèrent que le champignon responsable de l'ECM 6 est un Ascomycète. Ingleby *et al.* (1990), à travers sa description au morphotype qu'il a nommé (type ITE 4), suggèrent que les caractéristiques liées à l'anatomie du manteau marqué par un pseudoparenchyme de cellules relativement grosses, peuvent placer ce morphotype dans l'ordre des tubérales.

5.7 Présentation de l'ECM 7

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.7.1 Fiche descriptive (planche 7)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : simple à monopodiale-pennée à monopodiale-pyramidale
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites ou courbées
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques et quelques fois gonflées (avant l'éclatement du manteau apical) et parfois même légèrement fuselées.

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : granulaire et luisante
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : la partie proximale prend la couleur brun foncé et la partie distale prend la couleur brun clair à ocre jaunâtre ou crème et elle est luisante
- B.3. Rhizomorphes : absents
- B.4. Hyphes émanantes : plusieurs formes d'hyphe émanantes : (1) hyphes étroitement liées aux couches externes du manteau, couleur brun clair à foncé, leur prolongement donne la deuxième forme des hyphes ; (2) hyphes résultant de l'éclatement du manteau apical, très denses uniquement dans l'apex, couleur crème blanchâtre ou ocre jaunâtre ; (3) hyphes qui recouvrent une partie plus importante de l'extrémité de l'ECM, très dense rappelant l'aspect des Sparklers (ou Cierges magiques), de couleur bronze ; peuvent être des cystides

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface
 - Arrangement des hyphes : type transitionnel entre le plectenchyme et le pseudoparenchyme (type H/P)
 - Motif hyphal : sans motif et rarement type-étoile ou type-rosette
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires à arrondies courtes, parois très épaisses
 - Couleur et surface des cellules : cellules brunâtres, surface lisse
 - Forme des extrémités proximales des hyphes émanantes : rectangulaires ou angulaires larges, cellules hyphales se rétrécissant vers les septa
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux
 - Motif hyphal : en étoile
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : angulaires, parois épaisses
 - Couleur des cellules : brunâtres
- A.3. Surface interne du manteau

- Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux
- Motif hyphal : en étoile ou en rosette
- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires à arrondies parois très épaisses
- Couleur des cellules : brun clair

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes (absents)

- Connexion avec le manteau
- Marges
- Ramification
- Arrangement des hyphes
- Mode de connexion des hyphes

B.2. Hyphes émanantes (très denses)

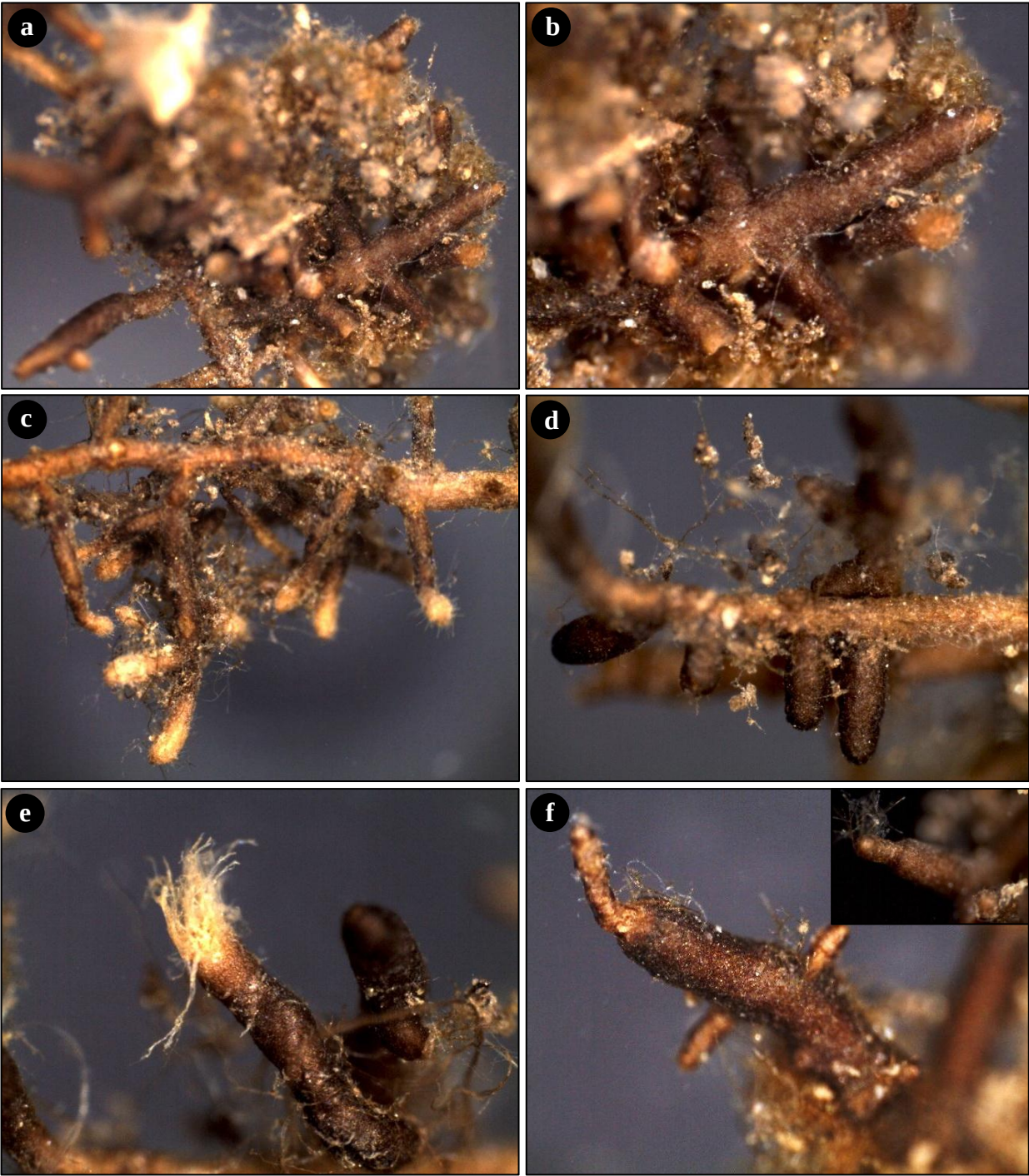
- Septa, distance : (1) les hyphes qui sont étroitement liées à la surface du manteau, sont articulées c-à-d extrêmement septées sans boucles, cellules courtes et plus gonflées séparées par des septa qui ne sont pas distants ; (2) les hyphes qui résultent de l'éclatement du manteau apical sont septées, cellules allongées en raison des septa éloignés ; (3) hyphes septées, cellules plus ou moins allongées, la distance entre les septa est remarquablement plus grande que les premières
- Diamètre, épaisseur des parois : (1) gros diamètre, parois cellulaires très épaisses ; (2) diamètre faible (hyphes minces), parois cellulaires minces ; (3) diamètre très faible (très fines), parois très épaisses
- Couleur : (1) brun clair à foncé rougeâtre, à parois jaunâtres qui apparaissent sombres ; (2) incolores hyalines à parois jaunâtres à incolores ; (3) ocre jaunâtre clair avec des parois jaunâtres à verdâtres
- Surface : (1) lisse ; (2) lisse à incrustée et recouverte de particules de sol et de spores ; (3) lisse à fortement incrustée ou verruqueuse et ces dernières dont la surface est incrustée sont caractérisées par un gros diamètre
- Ramification : (1) dichotomique ; (2, 3) à un angle droit de 90° pour la plupart et quelques ramifications dichotomiques.
- Extrémités distales : (1) cylindriques simples à l'exception de certaines, (2) cylindriques simples, (3) pointes fermées et enflées
- Anastomoses : observées surtout pour les 2^e et 3^e formes, ouvertes avec un pont hyphal court ou long.

B.3. Cystides

- Forme : claviforme large et en forme de bouteille à cou courbé
- Épaisseur des parois : épaisses
- Couleur : brunâtres
- Contenu : /
- Surface : lisse
- Fréquence : pas très fréquentes

Type d'exploration : TE à courte distance (TE-CD)

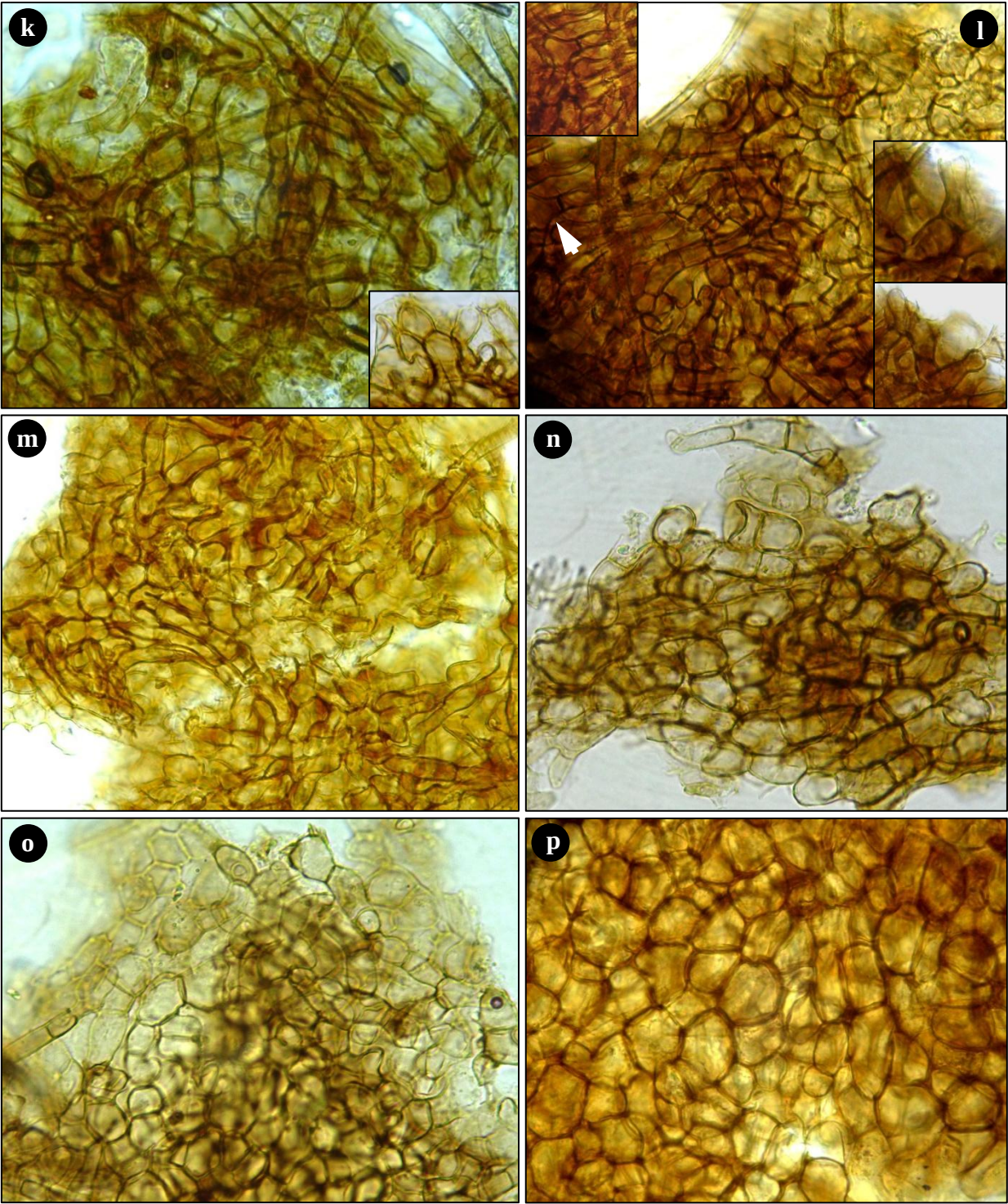
Planche ECM 7

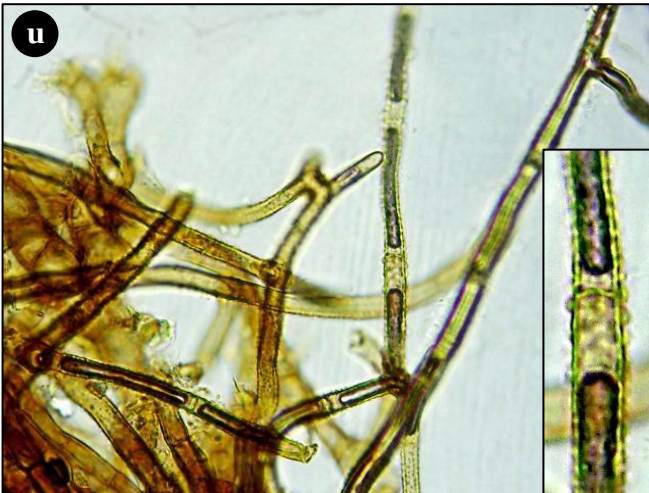
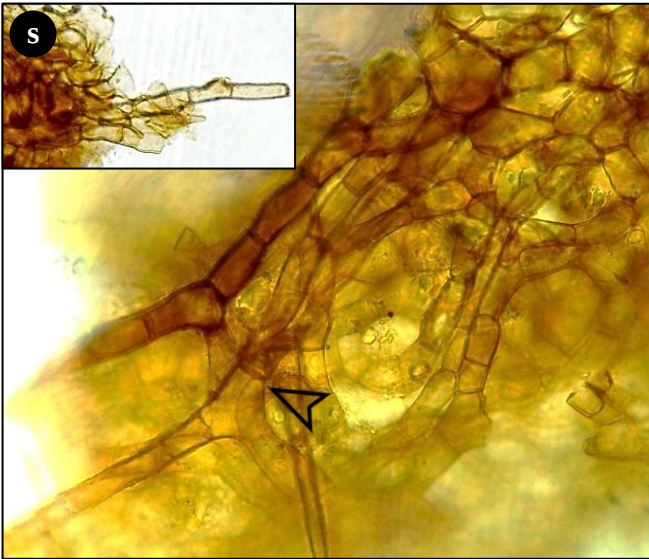
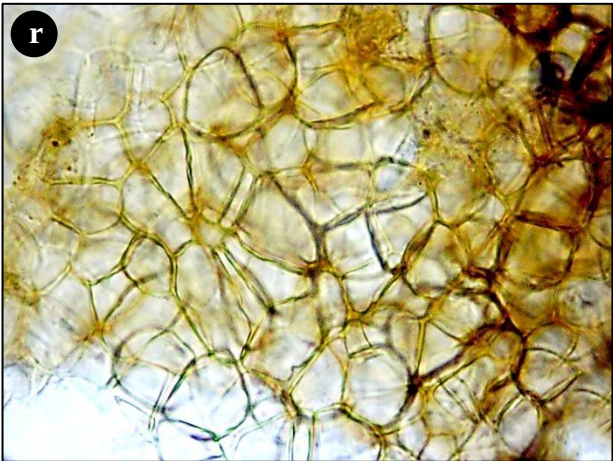
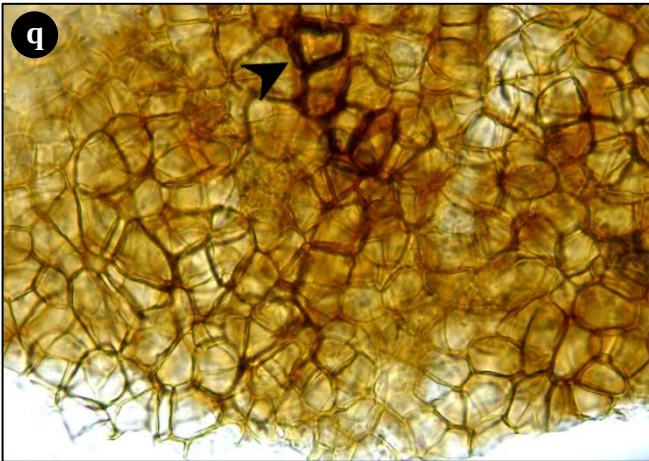


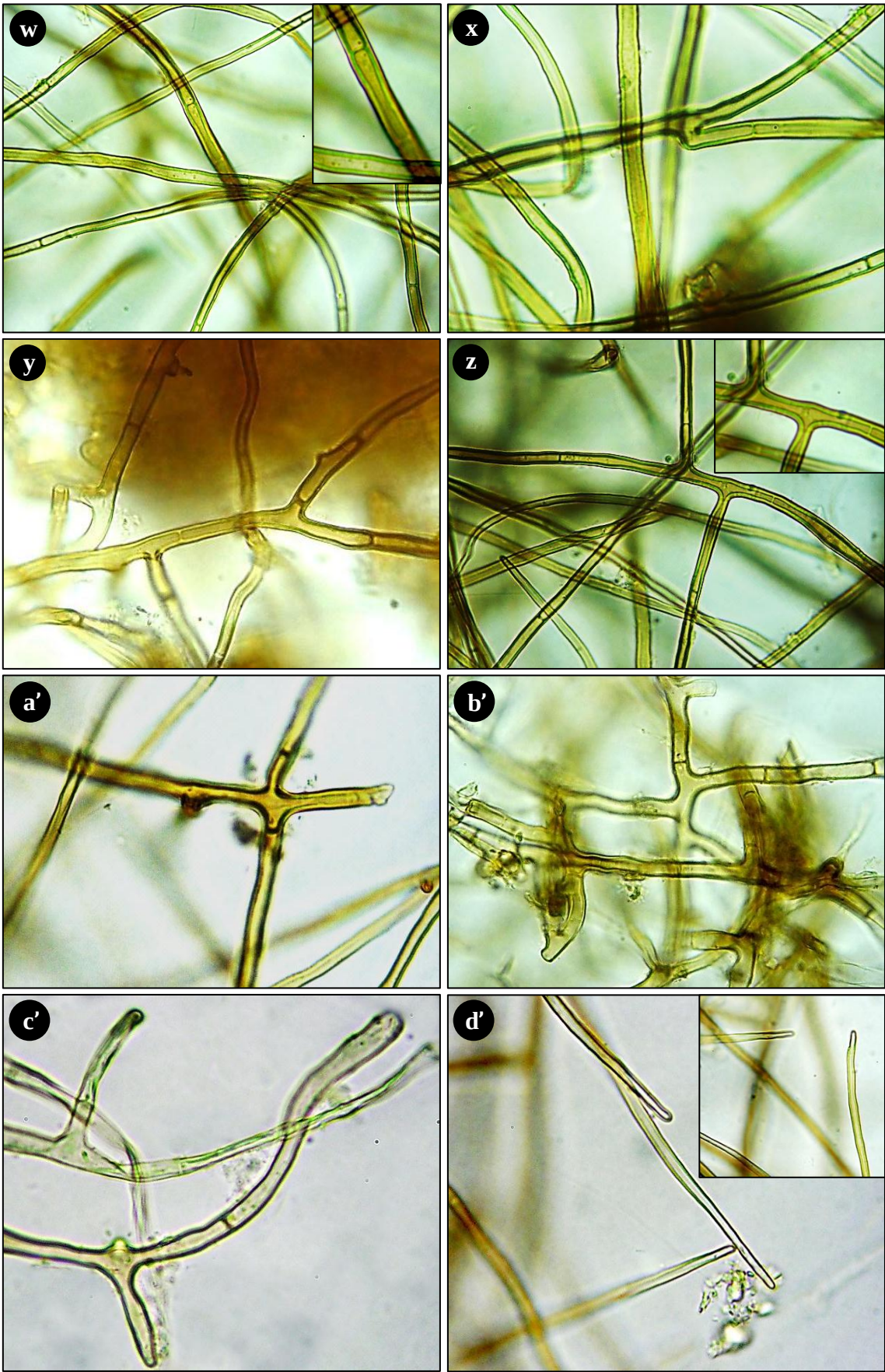


Légendes de la planche ECM 7, figures a – j : Caractères morphologiques

(a, b) Systèmes mycorhiziens monopodials-pennés, marron foncé, surface du manteau généralement rugueuse, extrémités non ramifiées droites ou courbées, mycélium frangeant dense retenant des particules de sol, (c) systèmes mycorhiziens simples (non ramifiés), les parties proximales sont d'un marron foncé et les parties distales sont ocre-jaune à brun clair, gonflées et couvertes de cystides ; (d) systèmes mycorhiziens simples et droits, marron foncé à noirâtres, apex cylindriques ; (e) les parties proximales des extrémités non ramifiées sont marron foncé noirâtre et les parties distales avant l'altération du manteau fongique sont noirâtres luisantes ou ocre-jaune à brun clair ou crème, mycélium frangeant dense résultant de l'éclatement du manteau apical, de couleur crème ou ocre jaunâtre ; (f) débordement de la racine du manteau apical, ramifications racinaires latérales perçant le manteau de la partie médiane de l'ECM ; (g, h) mycélium frangeant très dense de couleur bronze se condensant autour des apex qui rappelle l'aspect de Cierges magiques ou d'un pissenlit ; (i, j) systèmes mycorhiziens plus grêles et plus noirâtres.







Légendes de la planche ECM 7, figures k – d' : Caractères anatomiques (X 1000)

(**k**) vue en plan de la surface du manteau, réseau grossier d'hyphes de formes irrégulières, très septées sans boucles, se terminant par des inflations ampullacées et portent des Cys proéminentes (encadré), cellules courtes en raison des septa fréquents, cylindriques à gonflées ou irrégulièrement arrondies se rétrécissant au niveau des septa ; (**l**) plect. lâche, hyphes ramifiées dichotomiquement (flèche, encadré) ; (**m**) réseau hyphal superficiel, hyphes partiellement intégrées dans une matrice gélatineuse d'un brun rougeâtre qui remplit certains espaces intercellulaires ; (**n**) couches externes du manteau en section tangentielle, pseudo. à cellules angulaires ou arrondies mais avec une dominance des cellules arrondies, courtes à diamètre élevé, on observe rarement le motif de distribution "en étoile" ou "en rosette" ; (**o**) couche plus profonde, cellules de plus en plus géométriques ; (**p**) couches médianes formées par un pseudo. compact, le motif "en forme d'étoile" ou "en rosette de 4" est bien prononcé ; (**q, r**) couches internes du manteau présentant toujours un pseudo. très compact avec des cellules plus géométriques que celles des couches précédentes, distribuées "en étoiles", presque isodiamétriques, noter des parcelles de cellules avec des parois cellulaires épaisses rougeâtres (flèche) ; (**s**) hyphes de gros diamètres étroitement liés à la surface du manteau, articulées c.-à-d. extrêmement septées sans boucles, cellules courtes et plus gonflées se rétrécissant au niveau des septa simples, parois cellulaires très épaisses, couleur brun clair à brun rougeâtre foncé, ramifications dichotomiques, septa aussi épais que les parois cellulaires ou plus épais, parfois en forme de disque (flèche) ; (**t**) 1^{er} type de mycélium, filamenteux résultant de l'éclatement du manteau apical, formé par des hyphes hyalines incolores recouvertes de particules de sol (X 400) ; (**u, v**) mycélium résultant de l'éclatement du manteau apical, formé par des hyphes assez larges, septées à cellules allongées, parois cellulaires épaisses jaunâtres à incolores, surfaces lisses ou complètement recouvertes d'incrustations verruqueuses (détail dans l'encadré) , présence de ramifications et d'anastomoses ouvertes en forme de H avec un pont hyphal court, extrémités distales fermées, apparition de pores au centre de quelques cloisons des hyphes incrustées (cercle rouge), ce sont les "septa de dolipore" caractéristiques des Basidiomycètes, cytoplasme quelques fois mélanisé ; (**w-d'**) 2^e type du mycélium extramatriciel rappelant les cierges magiques (probablement des cystides) : (**w**) hyphes droites entremêlées, fines avec septa simples sans boucles, à cellules plus ou moins allongées, parois très épaisses (encadré), cytoplasme de couleur ocre jaunâtre clair avec des parois jaunâtres à verdâtres, surface lisse, très ramifiées, (**x**) anastomose, (**y**) ramification dichotomique ou le plus souvent (**z, a', b'**) en angle droits dite "en croix" pour (**a'**), parois épaisses, (**b'**) plusieurs ramifications latérales sur les deux côtés de l'hyphe ; (**c', d'**) terminaisons hyphales fermées (**c'**) gonflées ou (**d'**) fusiformes.

5.7.2 Discussion

L'identification de ce morphotype s'avère très compliquée en raison de sa couleur marron foncé et de son manteau pseudoparenchymateux en forme d'étoile ou de rosette, ce qui fait de lui un morphotype ressemblant à un grand nombre d'ECM dont *Piceirhiza nigra* (Berg et Gronbach, 1988) formée par un champignon appartenant aux Thelephoraceae, peut-être au genre *Tomentella* (Agerer *et al.*, 1995), *Quercirhiza tomentellocystidiata* (Azul *et al.*, 2006c) et *Fagirhiza setifera* (Brand, 1991). Cependant, des différences dans certaines caractéristiques fondamentales apparaissent, on cite par exemple la présence de boucles chez *Quercirhiza tomentellocystidiata*, la présence d'amas de cellules arrondies sur la surface du manteau en plus de la présence de boucles sur les hyphes émanantes chez *Piceirhiza nigra*, ainsi que les structures des cystides qui sont différentes, longue et à parois épaisses, à base enflée chez *Fagirhiza setifera*.

Sans l'existence de dolipores au niveau de certains septa qui caractérisent les Basidiomycètes et confirmerait l'appartenance probable de ce morphotype au genre *Tomentella*, on aurait cru que l'espèce en question est un *Tuber macrosporum* Vittad. Décrit par (Benucci *et al.*, 2012) à cause de sa morphologie similaire notamment la couleur du manteau et la présence d'un mycélium frangeant très dense de couleur bronze, avec des hyphes fines et très ramifiées.

5.8 Présentation de l'ECM 8

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.8.1 Fiche descriptive (planche 8)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : simple à monopodiale-pennée ou pyramidale
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites à courbés (en forme de massue)
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques à quelques fois légèrement fuselées

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : granulaire
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : ocre-orangé à brun-muscade avec des pointes plus foncées
- B.3. Rhizomorphes : absents
- B.4. Hyphes émanantes : denses, couleur crème à ocre à bronze selon la grosseur (plus elles sont grosses plus elles sont pigmentées), réseau lâchement laineux

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux type P
 - Motif hyphal : type-étoile ou type-rosette
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires et arrondies, parois peu épaisses
 - Couleur et surface des cellules : brun clair jaunâtre à foncé, surface lisse
 - forme des extrémités proximales des hyphes émanantes : cylindriques à enflées
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchyme
 - Motif hyphal : en étoile ou en rosette
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires irrégulières
 - Couleur des cellules : brun clair jaunâtre à brun foncé.
- A.3. Surface interne du manteau
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchyme
 - Motif hyphal : sans motif particulier
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : de formes irrégulières à parois parfois gélatineuses épaisses
 - Couleur des cellules : brun clair jaunâtre à foncé

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

- B.1. Rhizomorphes (absents)
 - Connexion avec le manteau
 - Marges
 - Ramification

- Arrangement des hyphes
- Mode de connexion des hyphes

B.2. Hyphes émanantes (denses et tortueuses)

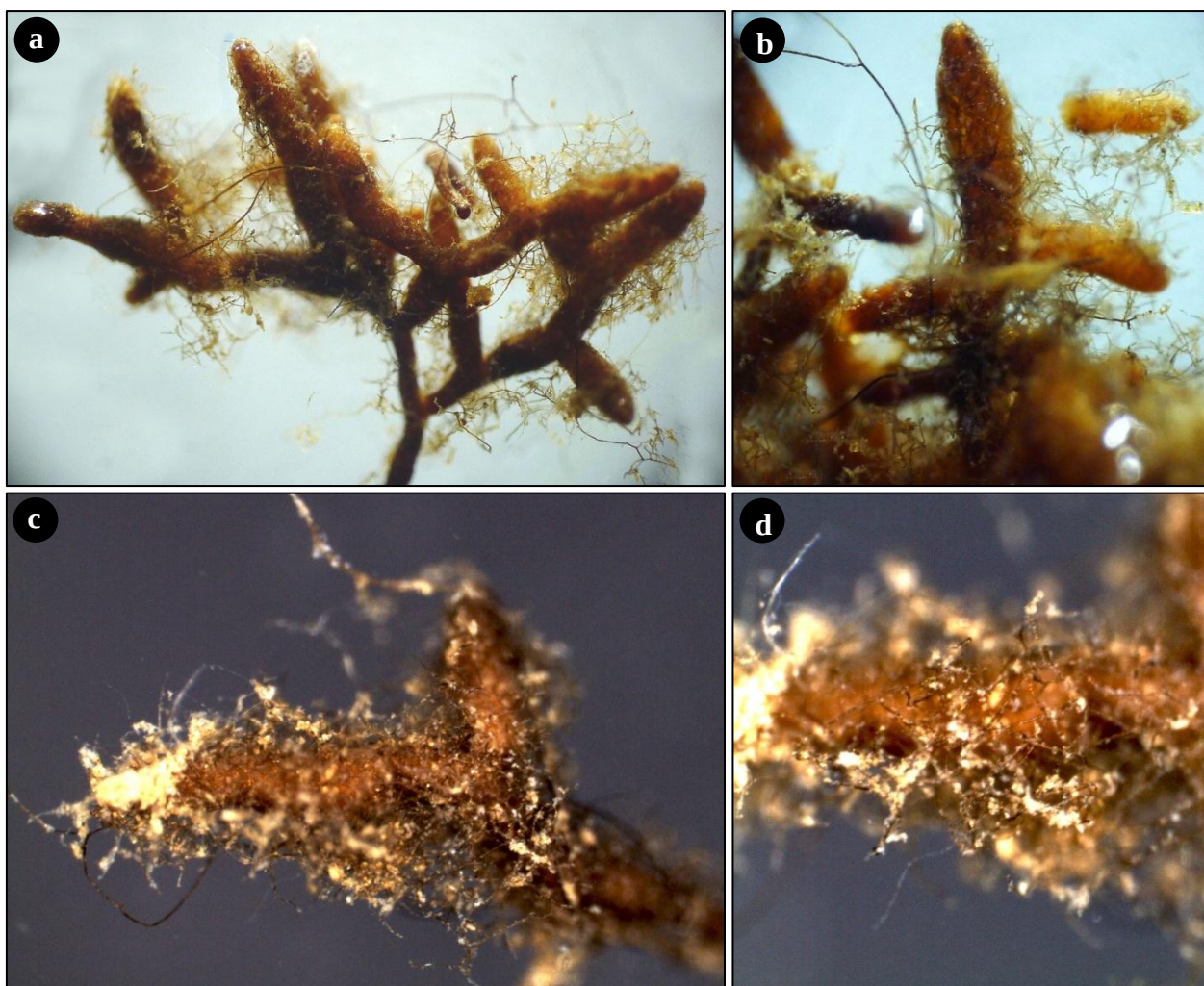
- Septa, distance : septées sans boucles de connexion, cellules allongées délimitées par des septa assez éloignés
- Diamètre, épaisseur des parois : hyphes minces à parois fines
- Couleur : brun clair à foncé
- Surface : lisse à légèrement rugueuse
- Ramification : extrêmement ramifiées dichotomiquement et en angles droit
- Extrémités distales : cylindriques simples ou occluses enflées)
- Anastomoses : ouvertes à ponts courts ou longs (type D)

B.3. Cystides (absentes)

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence

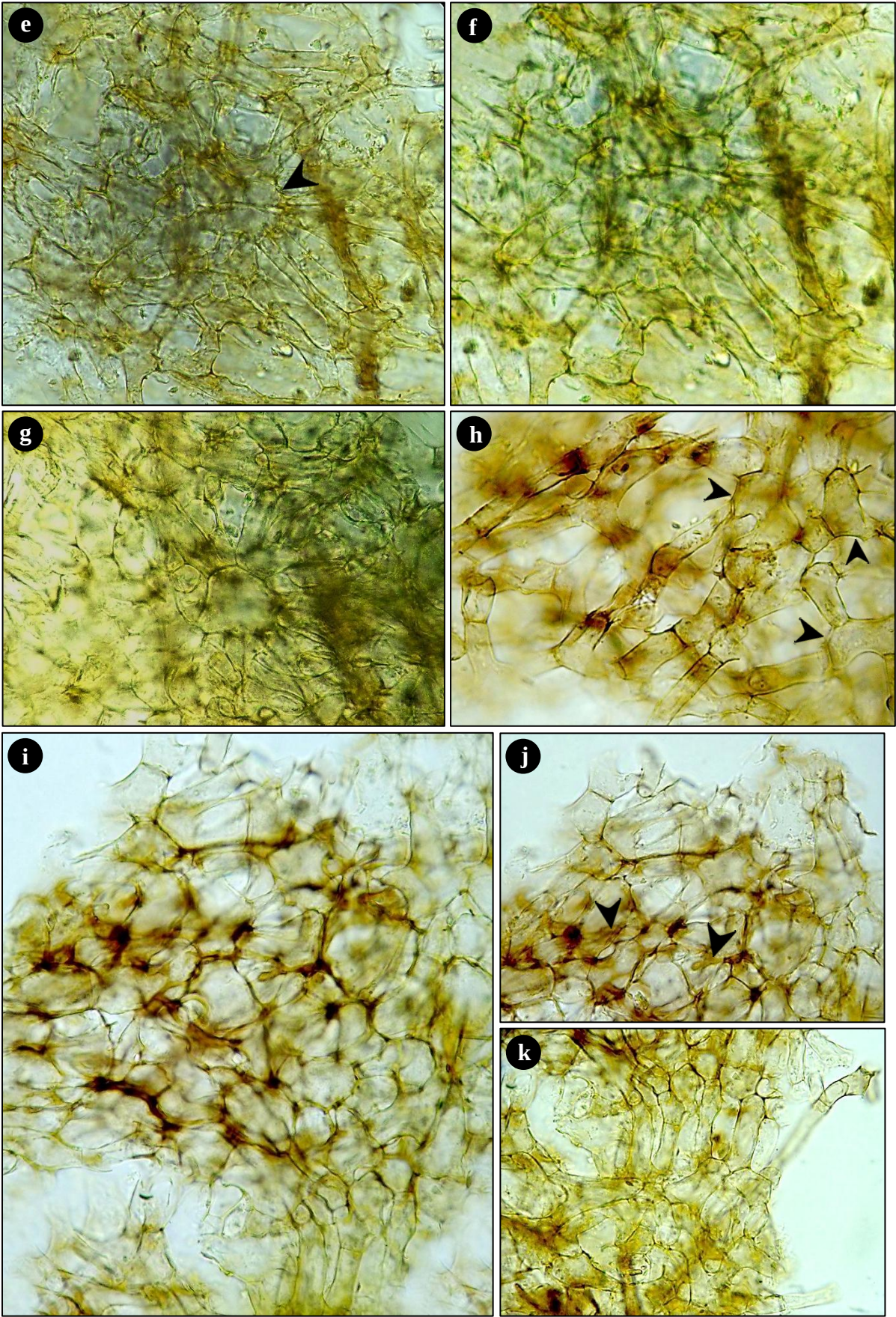
Type d'exploration : TE à courte distance (TE-CD)

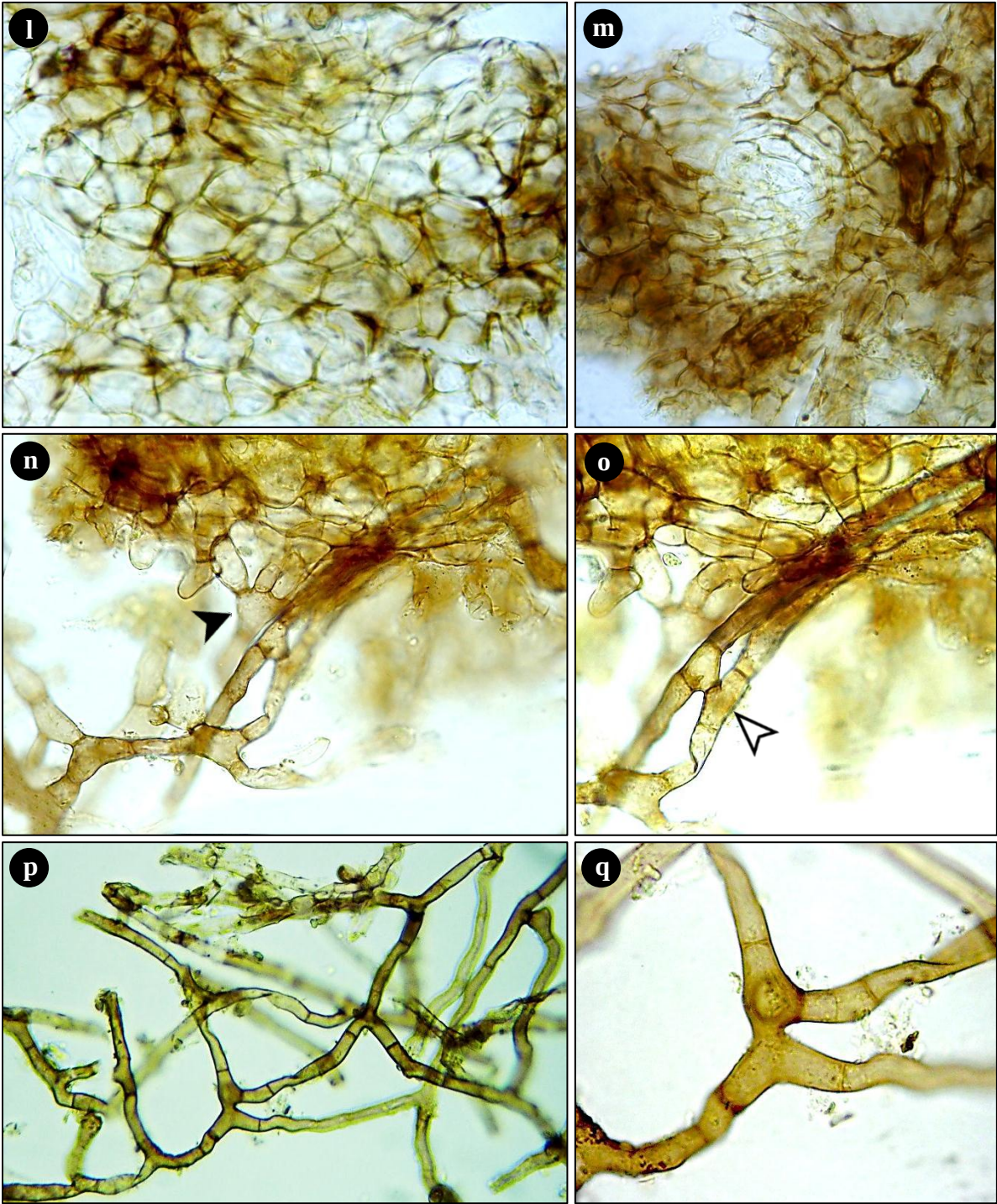
Planche ECM 8



Légendes de la planche ECM 8, figures a – d : Caractères morphologiques

(a) Systèmes mycorhiziens monopodials-pyramidals, ocre-orangé à brun-muscade, recouverts d'un mycélium extramatriciel laineux ; (b) extrémité non ramifiée en forme de massue avec un apex légèrement fuselé et luisant ; (c, d) surface du manteau granulaire laineuse, mycélium de couleur bronze.







Légendes de la planche ECM 8, figures e – v : Caractères anatomiques (X 1000)

(e, f) Réseau hyphal superficiel de la sous-couche externe qui maintient les cellules du manteau externe, présentant au centre des cellules enflées ramifiées sur tous les côtés (flèche), formant extraordinairement le centre des étoiles hyphales et le point de jonction des hyphes larges qui sont articulées et lâchement arrangées en étoile ; (g) la seconde sous-couche (interne) du réseau hyphal superficiel plus compact ; (h) cellules ovales gonflées, et les jonctions hyphales enflées (flèches) ; (i, j, k) évolution progressive du (k) réseau hyphal superficiel vers (j) le pseudo. des couches externes du manteau, avec des cellules angulaires à légèrement arrondies où domine le motif "en étoile" ou "en rosette", une masse gélatineuse brun jaunâtre s'insère entre les cellules (flèches) ; (l) couches médianes avec des cellules irrégulièrement angulaires ; (m) couches plus profondes du manteau avec des cellules de formes irrégulières, noter la présence d'hyphes sinueuses légèrement allongées qui évoluent parallèlement formant un anneau ; (n, o) hyphes émergeant de la surface du manteau dans deux différents plans du focus, présentant un diamètre élevé, une anastomose fermée par un septum simple avec un court pont ou presque manquant (flèche vide), extrêmement septées (articulées) sans boucles et fortement ramifiées, cellules plus courtes de formes ovales gonflées, cylindriques ou triangulaires, et parfois irrégulières donnant l'aspect d'une pomme de main (flèche noire) en raison des ramifications multiples et elles forment des zones de jonctions entre les hyphes ; (p-v) mycélium extramatriciel avec des hyphes émanantes assez épaisses, légèrement tortueuses et frisées, très septées sans boucles de connexion, présentant : (q) une anastomose ouverte à pont court, (r, s) des ramifications fréquentes le plus souvent en forme d'y, des septa simples fréquents, noter la présence d'une extrémité distale occluse et ampullacée (flèche), ou (t) des ramification en angle droit, cytoplasme très pigmenté (mélansé) et granulé, (u, v) jeunes et courtes ramifications en forme de coudes (flèches).

5.8.2 Discussion

Cette ECM est dotée d'une caractéristique rare et d'après Azul *et al.* (2006d), il n'existe pas beaucoup d'ECM connues qui portent une double-couche du réseau hyphal distincte en forme d'étoile étendu sur la surface du vrai manteau pseudoparenchymateux, en particulier, les cellules enflées au centre des étoiles qui sont extrêmement remarquables. Ceci rend l'identification du champignon responsable de l'ECM 8 difficile. Cependant, elle présente beaucoup de points communs et partage cette particularité rare avec *Quercirgiza stelladuplicata* décrite par Azul *et al.* (2006d), mais elles présentent une différence concernant l'organisation des hyphes. En effet, *Q. stelladuplicata* forme des cellules épidermoïdes tandis que le morphotype ECM 8 forme des cellules angulaire à légèrement arrondies qui s'arrangent en forme d'étoile ou de rosette. D'après Azul *et al.* (2006d), l'épithète spécifique "*stelladuplicata*" se réfère à la double couche du réseau hyphal de forme d'étoile.

5.9 Présentation de l'ECM 9

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.9.1 Fiche descriptive (planche 9)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : simple ou monopodiale-pyramidale
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites à courbées
- A.3. Forme des extrémités distales : fuselées

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : réticulée à l'aspect maillé d'un filet
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : jaune clair à jeune âge, foncé avec l'âge avec des pointes marron foncé et luisantes)
- B.3. Rhizomorphes : absents
- B.4. Hyphes émanantes : très rares

Caractéristiques Anatomiques

A/ caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

A.1. Vue de surface

- Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux type L
- Motif hyphal : sans motif particulier
- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires, parois épaisses
- Couleur et surface des cellules : incolores à ocre jaunâtre très clair, surface lisse
- Forme des extrémités proximales des hyphes émanants : /

A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau

- Arrangement des hyphes : pseudoparenchyme
- Motif hyphal : sans motif
- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires à arrondies, parois épaisses
- Couleur des cellules : incolores à ocre jaunâtre

A.3. Surface interne du manteau

- Arrangement des hyphes : transitoire entre le pseudoparenchyme et le plectenchyme vers le réseau de Hartig
- Motif hyphal : sans motif
- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules irrégulières, angulaires à lobées, parois partiellement épaisses
- Couleur des cellules : ocre très clair

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes (absents)

- Connexion avec le manteau
- Marges
- Ramification
- Arrangement des hyphes
- Mode de connexion des hyphes

B.2. Hyphes émanantes (très rares)

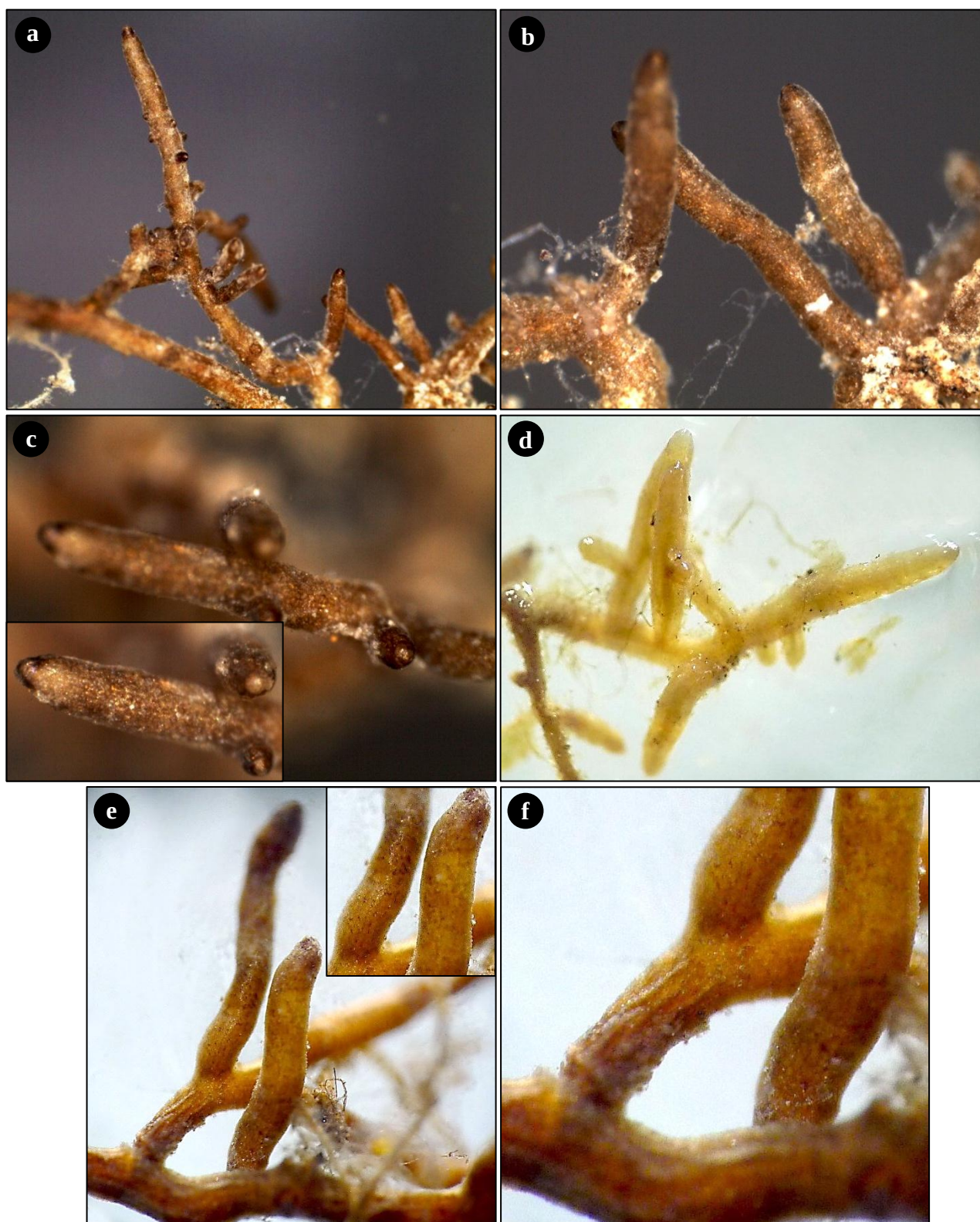
- Septa sans boucles
- Diamètre, épaisseur des parois : diamètre moyen, parois assez fines
- Couleur : incolores
- Surface : lisse
- Ramification : /
- Extrémités distales : parfois occluses enflées
- Anastomoses : /

B.3. Cystides (absentes)

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence

- Type d'exploration : TE par contact (TE-C)

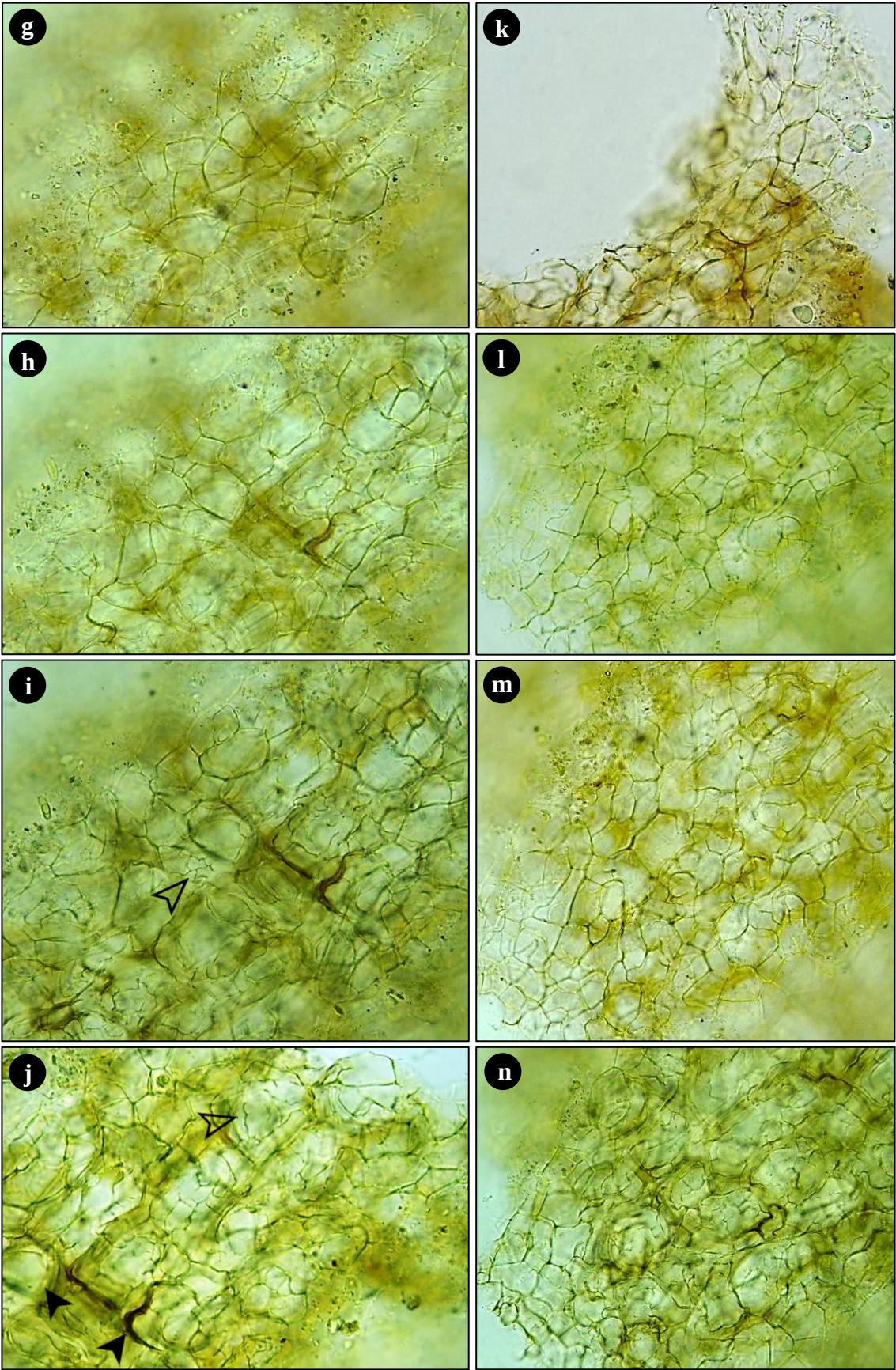
Planche ECM 9



Légendes de la planche ECM 9, figures a – f : Caractères morphologiques

(a) Système mycorhizien monopodial-pyramidal, mature ocre jaunâtre à brun ; (b) extrémités non ramifiées droites ou courbées, pointes fuselées, les pointes plus âgées sont d'un brun foncé à noirâtre, luisantes ; (c) surface du manteau réticulée et montre un aspect maillé comme un filet, transparente, cellules corticales visibles ; (d) système mycorhizien

jaune clair à l'état jeune ; **(e)** systèmes mycorhiziens simples et ramifiés, ocre jaunâtre, noircissement du manteau particulièrement de la partie distale de l'ECM, cellules corticales visibles ; **(f)** axe racinaire et une partie proximale de la mycorhize desséchées présentant des rides à leur surface externe.



Légendes de la planche ECM 9, figures g – n : Caractères anatomiques (X 1000)

(g-j) Vues en plan du manteau dans différents niveaux du focus, de la même position des couches externes vers les couches internes : **(g)** surface du manteau, pseudo. à cellules angulaires à quelque peu arrondies, noter la présence de particules de sol, **(h)** couches médianes, **(i, j)** couches internes du manteau présentant une transition entre le pseudo. et le RHg dont les cellules apparaissent de tailles plus petites, angulaires de formes irrégulières à lobées, à parois droites ou ondulées à festonnées (flèches vides), parois cellulaires rougeâtres épaissies (flèches noires), cellules corticales visibles ; **(k)** couche externe du manteau très mince, montrant des cellules incolores à ocre jaunâtre terne à parois minces ; **(l, m, n)** vues en plan des couches du manteau apicale dans différents niveaux du focus de la même position, des couches externes vers les couches internes plus profondes, présentant un réseau pseudo. avec des cellules plus petites comparées aux cellules du manteau de la partie proximale ou médiane de l'ECM.

5.10 Présentation de l'ECM 10

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.10.1 Fiche descriptive (planche 10)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : très souvent simple, monopodiale-pennée à irrégulièrement pennée
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : dans le cas des mycorhizes simple non ramifiées, elles sont obtuses avec des pointes fusiformes ou saillantes, comme elles peuvent être droites à légèrement sinueuse avec des pointes cylindriques à légèrement fusiformes (en forme de massue). Dans le cas des mycorhizes ramifiées, les extrémités non ramifiées sont parfois droites ou sinueuses, leurs extrémités distales sont rarement cylindriques, quelques fois gonflées et souvent légèrement fuselées.
- A.3. Forme des extrémités distales : /

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : légèrement granuleuse avec un mycélium frangeant cotonneux
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : jaune clair blanchâtre à jeune âge et ocre brunâtre (chamois) à un âge avancé, les pointes s'assombrissent avec l'âge et deviennent luisantes
- B.3. Rhizomorphes : absents
- B.4. Hyphes émanants : mycélium pas très abondant, cotonneux

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface
- Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux type L/P
 - Motif hyphal : sans motif clair
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires à légèrement arrondies, parois minces
 - Couleur et surface des cellules : ocre très clair à jaunâtre, surface lisse
 - forme des extrémités proximales des hyphes émanantes : /
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau (pas distinctes)
- Arrangement des hyphes
 - Motif hyphal
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois
 - Couleur des cellules
- A.3. Surface interne du manteau (pas distinctes)
- Arrangement des hyphes
 - Motif hyphal
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois

- Couleur des cellules

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes (absents)

- Connexion avec le manteau
- Marges
- Ramification
- Arrangement des hyphes
- Mode de connexion des hyphes

B.2. Hyphes émanantes (pas très abondantes)

- Septa, distance : septées sans boucles, distance assez courte)
- Diamètre, épaisseur des parois : pas trop larges, parois cellulaires moyennes
- Couleur : jaunâtre claire presque incolores et hyalines
- Surface : lisse sans verrues
- Ramification : dichotomique
- Extrémités distales : cylindriques simples
- Anastomoses : ne sont pas observées

B.3. Cystides (absentes)

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence

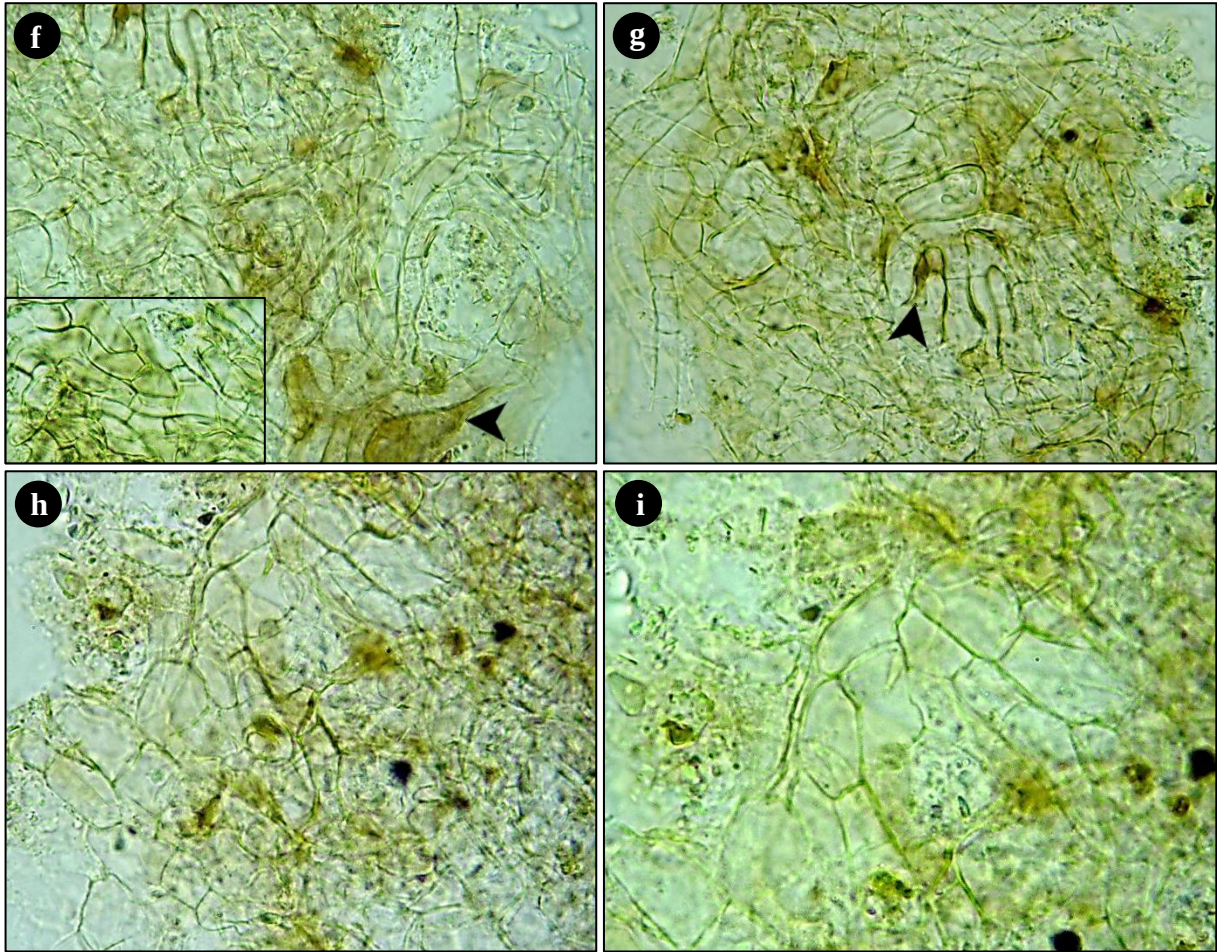
- Type d'exploration : TE par contact (TE-C)

Planche ECM 10



Légendes de la planche ECM 10, figures a – e : Caractères morphologiques

(a) Jeunes systèmes mycorhiziens, jaune clair blanchâtre, simples ou monopodials à irrégulièrement pennés, extrémités non ramifiées droites à légèrement sinueuses avec des pointes cylindriques à légèrement fusiformes (en forme de massue) ; **(b)** systèmes mycorhiziens non ramifiés, obtus avec des pointes fusiformes ; **(c)** systèmes mycorhiziens matures, ocre brunâtre (chamois), en massue, les pointes sont rarement cylindriques et souvent fuselées, luisantes s'assombrissant avec l'âge, surface du manteau granuleuse recouverte partiellement de particules de sol et de mycélium cotonneux léger ; **(d)** extrémités apicales légèrement gonflées recouvertes d'un léger mycélium cotonneux blanchâtre et fin et de particules de quartz ; **(e)** ECM jaune clair, pointes claires cylindriques à peu gonflées à jeune âge (flèche vide), fuselées brunissant à maturité (flèches noires).



Légendes de la planche ECM 10, figures f – i : Caractères anatomiques (X 1000)

(f, g) Parties du manteau revêtues d'un réseau d'hyphes larges lâchement arrangées, très septées sans boucles, ramifiées en forme d'y (encadré), intégrées dans une matrice gélatineuse dans certaines portions (flèches) ; (h, i) surface du manteau partiellement recouverte de particules de sol et de cristaux, manteau externe pseudoparenchymateux avec des cellules angulaires à légèrement arrondies, de formes et de tailles variables.

5.11 Présentation de l'ECM 11

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.11.1 Fiche descriptive (planche 11)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : monopodiale-pyramidale à irrégulièrement pennée
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites à légèrement courbées
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : lisse à granulaire
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : les parties jeunes sont jaune clair, les parties les plus anciennes prennent une coloration foncée qui tire sur l'orange avec des pointes marron foncé
- B.3. Rhizomorphes : absents
- B.4. Hyphes émanantes : rares

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface
 - Arrangement des hyphes : type transitionnel entre le plectenchyme et le pseudoparenchyme (type H)
 - Motif hyphal : sans motif
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : formes irrégulières, cellules allongées à gonflées à parfois épidermiques, parois peu épaisses
 - Couleur et surface des cellules : incolores à légèrement jaunâtres à ocre verdâtre, surface lisse
 - forme des extrémités proximales des hyphes émanants : /
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchyme
 - Motif hyphal : pas de motif de distribution
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : épidermoïdes irrégulières
 - Couleur des cellules : même couleur
- A.3. Surface interne du manteau
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux
 - Motif hyphal : pas de motif particulier
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules épidermoïdes plus régulières à quelques fois angulaires, parois épaisses
 - Couleur des cellules : ocre très clair

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes (absents)

- Connexion avec le manteau
- Marges
- Ramification
- Arrangement des hyphes
- Mode de connexion des hyphes

B.2. Hyphes émanantes (pas denses, se retrouvent surtout autour des apex)

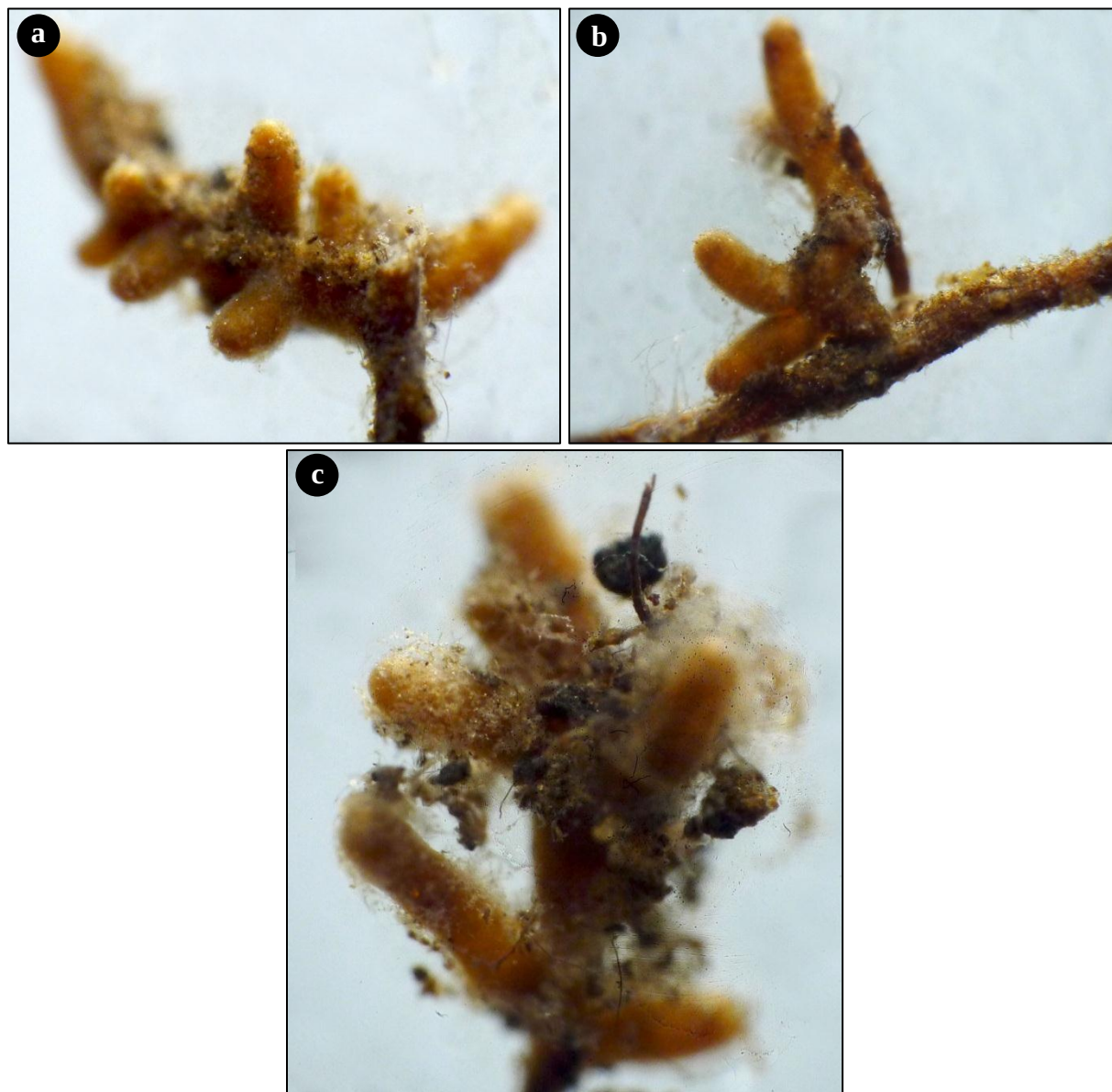
- Septa, distance : septées et bouclées
- Diamètre, épaisseur des parois : assez élevé, parois fines
- Couleur : incolores
- Surface : lisse
- Ramification : pas fréquentes et dichotomiques
- Extrémités distales : /
- Anastomoses : pas observées

B.3. Cystides (absentes)

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence

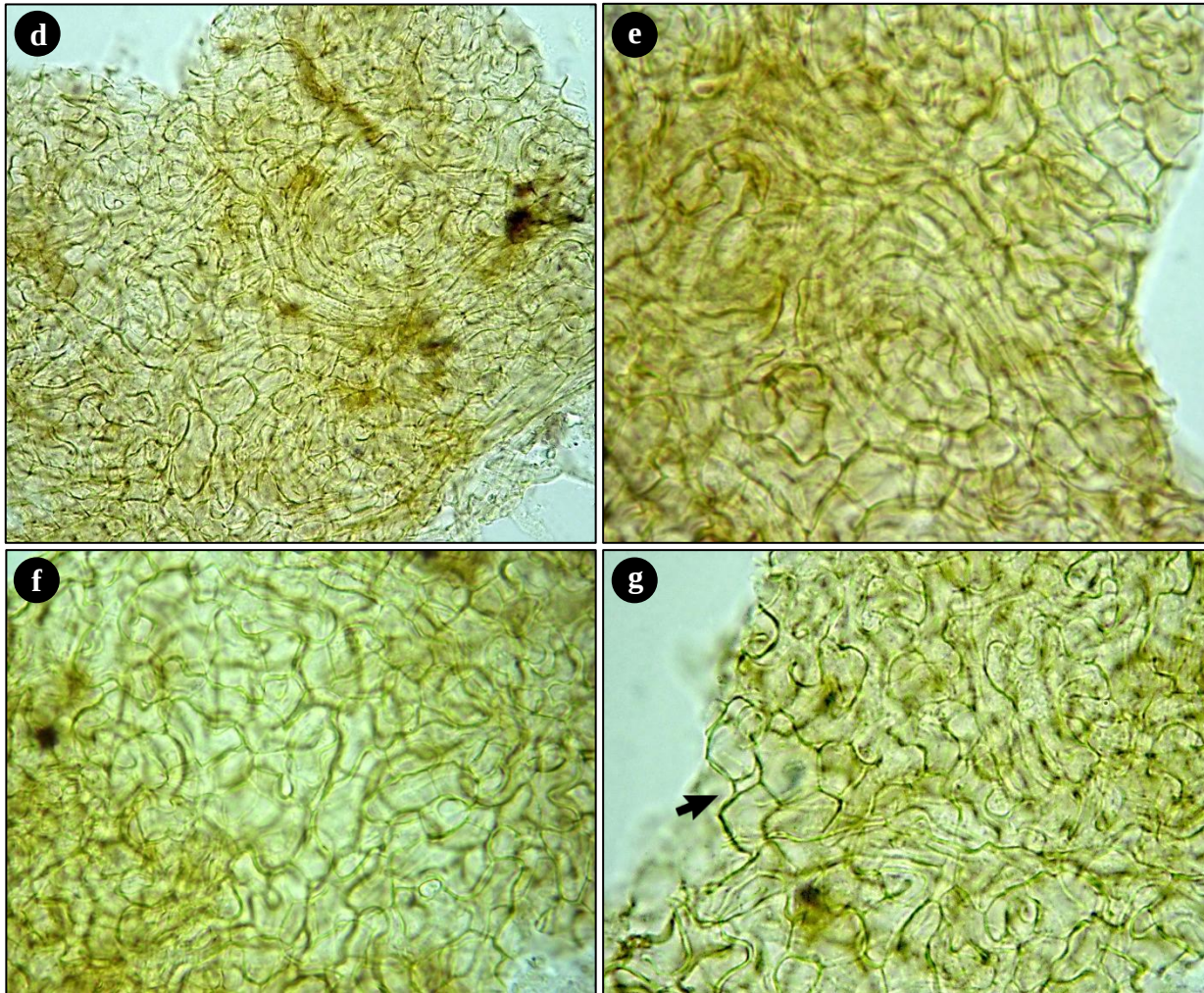
- Type d'exploration : TE par contact (TE-C)

Planche ECM 11



Légendes de la planche ECM 11, figures a – c : Caractères morphologiques

(a, b) Système mycorhizien jaune clair à ocre-orange, monopodial-pyramidal à irrégulièrement penné, surface du manteau lisse à granulaire, recouverte de particules de sol, extrémités non ramifiées droites ou légèrement courbées, apex cylindriques légèrement plus foncés et luisants avec l'âge ; (c) mycélium frangeant assez dense, couleur crème se localisant surtout autour des apex et retenant des particules grossiers de substrat.



Légendes de la planche ECM 11, figures d – g : Caractères anatomiques (X 1000)

(d) Manteau externe plectenchymateux formé d'un réseau dense et grossier d'hyphes aléatoirement distribuées sans motif d'organisation régulier, cellules hyphales de formes et de tailles irrégulières montrant la transition vers le pseudoparenchyme ; **(e)** hyphes évoluant parallèlement en un cercle, noter la présence de cellules allongées, d'autres plus courtes gonflées à formes irrégulières, et d'autres géométriques ; **(f)** manteau médian montrant une organisation pseudoparenchymateuse avec des cellules irrégulièrement épidermoïdes mélangées occasionnellement à des cellules angulaires ; **(g)** apparition en profondeur, d'une couche de cellules angulaires (flèche).

5.12 Présentation de l'ECM 12

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.12.1 Fiche descriptive (planche 12)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Types de ramification : monopodiale-pyramidale
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites à courbées
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : granulaire luisante
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : brun foncé à noirâtres.
- B.3. Rhizomorphes : très fréquents, connectés à la partie proximale, couleur jaune doré à marron cuivre, extrêmement ramifiés dichotomiquement, coupe transversale de forme sphérique ou aléatoire, marge chevelue
- B.4. Hyphes émanantes : fines et droites, apparaissent avec l'âge sur certaines parties de l'ectomycorhize seulement, formant un réseau lâche cotonneux

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface
 - Arrangement des hyphes : un pseudoparenchyme type H/Q
 - Motif hyphal : type-étoile ou type-rosette
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : angulaires, parois assez épaisses
 - Couleur et surface des cellules : cytoplasme brun clair à parois foncées, surface lisse
 - Forme des extrémités proximales des hyphes émanantes : /
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux
 - Motif hyphal : en rosette ou en étoile
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires courtes, parois assez épaisses
 - Couleur des cellules : brun clair
- A.3. Surface interne du manteau
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux
 - Motif hyphal : sans motif
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules cylindriques ou enflées plus allongées et moins larges, parois assez épaisses
 - Couleur des cellules : brun clair jaunâtre

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes (très abondants et très épais)

- Connexion avec le manteau : partie proximale
- Marges : chevelues
- Ramification : très fréquentes et dichotomiques
- Arrangement des hyphes : différenciés, D : les hyphes élargies, septées et bouclées sont distribuées au hasard, E : les hyphes larges, septées et bouclées et légèrement bulbeuses au niveau des sepa, forment le noyau du Rh, parois épaisses, distance entre les septa assez élevée, très ramifiés, coloration brune
Les hyphes périphériques isodiamétriques sont différentes, droites à légèrement frisées et ont un diamètre très fin, parois épaisses lisses, septées sans boucles, distance entre les septa très grande, sans ramifications, couleur brun jaunâtre à rougeâtre.

B.2. Hyphes émanantes (denses par endroits)

- Septa, distance : septées sans boucles, cellules hyphales très allongées en raison de la très grande distance entre les septa
- Diamètre, épaisseur des parois : diamètre fin, parois peu fines
- Couleur : rarement incolores et souvent jaune doré
- Surface : lisse
- Ramification : non observée
- Extrémités distales : cylindriques simples, certaines se terminent par des enflures
- Anastomoses : non observées

B.3. Cystides (très rares au niveau des pointes)

- Forme : comme des hyphes normales, fusiformes et septées
- Épaisseur des parois : /
- Couleur : brun foncé à clair
- Contenu : /
- Surface : lisse
- Fréquence : /
- Type d'exploration : ET à moyenne distance (TE-MD)

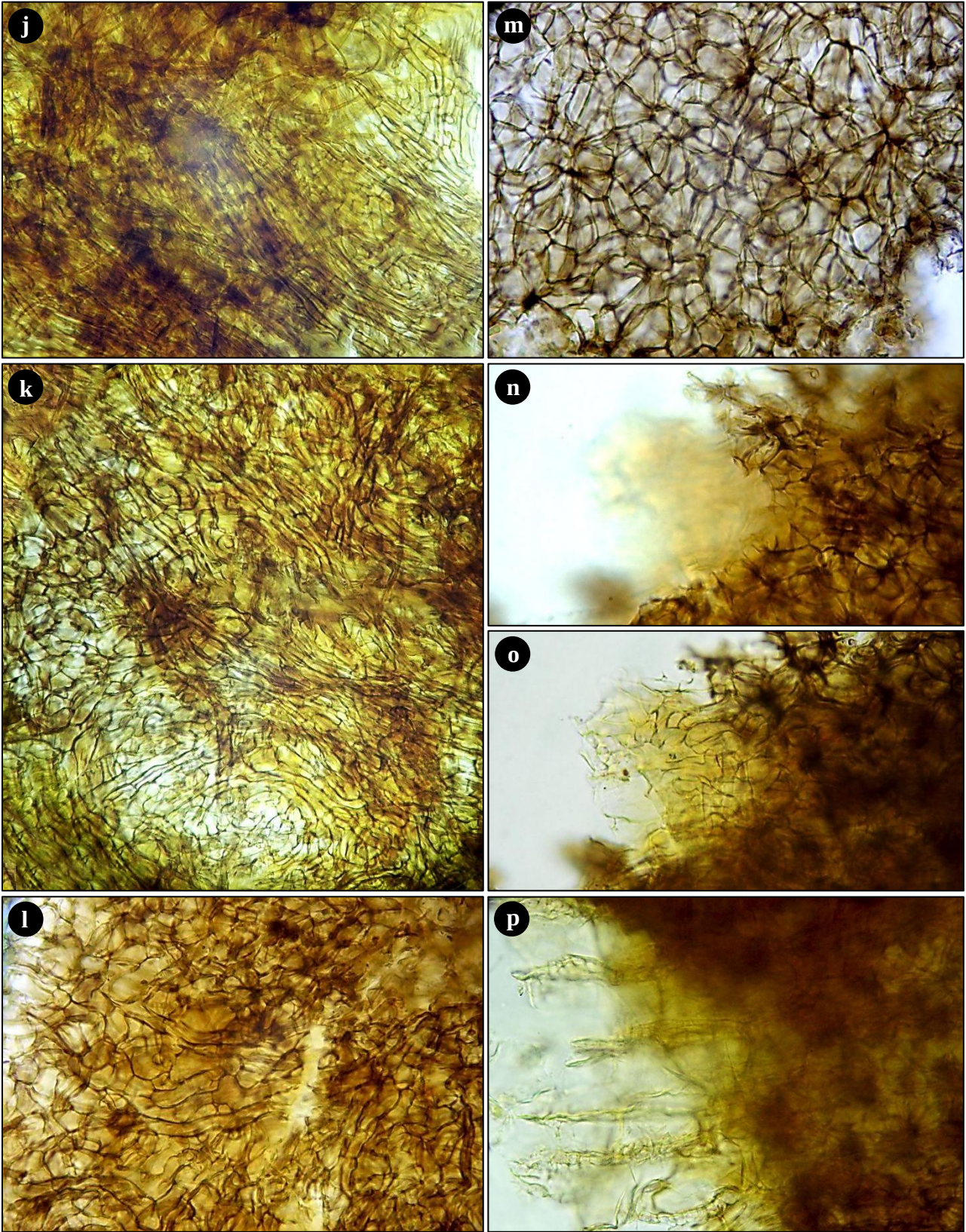
Planche ECM 12

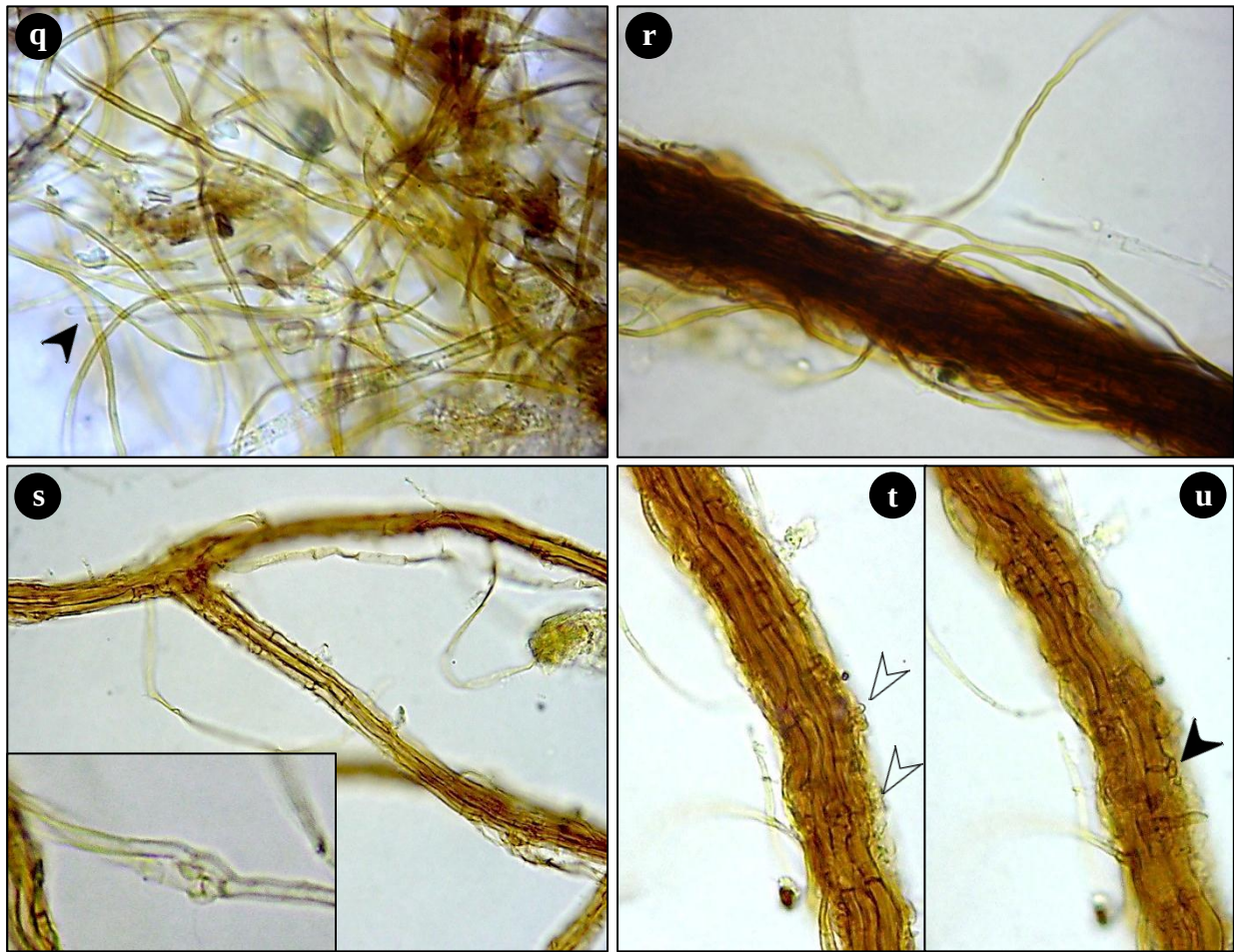




Légendes de la planche ECM 12, figures a – i : Caractères morphologiques

(a) Système mycorhizien monopodial-pyramidal, brun foncé à noirâtre à maturité, long pouvant atteindre 18 mm et à côté un système mycorhizien brun ocre à l'état jeune ; (b) jeune ectomycorhize brun ocre, axe principal légèrement tortueux, surface du manteau lisse granuleuse ; (c, d) extrémités non ramifiées le plus souvent droites, apex cylindriques, surface du manteau granuleuse souvent recouverte de mycélium fin jaune doré à jaune bronze qui retient des particules de sol ; (e, f) rhizomorphes, couleur jaune doré à jaune cuivre, extrêmement ramifiés dichotomiquement, marge chevelue ou lisse par endroit ; (g) Rh de gros diamètre extrêmement ramifié, à marges chevelue ; (h, i) extrémités mycorhiziennes apicales toujours claires, recouvertes d'hyphes émanantes, noter la fixation de particules de sol à la surface de certaines portions du manteau.





Légendes de la planche ECM 12, figures j – u : Caractères anatomiques (X 1000)

(j-l) Section tangentielle, trois différentes vues en plan de la même partie du manteau mycorhizien vêtu d'un réseau mycélien : **(j)** mycélium frangeant à hyphes fines (flèches) tapissant une couche superficielle d'hyphes organisées souvent parallèlement en un plect. lâche, **(k)** couche plus profonde du plect. superficiel, hyphes septées sans boucles, ramifiées en "y", croissent parallèlement, droites ou sinueuses formant des anneaux, **(l)** évolution graduelle vers un pseudo. plus compact en profondeur ; **(m)** vue en plan du manteau externe, pseudo. avec des cellules angulaires organisées "en étoile" ou "en rosette" ; **(n-p)** différents niveaux du focus pour une même position montrant la transition du **(n)** pseudo. de la couche externe du manteau vers le **(o)** plect. des couches internes plus profondes, compact sans motif de distribution particulier, **(p)** vue en plan du réseau de Hartig qui s'insert entre les cellules corticales ; **(q)** hyphes émanantes fines et septées sans boucles, à surface lisse, présentant des extrémités apicales fermées (flèche), enflées ou fusiformes ; **(r)** Rh à marge chevelue, hyphes périphériques de diamètres uniformes extrêmement fins, droites à légèrement frisées, avec septa simples très éloignés sans boucles, ne sont pas ramifiées ; **(s)** jeune Rh lâchement organisé avec 6-8 hyphes isodiamétriques ou légèrement différenciées, ramifié dichotomiquement, ramification hyphale bifurquée avec un septum et une boucle sur les deux branches de la bifurcation (encadré) ; **(t, u)** deux niveaux différents du focus de la même position d'un Rh plus mature, différencié avec des hyphes larges septées légèrement bouclées distribuées au hasard, cellules hyphales bulbeuses de chaque côté du septum (flèche noire), noter la présence d'hyphes poussant de façon hélicoïdale (à la manière d'une vis) (flèches blanches) autour des hyphes périphériques droites.

5.12.2 Discussion

L'ECM 12 dispose de beaucoup de caractéristiques en commun avec le genre *Tomentelloïde* associé au chêne liège. En effet, telle que décrites par Azul *et al.* (2006c), l'espèce *Quercirgiza tomentellocystidiata* est très proche du morphotype en question avec quelques différences, à savoir : l'absence des rhizomorphes, les hyphes émanantes bouclées et la forme des cystides qui est en forme de bouteille. Il en est de même pour *Quercirhiza tomentellofuniculosa* (Azul *et al.*, 2006e), elle est dépourvue de cystides et montre une organisation plectenchymateuse dans toutes les couches du manteau, ses hyphes émanantes sont bouclées et ramifiées formant des angles de 90° ce qui est incompatible avec notre morphotype. L'ECM *Quercirhiza flavocystidiata* (Azul *et al.*, 2006f) est également formée par une espèce *Tomentella*, semble partager beaucoup de caractéristiques avec notre morphotype, cependant, elle montre une différenciation légère des rhizomorphes et ne présentant pas d'hyphes périphériques septées sans boucles, les cystides similaires à des hyphes normales sont présents mais d'une couleur particulière jaune vif fluorescent en plus de l'organisation des couches externes du manteau qui est plénctenchymateuse. Ceci nous mène à supposer que le morphotype 12 est dû à un champignon tomentelloïde mais l'espèce reste inconnue.

5.13 Présentation de l'ECM 13

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.13.1 Fiche descriptive (planche 13)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : simple à monopodiale-pennée
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites
- A.3. Forme des extrémités distales : fuselées

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : recouverte d'un mycélium extramatriciel cotonneux dense
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : beige clair à pointes marron foncé luisantes
- B.3. Rhizomorphes : absents
- B.4. Hyphes émanantes : mycélium cotonneux dense entoure toute l'ectomycorhize

Caractéristiques Anatomiques

A/ caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau (non disponibles)

- A.1. Vue de surface
 - Arrangement des hyphes
 - Motif hyphal
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois
 - Couleur et surface des cellules
 - Forme des extrémités proximales des hyphes émanantes
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes
 - Motif hyphal
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois
 - Couleur des cellules
- A.3. Surface interne du manteau
 - Arrangement des hyphes
 - Motif hyphal
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois
 - Couleur des cellules

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants (non disponibles)

- B.1. Rhizomorphes (absents)

- Connexion avec le manteau
- Marges
- Ramification
- Arrangement des hyphes
- Mode de connexion des hyphes

B.2. Hyphes émanantes (la description n'est pas disponible)

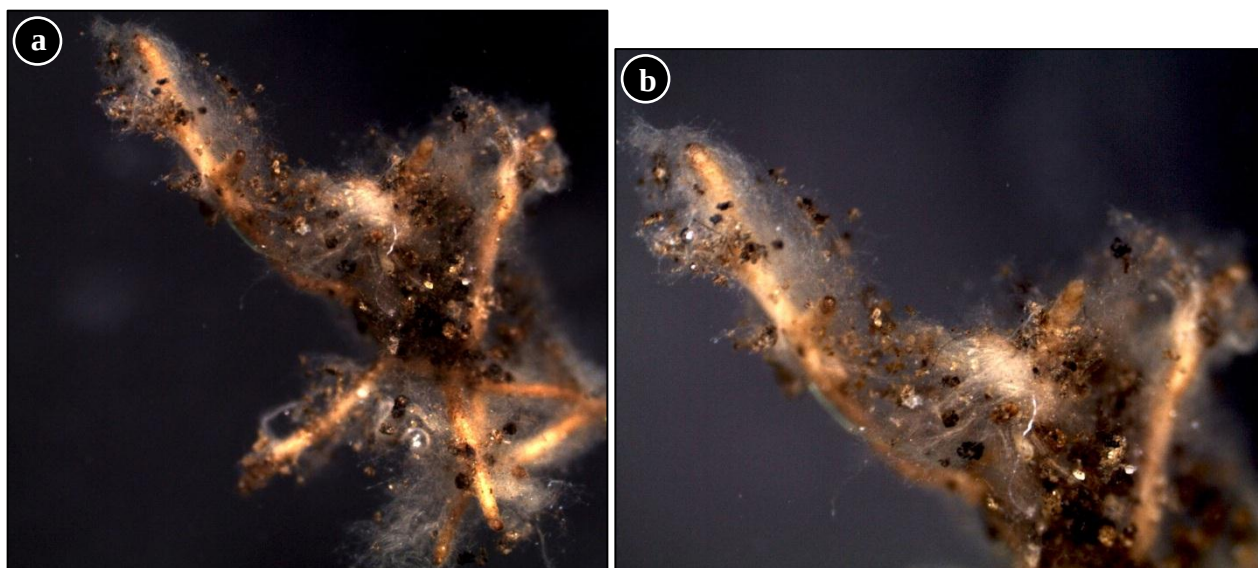
- Septa, distance
- Diamètre, épaisseur des parois
- Couleur
- Surface
- Ramification
- Extrémités distales
- Anastomoses

B.3. Cystides (absentes)

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence

Type d'exploration : TE de courte distance (TE-CD)

Planche ECM 13



Légendes de la planche ECM 13, figures a et b : Caractères morphologiques

(a) Système mycorhizien simple à monopodial-penné, couleur beige à brunâtre terne, entouré d'un mycélium blanchâtre cotonneux dense formé d'hyphes très fines, auxquelles s'attachent des débris grossiers de substrat ; **(b)** extrémités non ramifiées droites, pointes légèrement fusiformes marron foncé luisantes.

5.14 Présentation de l'ECM 14

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.14.1 Fiche descriptive (planche 14)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Types de ramification : dichotomique
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites à courbées
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques à fuselées avec l'âge)

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte visible : granulaire entourée de mycélium cotonneux sur quelques parties
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : marron foncé et pointes marron jaunâtre à orangé
- B.3. Rhizomorphes : ne sont pas observés
- B.4. Hyphes émanantes : irrégulièrement présentes

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface (du fragment marron c-à-d de la partie proximale)
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux type B
 - Motif hyphal : pas de motif discernable
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules allongées de formes variables, parois très épaisses
 - Couleur et surface des cellules : brunâtres, surface lisse
 - Forme des extrémités proximales des hyphes émanantes : /
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes : plectenchyme
 - Motif hyphal : sans motif
 - La forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules plus larges
 - Couleur des cellules : brun clair
- A.3. Vue de surface (du fragment brun jaunâtre à orangé c-à-d de la partie distale)
 - Arrangement des hyphes : pseudoparenchymateux
 - Motif hyphal : sans motif
 - La forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules angulaires, parois assez épaisses mais n'atteignant pas l'épaisseur des couches précédentes
 - Couleur des cellules : incolores à jaunâtre très clair

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes (non observés)

- Connexion avec le manteau
- Marges
- Ramification
- Arrangement des hyphes
- Mode de connexion des hyphes

B.2. Hyphes émanantes (émanent de la surface du manteau marron, sinueuses)

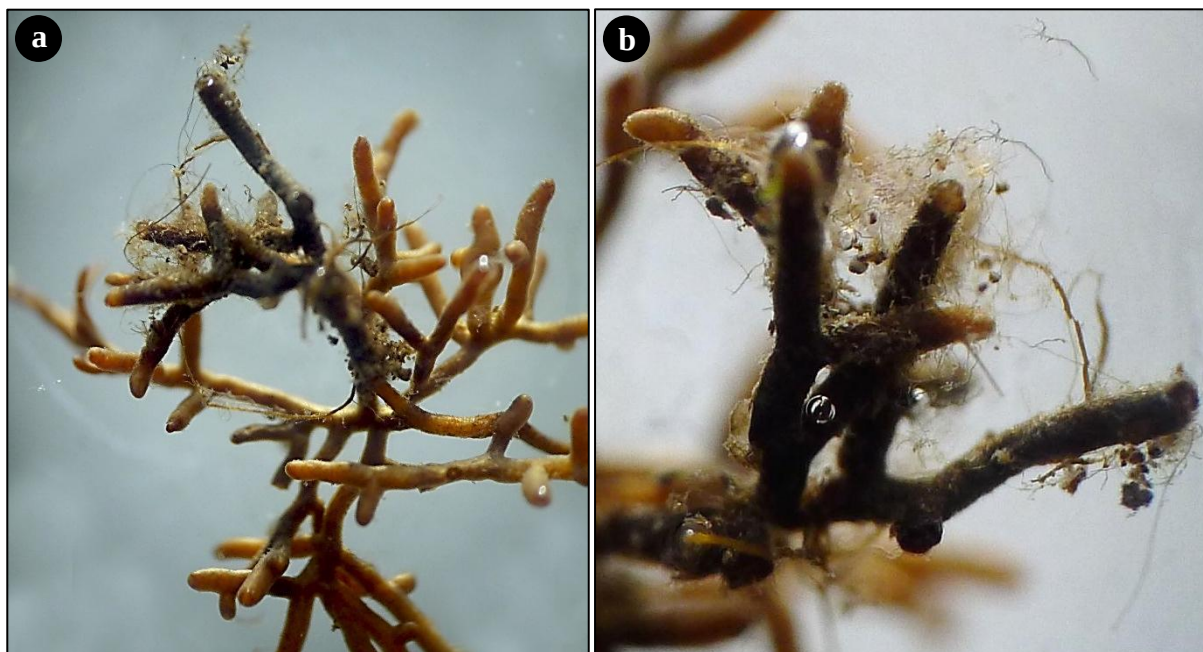
- Septa, distance : septées avec des boucles, distance assez élevée entre les septa
- Diamètre, épaisseur des parois : diamètre assez élevé, parois épaisses
- Couleur : brun clair
- Surface : lisse
- Ramification : dichotomique
- Extrémités distales : cylindriques simples
- Anastomoses : /

B.3. Cystides (absentes)

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence

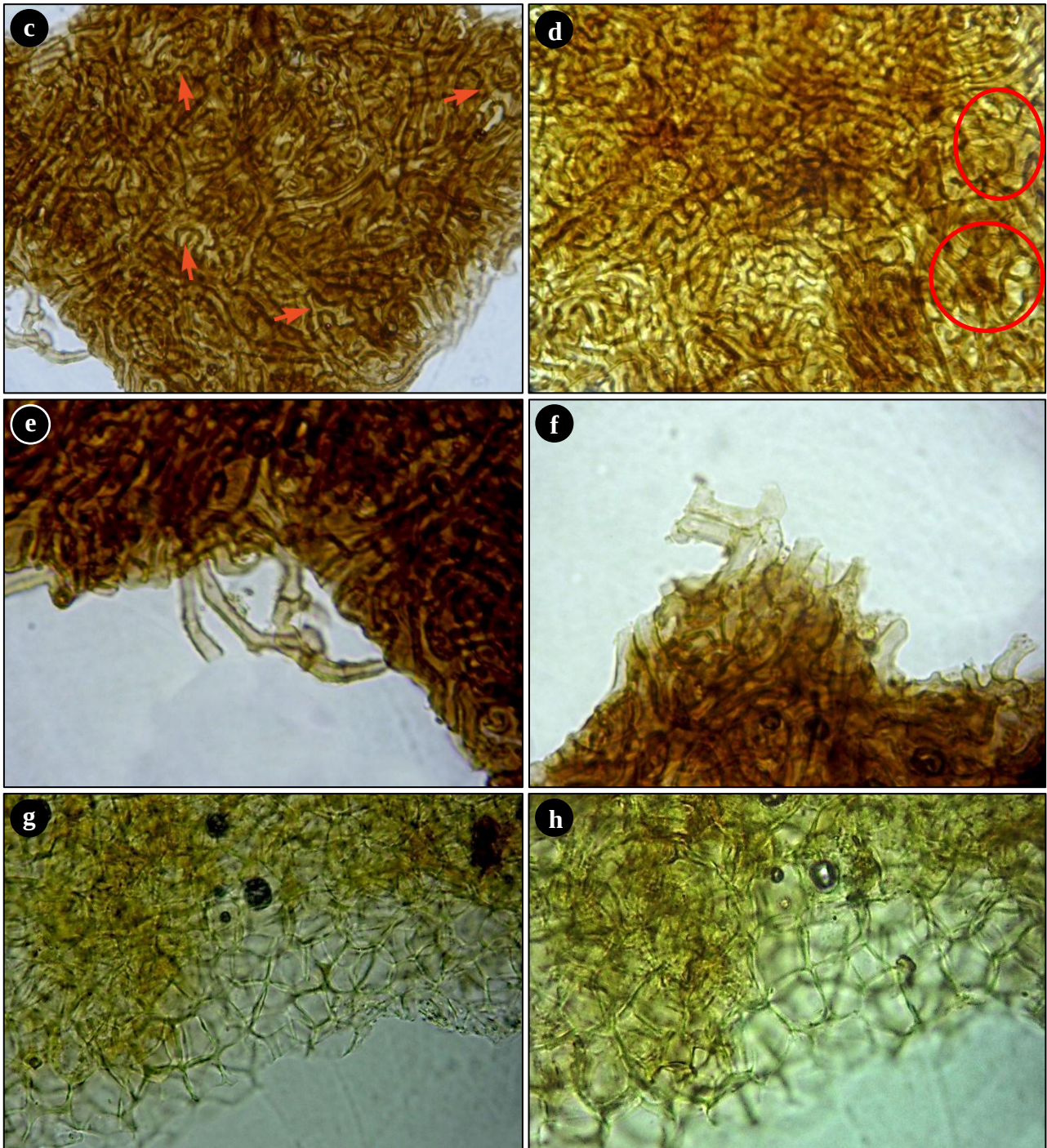
- Type d'exploration : TE par contact (TE-C)

Planche ECM 14



Légendes de la planche ECM 14, figures a et b : Caractères morphologiques

(a) Système mycorhizien marron foncé à noirâtre, dichotomique adjacent au morphotype ECM 6 ; **(b)** extrémités non ramifiées droites à courbées, pointes cylindriques et fuselées avec l'âge de couleur brun clair jaunâtre à orange, manteau granuleux partiellement entouré par du mycélium lâchement cotonneux et peu abondant.



Légendes de la planche ECM 14, figures c – h : Caractères anatomiques (X 1000)

(c) Vue en plan de la couche externe du manteau résultant de la section tangentielle du fragment proximal marron, un réseau d'hyphes fortement ramifiées, anastomosées et entremêlées formant un placentenchyme dense sans motif de distribution perceptible, hyphes septées rarement bouclées, fines allongées, parfois sinueuses à irrégulières, légèrement lobées, pigmentées, noter la présence d'anastomoses ouvertes avec pont plus ou moins court (flèches) ; (d) couche plect. plus profonde, noter la présence de rares nids de cellules pseudo. c-à-d des portions de cellules légèrement enflées et nettement lobées et avec des angles droits (cercles) ; (e) hyphes émergeant du manteau externe, septées avec boucles, cellules hyphales enflées ampullacées sur les deux côtés du septum ; (f) hyphes originaires du manteau interne, plus larges formant des angles droits, parois plus minces ; (g, h) vue en plan des couches externes du manteau résultant de la section

tangentielle du fragment apicale brun clair jaunâtre à orangé, un pseudo. avec des cellules angulaires jaunâtre clair à incolores, couche partiellement recouverte d'une matrice gélatineuse ocre jaunâtre retenant des débris de sol.

5.14.2 Discussion

Vu les différences majeures dans la structure du manteau des deux fragments marron et jaunâtre, on pense qu'il s'agit d'une mycorhize composite formée par l'adjonction du mycélium de deux champignons mycorhiziens (Lire résultats et discussion Chap. 2 Section 6, 213-216p.)

5.15 Présentation de l'ECM 15

La description détaillée est donnée dans l'annexe n° 3

5.15.1 Fiche descriptive (planche 15)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : simple à monopodiale-pennée
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : droites à courbées
- A.3. Forme des extrémités distales : cylindriques, rarement gonflées et parfois légèrement fuselées

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : grenu ou fibreuse avec des débris de sol
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : beige clair blanchâtre ou grisâtre (couleur chamois) avec parfois une nuance mauve, des pointes plus foncées
- B.3. Rhizomorphes : pas très abondants, connectés à la partie proximale, couleur crème jaunâtre, ramification dichotomique, section circulaire, marge légèrement chevelue
- B.4. Hyphes émanantes : en filaments pas denses

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux Type B
 - Motif hyphal : sans motif
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : formes irrégulières parfois lobées, parois minces
 - Couleur et surface des cellules : incolores ou brun clair à parois jaunâtres, surface lisse
 - Forme des extrémités proximales des hyphes émanants : /
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux
 - Motif hyphal : sans motif
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : formes irrégulières, enflées à arrondies à fortement lobées
 - Couleur des cellules : même couleur
- A.3. Surface interne du manteau (même chose)
 - Arrangement des hyphes
 - Motif hyphal
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois
 - Couleur des cellules

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes (pas très abondants)

- Connexion avec le manteau : partie proximale
- Marges : lisses mais pas sur toute la longueur du rhizomorphe, parfois y émanent quelques hyphes
- Ramification : dichotomique
- Arrangement des hyphes : légèrement différenciés, hyphes plus larges au centre (type C) et parfois distribuées au hasard (type D). Les hyphes périphériques fines et uniformes, septées bouclées ou simplement septées, sinueuses et celles qui se retrouvent à l'extrême périphérie sont fortement entremêlées et torsadées.

B.2. Hyphes émanantes (peu abondantes)

- Septa, distance : septées bouclées
- Diamètre, épaisseur des parois : diamètre moyen
- Couleur : incolores et hyalines
- Surface : lisse
- Ramification : pas observées
- Extrémités distales : cylindriques simples et quelques fois enflées
- Anastomoses : non observées

B.3. Cystides (absentes)

- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence

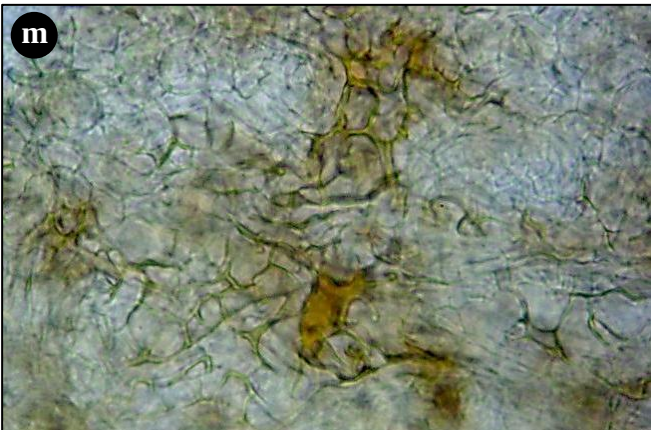
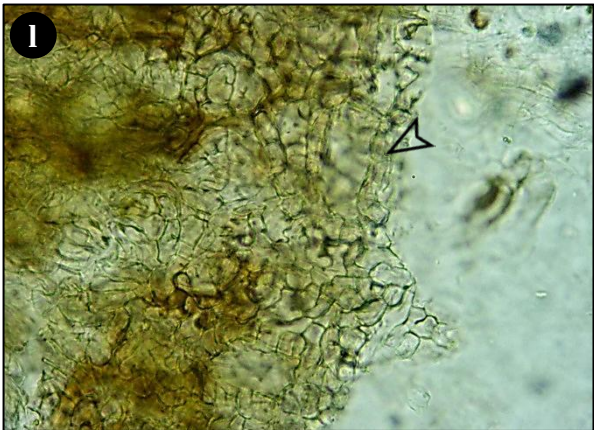
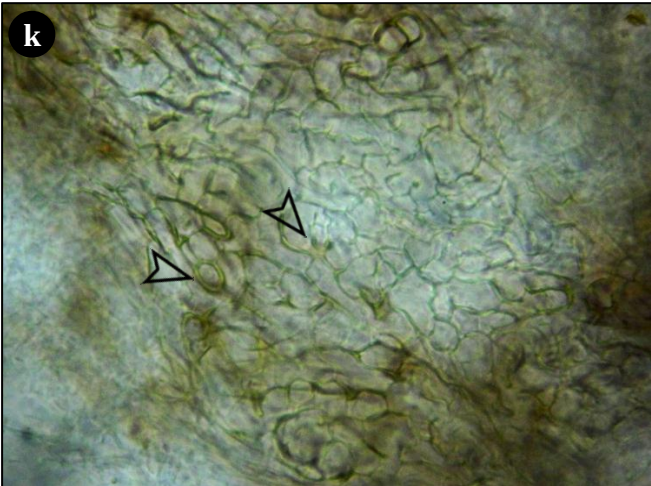
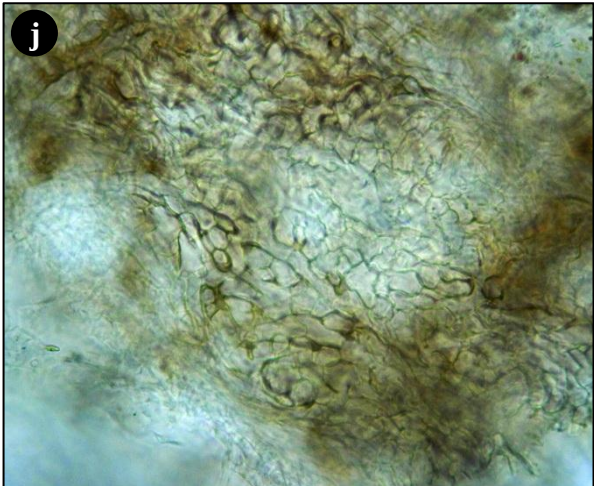
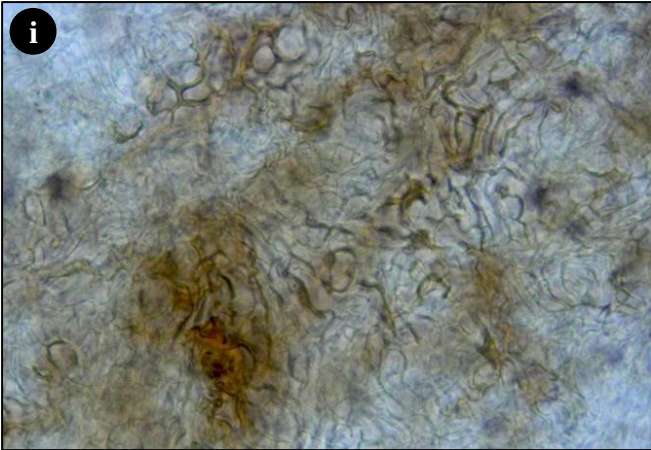
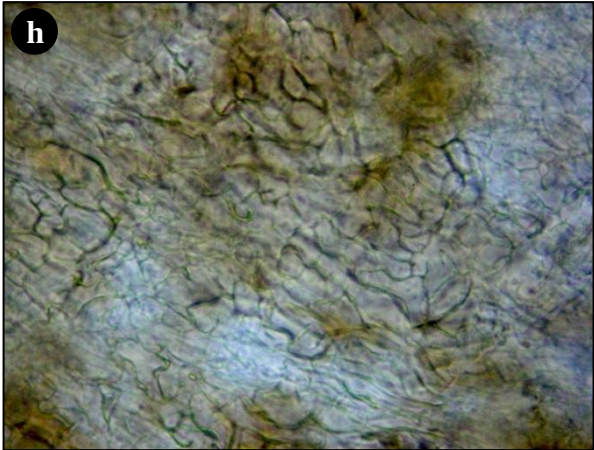
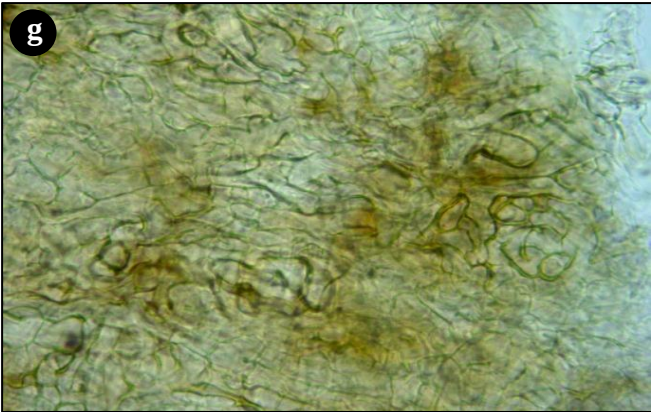
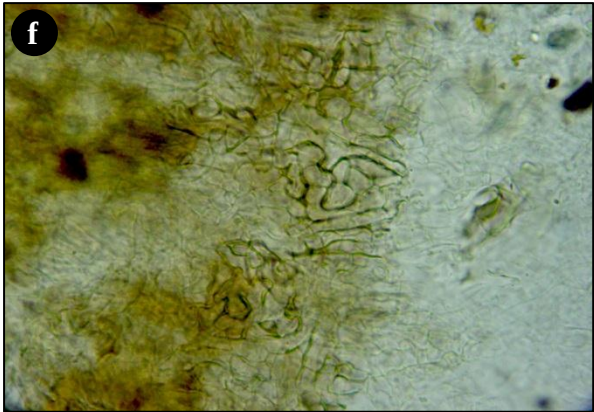
- Type d'exploration : TE à moyenne distance (TE-MD)

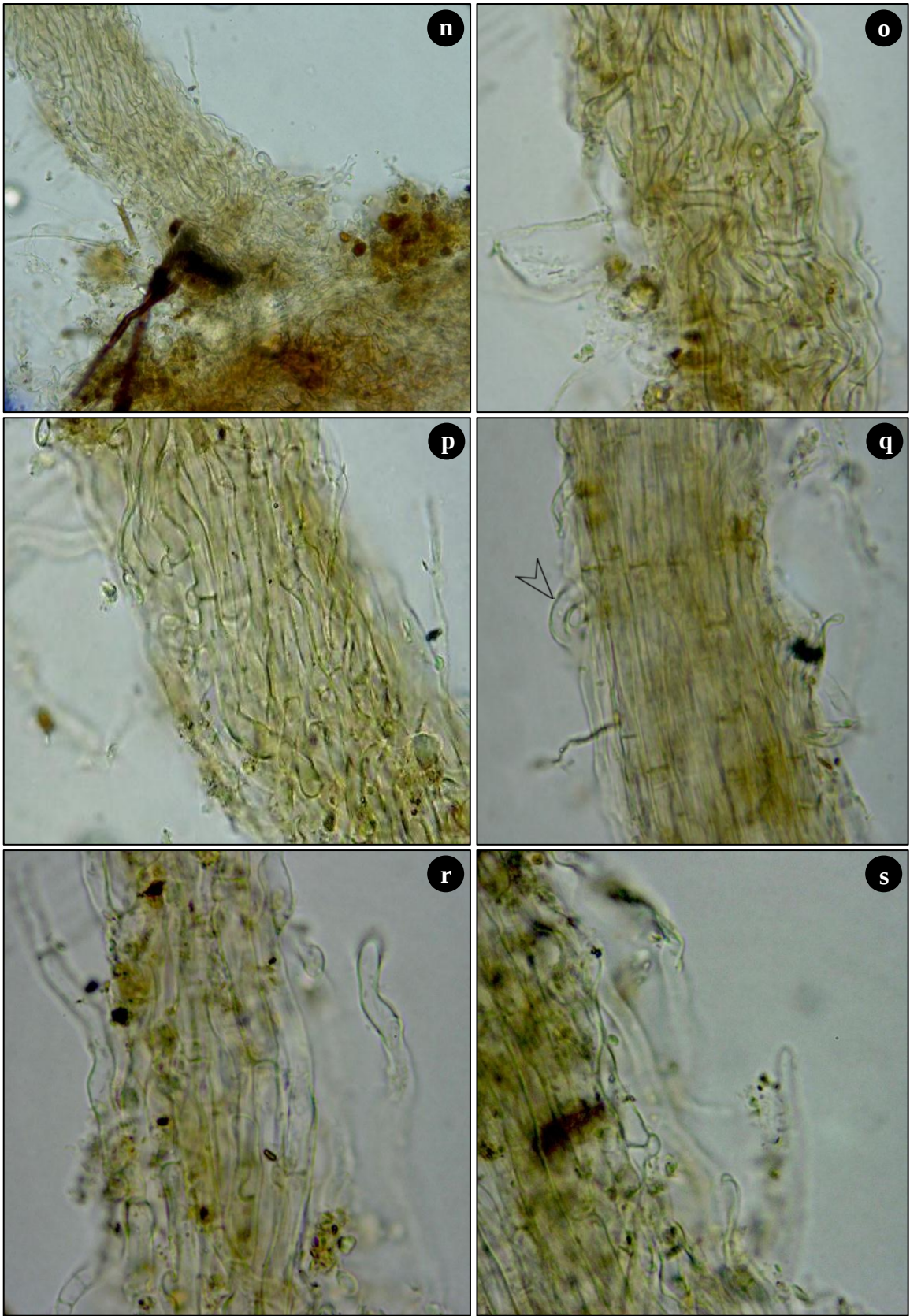
Planche ECM 15



Légendes de la planche ECM 15, figures a – e : Caractères morphologiques

(a, b) Système mycorhizien monopodial-penné, extrémités non ramifiées droites à courbées, beige clair blanchâtre à grisâtre (couleur chamois), pointes plus foncées avec une nuance mauve, souvent avec des particules de substrat attachées à sa surface (flèche) ; (c) surface du manteau grenue ou légèrement fibreuse, apex cylindriques à légèrement fuselés ; (d) système mycorhizien simple, couleur chamois avec une nuance mauve, manteau recouvert d'un mycélium très lâche et fin avec des débris de sol qui s'y attachent ; (e) Rh originaire de la partie proximale de l'ECM, crème jaunâtre, marge légèrement chevelue avec seulement quelques hyphes émanantes, mycélium léger émanant du manteau.





Légendes de la planche ECM 15, figures f – s : Caractères anatomiques (X 1000)

(f) (à droite) La surface du manteau est caractérisée par un lâche réseau hyalin d'hyphes fines qui recouvre les couches externes plect. du manteau (à gauche), formées par un dense réseau d'hyphes sans motif de distribution discernable ; **(g, h)** couches médianes du manteau en vue de plan, densément plect., cellules hyphales allongées, enflées, de forme irrégulière à légèrement lobées, intégrées dans une matrice gélatineuse ; **(i-m)** couches internes du manteau : **(i)** plect. dense, avec des cellules hyphales de formes irrégulières, on note des nids de cellules enflées à arrondies à lobées, parfois enfouïtes dans une matrice gélatineuse brun jaunâtre ou rougeâtre, **(j, k)** organisation transitionnelle entre le plect. et le pseudo. et ceci avec l'apparition de cellules hyphales légèrement angulaires et obtuses ou fortement lobées, dans certaines parties, les parois cellulaires sont épaisses et gélatineuses (flèches), **(l)** les couches les plus profondes qui sont au contact direct de la surface des cellules corticales, montrant dans certaines parties du manteau de petites cellules légèrement angulaires ou lobées, avec l'apparition du RHg autour des cellules corticales (flèche), **(m)** cellules insérées dans une matrice gélatineuse brun jaunâtre ; **(n)** point de jonction du Rh avec le manteau ; **(o, p, q)** caractéristiques d'un Rh différencié vue en plan dans différents niveaux du focus de la même position : **(o)** couche externe composée d'hyphes périphériques fines entremêlées, septées avec boucles, tortueuses très ramifiées dichotomiquement, **(p)** couche plus profonde et plus compacte avec des hyphes plus élargies qui semblent être distribuées aléatoirement et apparaissent parfois sur la périphérie entremêlées avec les autres hyphes de moindre épaisseur, présentant des cellules bulbeuses des deux côtés du septum avec boucle, **(q)** couche interne avec des hyphes centrales de diamètres plus élevés, droites septées sans boucles, noter une boucle à la périphérie du Rh (flèche) ; **(r)** Rh légèrement différencié avec des hyphes septées avec des boucles, moins compact présentant une marge légèrement poilue, cellules hyphale enflées au niveau des septa, terminaison apicale fermée et enflée ; **(s)** noyau central d'hyphes droites et larges septées sans boucles.

5.16 Présentation de l'ECM 16

La description détaillée est donnée dans annexe n° 3

5.16.1 Fiche descriptive (planche 16)

Caractéristiques Morphologiques

A/ Forme

- A.1. Type de ramification : irrégulièrement pennée
- A.2. Forme des extrémités non ramifiées : l'axe principal est droit à légèrement courbé tandis que les ramifications latérales sont sinueuses à tortueuses
- A.3. Formes des extrémités distales : souvent fuselées

B/ Caractéristiques de la surface observée avec la loupe stéréoscopique

- B.1. Surface du manteau distincte : filamenteuse
- B.2. Couleur des extrémités non ramifiées, les plus pointues : beige jaunâtre prenant une coloration grisâtre sombre avec l'âge, pointes marron foncé et luisantes
- B.3. Rhizomorphes : pas trop fréquents, originaires de la partie proximale, concolores au manteau quand ils sont épais et crème jaunâtre à blanchâtre quand ils sont fins, ramification dichotomique, section transversale sphérique à irrégulière quand ils sont lâches, marges chevelues avec beaucoup d'hyphes qui croissent vers l'extérieur
- B.4. Hyphes émanantes : en filaments, assez fréquentes, apparaissent avec l'âge

Caractéristiques Anatomiques

A/ Caractéristiques anatomiques des vues en plan du manteau

- A.1. Vue de surface
 - Arrangement des hyphes : plectenchymateux lâche type B/A
 - Motif hyphal : pas de motif discernable, parfois type-anneau
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : allongées, parois minces
 - Couleur et surface des cellules : incolores ou brun jaunâtre à rougeâtre
 - Forme des extrémités proximales des hyphes émanantes : /
- A.2. Vue de plan des couches plus profondes du manteau
 - Arrangement des hyphes : plectenchyme dense
 - Motif hyphal : sans motif particulier
 - Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : plus larges
 - Couleur des cellules : même couleur
- A.3. Surface interne du manteau
 - Arrangement des hyphes : plectenchyme plus compact
 - Motif hyphal : pas de motif

- Forme des cellules des hyphes, épaisseur des parois : cellules hyphales de formes irrégulières, allongées à légèrement enflées à profondément lobées, parois très épaisses
- Couleur des cellules : brun clair

B/ Caractéristiques anatomiques des éléments émanants

B.1. Rhizomorphes

- Connexion avec le manteau : partie proximale
- Marges : très rudes avec beaucoup de cellules hyphales distales enflées, lisses à l'état jeune
- Ramification : dichotomique
- Arrangement des hyphes : Différenciés (type E), les hyphes de gros diamètre sont disposées au centre, formant le noyau du Rh, apparaissent parfois à la surface, fortement bulbeuses au niveau des septa, sans boucles, bifurquées, incolores à légèrement ocre jaunâtre, parois peu épaisses lisses et jaunâtres. Les hyphes périphériques sont minces et isodiamétriques, droites à légèrement courbées, parois moyennes, septées sans boucles, assez grande distance entre les septa ce qui rend les cellules assez allongées, extrémités distale occluses et enflées, ocre très clair presque incolores

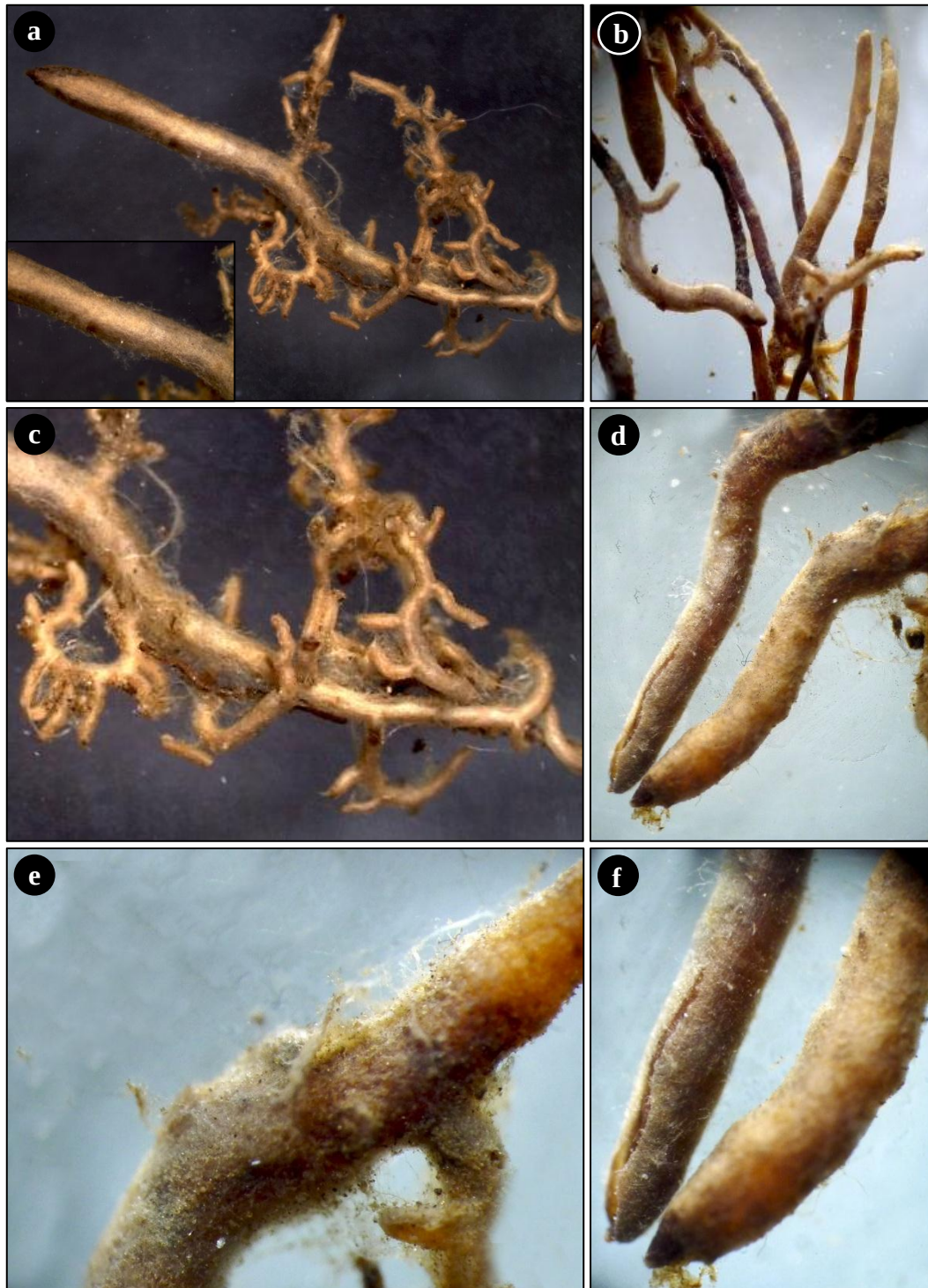
B.2. Hyphes émanantes

- Septa, distance : septées sans boucles, assez grande distance
- Diamètre, épaisseur des parois : diamètre assez grand, parois fines
- Couleur : incolores à légèrement jaunâtres et hyalines
- Surface : lisse
- Ramification : dichotomique (en y) et même trichotomique
- Extrémités distales : cylindriques simples ou enflées
- Anastomoses : non observées

B.3. Cystides (absentes)

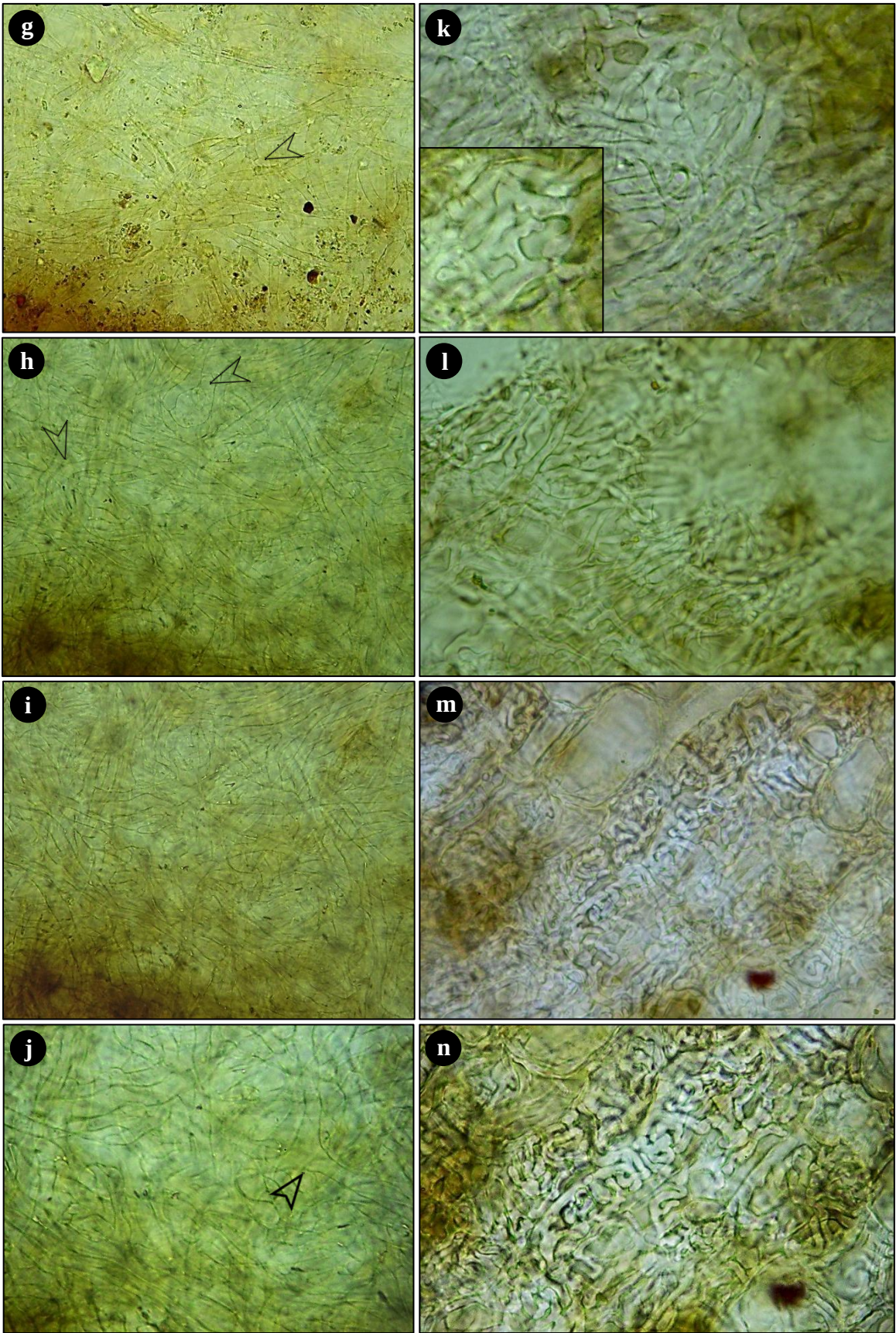
- Forme
- Épaisseur des parois
- Couleur
- Contenu
- Surface
- Fréquence
- Type d'exploration : TE à moyenne distance (TE-MD)

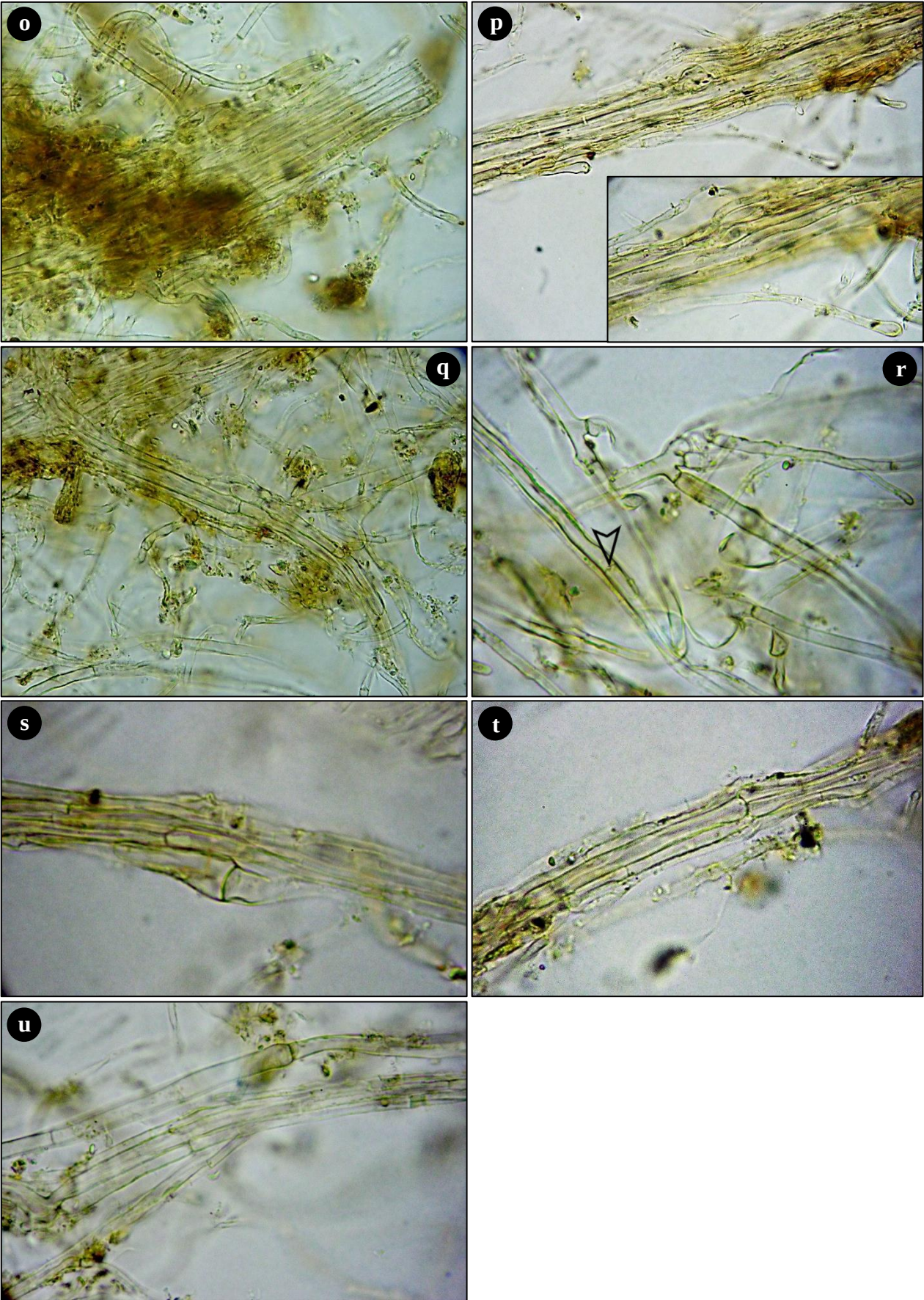
Planche ECM 16



Légendes de la planche ECM 16, figures a – f : Caractères morphologiques

(a) système mycorhizien mature, couleur chamois grisâtre à jaunâtre, irrégulièrement penné avec un axe principal légèrement courbé ; (b) systèmes mycorhiziens jeunes, coloration beige jaunâtre à blanchâtre, extrémités distales souvent fuselées de coloration plus foncée ; (c) ramifications du premier ordre souvent tortueuses, noter la présence de jeunes Rh blanchâtres, fins et chevelus ; (d, e, f) mycorhizes courbées présentant : (e) une surface du manteau filamenteuse à légèrement cotonneuse, noter un petit Rh qui émane de la partie proximale de l'ECM, crème jaunâtre à blanchâtre, (f) apex fusiformes plus foncé, manteau fissuré facilement détachable.





Légendes de la planche ECM 16, figures g – u : Caractères anatomiques (X 1000)

(g-n) vues en plan du manteau fongique dans différents niveaux du focus de la même position, allant de la surface du manteau jusqu'au réseau de Hartig entourant les cellules corticales : **(g)** vue de surface du manteau recouverte d'un réseau d'hyphes très lâche, hyphes fines plus ou moins septées, ramifiées dichotomiquement (flèche), noter la présence de débris de sol ; **(h)** couche externe du manteau, lâchement plect. formée d'un réseau d'hyphes moins septées, plus élargies et ramifiées en "y", droites, disposées sans motif de distribution discernable avec occasionnellement, quelques arrangements d'hyphes sinueuses "en anneau" (flèches) ; **(i)** couche externe du manteau un peu en dessous de la précédente, formant un plect. plus compact, ramifications dichotomiques, apparition de certaines anastomoses ouvertes à pont hyphal court ; **(j)** couche médiane du manteau plect. formée d'hyphes densément entremêlées aléatoirement sans organisation particulière, quelques anneaux sont observés, hyphes larges, ramifiées dichotomiquement 120° (flèche) ; **(k, l)** couches internes du manteau proches de la surface des cellules corticales, plect. formées d'hyphes arrangées irrégulièrement, immergées dans une matrice gélatineuse brun jaunâtre à jaunâtre pâle avec des espaces inter-hyphaux évidents, cellules de formes très irrégulières et différentes, allongées à légèrement enflées à profondément lobées avec des parois tortueuses, noter la présence d'anastomoses ouvertes en forme de H à pont plus ou moins court (encadré) ; **(m, n)** vues en plan du système hyphale étendu sur la surface du cortex cellulaire montrant la transition vers le RHg qui est inséré entre les cellules corticales, hyphes tortueuses et bulbeuses ; **(o)** Rh partiellement recouvert d'une matrice auquel s'attachent des particules de sol, hyphes périphériques isodiamétriques, droites, connectées parallèlement, septées sans boucles, ocre très clair presque incolores ; **(p)** jeune Rh, légèrement différencié, presque lisse, présentant des hyphes émanants de sa surface avec des extrémités distales fermées et gonflées, hyphes centrales incolores, légèrement plus élargies et moins septées que les hyphes périphériques ; **(q)** Rh mature très compact, différencié, chevelu, présentant une ramification latérale conique originaire des hyphes du centre ensuite enveloppée d'hyphes plus fines ; **(r)** hyphes émanants du manteau, incolores à légèrement jaunâtres, septées sans boucles de connexion, ramifiées dichotomiquement (en y) ou trichotomiquement, noter la présence d'un septum-dolipore (flèche) caractéristique des Basidiomycètes ; **(s)** Rh extrêmement différencié, les hyphes plus élargies sinueuses sont distribuées aléatoirement, parfois à la périphérie, fortement bulbeuses au niveau des septa, sans boucles ; **(t)** Rh très différencié, les hyphes de gros diamètre droites sont disposées au centre formant le noyau du Rh, bifurquées, incolores à légèrement ocre jaunâtre ; **(u)** jeune Rh très lâche, hyphes de différents diamètres démêlées, septées sans boucles, incolores.

5.16.2 Discussion

Selon l'atlas des ectomycorhizes (Agerer, 1987–2006) et la clé en ligne DEEMY (<http://www.deemy.de> ; Rambold et Agerer, 2004–2019), on note que le morphotype 16 partage avec beaucoup d'autres, certaines caractéristiques telles, le manteau plectenchymateux pour toutes les couches, les cellules irrégulières à très lobées des couches internes, l'absence de boucles, les rhizomorphes différenciés avec des hyphes larges au centre et des hyphes minces à la périphérie etc. Cependant ces caractéristiques ne suffisent pas pour déterminer l'identité de l'espèce ou du genre fongique qui en est responsable. Il suffit qu'il y ait un seul élément différent pour écarter la possibilité d'apparenter deux morphotypes tel : la présence de nodia au niveau des rhizomorphe, la présence ou l'absence de cystides, la couleur du manteau, la taille du système mycorhizien etc. Ceci dit l'ECM en question a beaucoup de points communs avec *Piceirhiza glutinosa* décrite par Gronbach, (1989) sur *Picea abies* (L.) Karst., notamment en ce qui concerne la couleur et la surface du manteau, le réseau lâche d'hyphes allongées sur la surface du manteau, les couches plectenchymateuses médianes et internes formées par des hyphes très ramifiées, septées sans boucles et intégrées dans une matrice gélatineuse visible, les cellules lobées des couches internes, cependant on note l'absence de rhizomorphes ce qui est contradictoire avec l'espèce en question.

6. Cas particulier de la mycorhize composite

6.1 Présentation des résultats

Au cours des observations des systèmes racinaires, nous avons décelé une sorte de co-colonisation un peu particulière, par exemple, le champignon mycorhizien *C.geophilum* colonise de nouveaux apex radiculaires émergeant de l'ECM 2 (*Leccinum* ou *Boletus* ou *Xerocomus* sp.) et qui ne sont pas engainés par les hyphes du manteau de cette ECM, formant ainsi, une structure appelée mycorhize composite (*C.g*–ECM₂) telle mentionnée par (Wu *et al.*, 1999) (Fig. 34a).

Un autre exemple semble également correspondre à une mycorhize composite, elle est formée par deux CEMs, l'un colonise la partie apicale de la racine qui semble être un tuber en raison de la présence des cystide à la surface du manteau (Fig. 34b), ce dernier de couleur jaunâtre présente une organisation pseudoparenchymateuse avec des cellules épidermoïdes (Fig. 34d), on déduit que c'est le même morphotype ECM 5 ; l'autre symbiote colonise la partie proximale de la racine (Fig. 34c), dont le manteau est très pigmenté et de structure également pseudoparenchymateuse mais avec des cellules angulaires présentant parfois un motif en étoile ou en rosette (Fig. 34e), très similaire à l'ECM 12 . A cet effet, on suppose que cette mycorhize est due à *Tuber* sp. – *Tomentella* sp.

Le morphotype ECM 14 peut être également le résultat d'une double colonisation par deux symbiotes fongiques, soit le CEM 6 dont le mycélium extramatriciel ocre-jaunâtre colonise la partie apicale et un autre champignon ECM qui n'est pas connu. Ce dernier champignon forme un manteau marron foncé, plectenchymateux avec des hyphes septées et présentant des boucles au niveau des septa (caractéristique des Basidiomycètes), contrairement au CEM 6 qui forme un manteau pseudoparenchymateux à cellules angulaires (Fig. 34f, g)



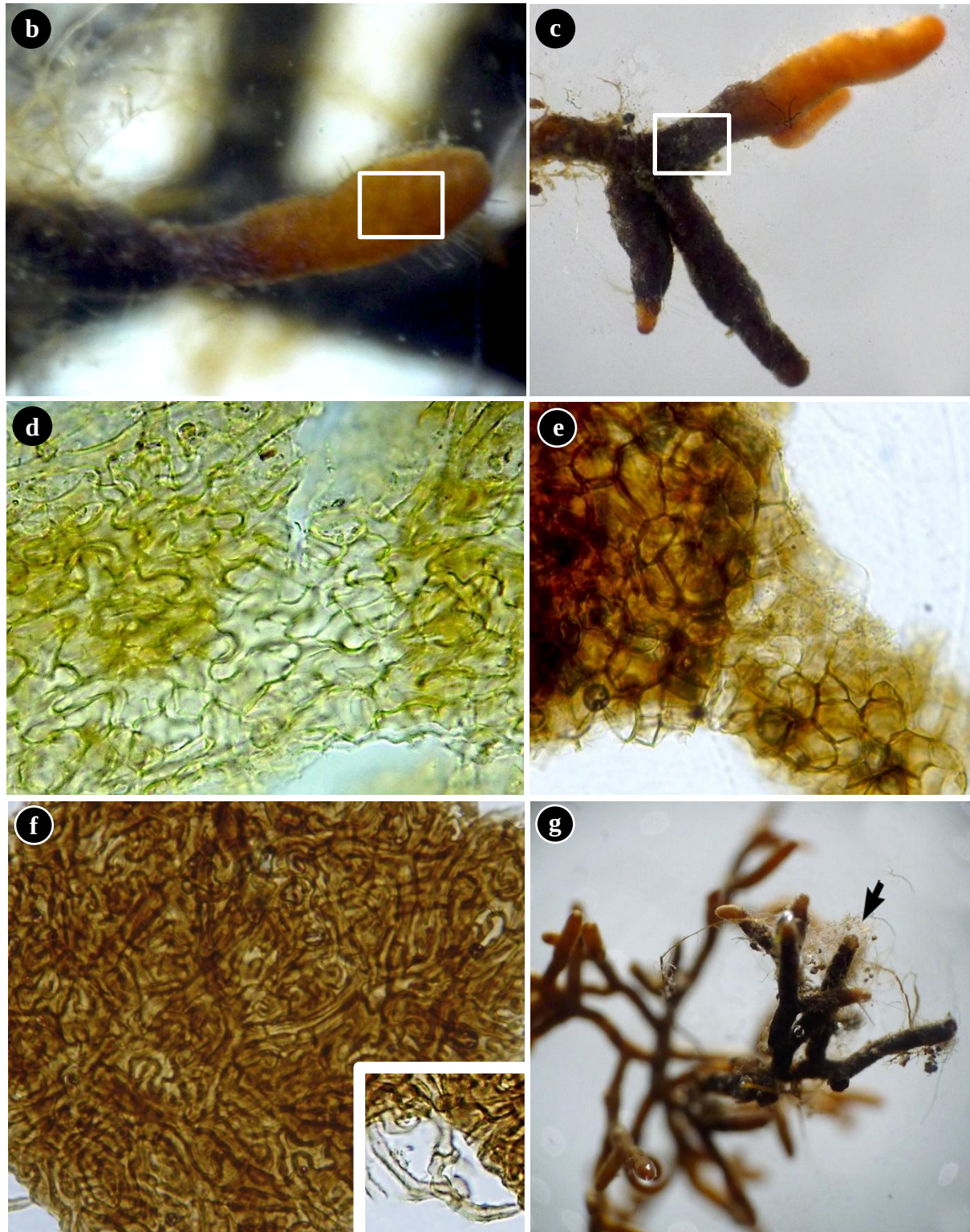


Figure 34 – Mycorhizes composites. (a) *C. geophilum* – ECM₂ (flèche) ; (b et c) *Tuber sp.*–*Tomentella sp.* ; les images d et e sont un zoom avant (X100) des rectangles blancs de b et c respectivement : (d) manteau à cellules épidermiques du fragment ocre (*Tuber sp.*) et (e) manteau à cellules angulaires du fragment marron (*Tomentella sp.*) ; (f) manteau plectenchymateux du fragment marron (X100) de (g) l’ECM₆ – ECM inconnue (Basidiomycète).

6.2 Discussion

6.2.1 La formation de mycorhizes composites

Wu *et al.* (1999) ont déduit à l'issue d'une étude sur les interactions entre les champignons mycorhiziens, que les mycorhizes à *P. tinctorius* ont été progressivement remplacées par des mycorhizes à Tanashi 01 (espèce inconnue). Les hyphes de *P. tinctorius* envahies par les hyphes de Tanashi 01 étaient naturellement inhibées et n'ont pas réussi à former de nouvelles mycorhizes sur les racines fines. Dans notre cas, la mycorhize composite (*C.g* – ECM₂) pour laquelle, le manteau de *C.geophilum* est adjacent au manteau de l'ECM 2 qui est soit un *Boletus sp.* ou un *Leccinum sp.* ou un *Xerocomus sp.* appartenant à la famille des Boletacées, est similaire aux mycorhizes composites décrites par Wu *et al.* (1999) et celles décrites sur du pin slash par Zak et Marx (1964). De ce fait, on propose que cette mycorhize (*C.g* – ECM₂) que nous avons rencontrée a été formée de la même manière, il serait possible que le mycélium de *C. geophilum* ait envahi les hyphes de l'ECM 2 et aurait pu provoquer l'inhibition de leur croissance. De même, le morphotype ECM 14 est formé tel que décrit dans la section (cf. Résu. Disc. Chap. 2, planche 14 p. 198) par deux fragments carrément différents aussi bien morphologiquement qu'anatomiquement. En effet, en plus de la couleur ocre jaunâtre qui caractérise la partie distale du manteau, son anatomie pseudoparenchymateuse est aussi très différente du manteau de la partie proximale marron qui est plectenchymateuse et très dissemblable de celle du morphotype 6. On suggère alors que le symbiote Ascomycète responsable de l'ECM 6 aurait sans doute co-colonisé la mycorhize marron induite par un Basidiomycète (hyphes septées bouclées). De même pour la mycorhize *Tuber sp* – *Tomentella sp.* (cf. Fig. 34b, c, d et e).

Wu *et al.* (1999) indiquent que l'inhibition de l'extension mycélienne de *Pisolithus tinctorius* par Tanashi 01, peut être due à des différences de structure mycélienne ou peut être causée par une différence d'affinité pour l'arbre hôte (*Pinus densiflora*) entre *Pisolithus tinctorius* et Tanashi 01. On suggère alors que l'affinité de *Cenococcum geophilum* serait supérieure à celle du Boletacées sp. Il a été démontré par Wu *et al.* (1999) que les interactions entre les champignons mycorhiziens peuvent également dépendre des conditions de croissance. Le sol forestier (en question) peut être plus approprié pour le champignon envahisseur. On a également démontré que certains champignons ECM produisent et excrètent des antibiotiques qui inhibent l'infection par des champignons pathogènes (Marx et Davey, 1969 ; Krywolap, 1971). Wu *et al.* (1999) envisage la possibilité que Tanashi 01 produise de telles substances et inhibe la croissance des hyphes de *Pisolithus tinctorius*.

Nous avons également observé au niveau du morphotype ECM 7 que les extrémités des racines émergeaient parfois du manteau de cette mycorhize (Fig. 35a) et le dépassaient, on pense que la croissance de l'extrémité de la racine provoquerait l'éclatement du manteau (Fig. 35b et c). Ce phénomène a été observé par Guo et Bi (1989) et Egli et Kalin (1990). De telles extrémités nues peuvent être sujettes à une colonisation par d'autres symbiotes fongiques pour former des mycorhizes composites. La mycorhize composite peut être considérée

comme un état intermédiaire dans le remplacement du premier champignon secondaire par le champignon dominant (Wu *et al.*, 1999).



Figure 35 – Le morphotype ECM 7 (a) avec des extrémités racinaires qui émergent du manteau fongique, (b, c) éclatement du manteau et désagrégation des hyphes qui le forment.

7. La colonisation par les mycorhizes arbusculaires (MA)

7.1 Présentation des résultats

L'examen microscopique des racines colorées de C. liège prélevées de jeunes plants âgés de 3 mois, révèle une colonisation mycorhizienne arbusculaire faible ($MA < 1\%$, classe d'intensité de colonisation 1 ; Trouvelot *et al.*, 1986 ; annexe n°4) quel que soit le sol forestier. Cette dernière s'est manifestée principalement par la

présence d'un mycélium fin et de vésicules mais on note rarement des arbuscules en cours de formation (Fig. 36).

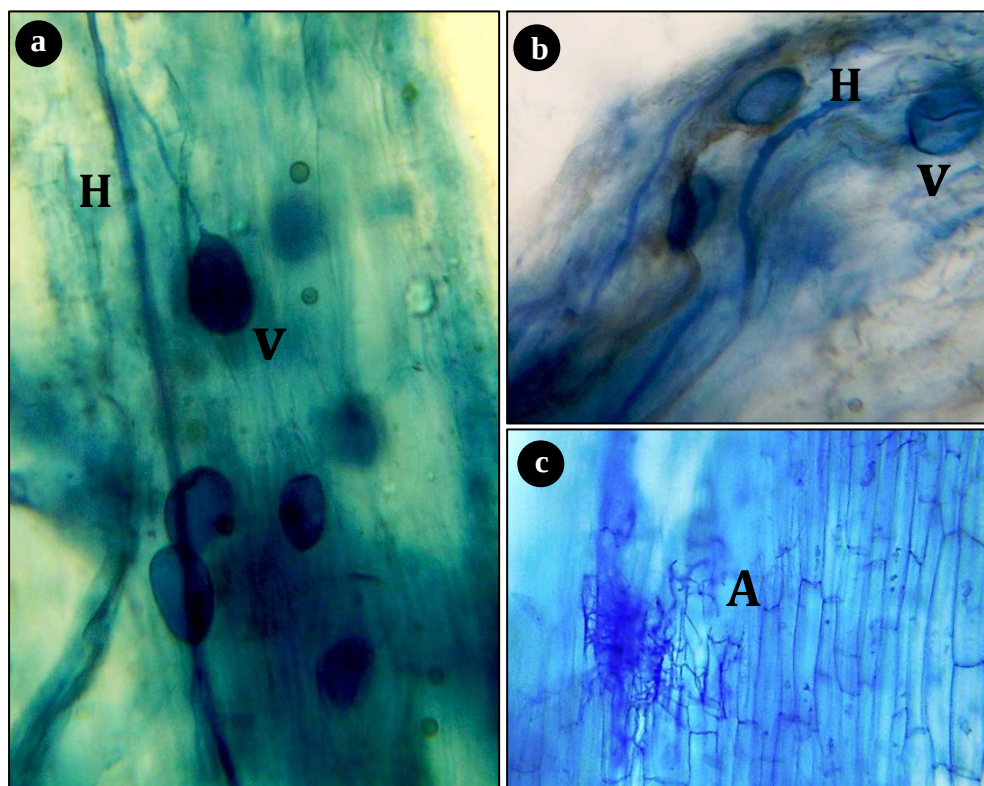


Figure 36 – La colonisation par les champignons mycorhiziens arbusculaires (CMA) des racines de chêne liège élevé sur le sol de Mechroha, montrant (a, b) des vésicules (V) et des hyphes (H) et (c) un arbuscule (A). L'imagerie est réalisée à un grossissement (X400).

7.2 Discussion

7.2.1 Statut mycorhizien mixte du chêne liège

Nos observations microscopiques des racines prélevées de jeunes plants de C. liège âgés de 3 mois, révèlent que tout comme les autres feuillus (peupliers, saules, aulnes) (Garbaye, 2013), le chêne liège est également une essence à statut symbiotique mixte.

En effet, nos résultats rejoignent ceux de Egerton-Warburton *et al.* (2007) ; Adouane (2011) ; Boudiaf *et al.* (2013) et Ksentini (2018), qui affirment tous, que le C. liège au stade juvénile présente une double symbiose c.-à-d. des mycorhizes arbusculaires succédées par des ectomycorhizes ou présentes simultanément sur le

système racinaire. Cependant, à la différence de Toju *et al.* (2013b) qui indiquent que les mycorhizes arbusculaires (MA) dominent les stades jeunes et les ECM sont principalement détectés chez les arbres adultes, nos résultats montrent que les MA, bien que présentes, colonisent très faiblement les racines des jeunes plants de 3 mois. À 4 mois, ces dernières étaient déjà ectomycorhizées (Adouane, 2011). Selosse *et al.* (2006) indiquent que lors de l'établissement du cortège mycorhizien, les champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) s'installent précocement et sont suivis par les symbiotes ECM. Garbaye (2013) souligne que les semis, en grandissant, dépendent de moins en moins de MA et de plus en plus des ECM.

Hamidi *et al.* (2017) à l'issue d'un essai d'inoculation sur substrat stérile, ont révélé que les racines des plants de chêne liège âgés de 5 mois étaient mycorhizées à 70% par les CMA.

Chen *et al.* (2000) ont observé que lorsque les deux types de champignons étaient présents dans des pots, l'ECM induite par le genre *Laccaria* a remplacé la MA en tant que type dominant de mycorhizes dans les racines d'Eucalyptus. Selon ces mêmes auteurs, la succession et la domination des CMA par les CEM est gérée par plusieurs mécanismes. Pour ne citer que quelques exemples, l'inhibition par antagonismes des hyphes de l'autre champignon, des modifications de la qualité ou de la quantité d'exsudats racinaires pourraient influencer la capacité des racines à attirer d'autres champignons, de plus les CEM à la surface des racines pourraient agir comme une barrière physique empêchant ainsi d'autres champignons d'y pénétrer. Il est généralement admis que les associations ECM obtiennent plus d'énergie des plantes-hôtes que les associations MA (Smith et Read, 1997), ce qui pourrait accroître la capacité d'activité hyphale.

Chapitre 3 : La mycorhization contrôlée

Dans le but d'améliorer la qualité et d'augmenter la résistance sur le terrain de transplantation des semis de *Q. suber* produits en pépinière, nous avons essayé d'introduire *P. tinctorius* dans le système racinaire en procédant par plusieurs techniques et évalué la réponse de la plante à cette inoculation par son rendement.

1. Présentation des résultats

1.1 Culture pure sur milieu solide

La culture pure de *Pisolithus tinctorius* consiste en un mycélium de couleur jaune citrin à ocre (Fig. 37a, b), les hyphes sont septées avec des boucles de connexion, peuvent prendre dans certains cas une coloration noirâtre (des parois mélanisées) (Fig. 37c, d)

1.2 Inoculation contrôlée

L'inoculation de *P. tinctorius* que ce soit par culture pure sur milieu solide, ou par suspension fongique mélangée au substrat (Fig. 38), par trempage des glands dans la suspension fongique et par enrobage des glands de spores, n'a pas réussi. Seule l'inoculation par des spores mélangées directement au substrat a entraîné la colonisation des racines et la formation d'apex ECM. La colonisation est estimée à 34 %. Les jeunes ECM obtenues correspondent typiquement au morphotype de *P. tinctorius* avec un manteau fongique peu développé, de couleur jaunâtre-ocre avec certains apex noirâtres (Fig. 39). Le mycélium est bien celui du pisolithe qui vire du jaunâtre au noirâtre dans certaines cultures pures sur milieu solide (Fig. 37c, d). Les jeunes ECM détectées sont simples (non ramifiées) et droites ou légèrement sinueuses ne présentant pas de rhizomorphes ni de mycélium extramatriciel, les cystides sont absentes. Les plantes témoins non inoculées ne présentaient aucun signe de colonisation par *P. tinctorius* ou de contamination par d'autres champignons dans leurs systèmes racinaires.

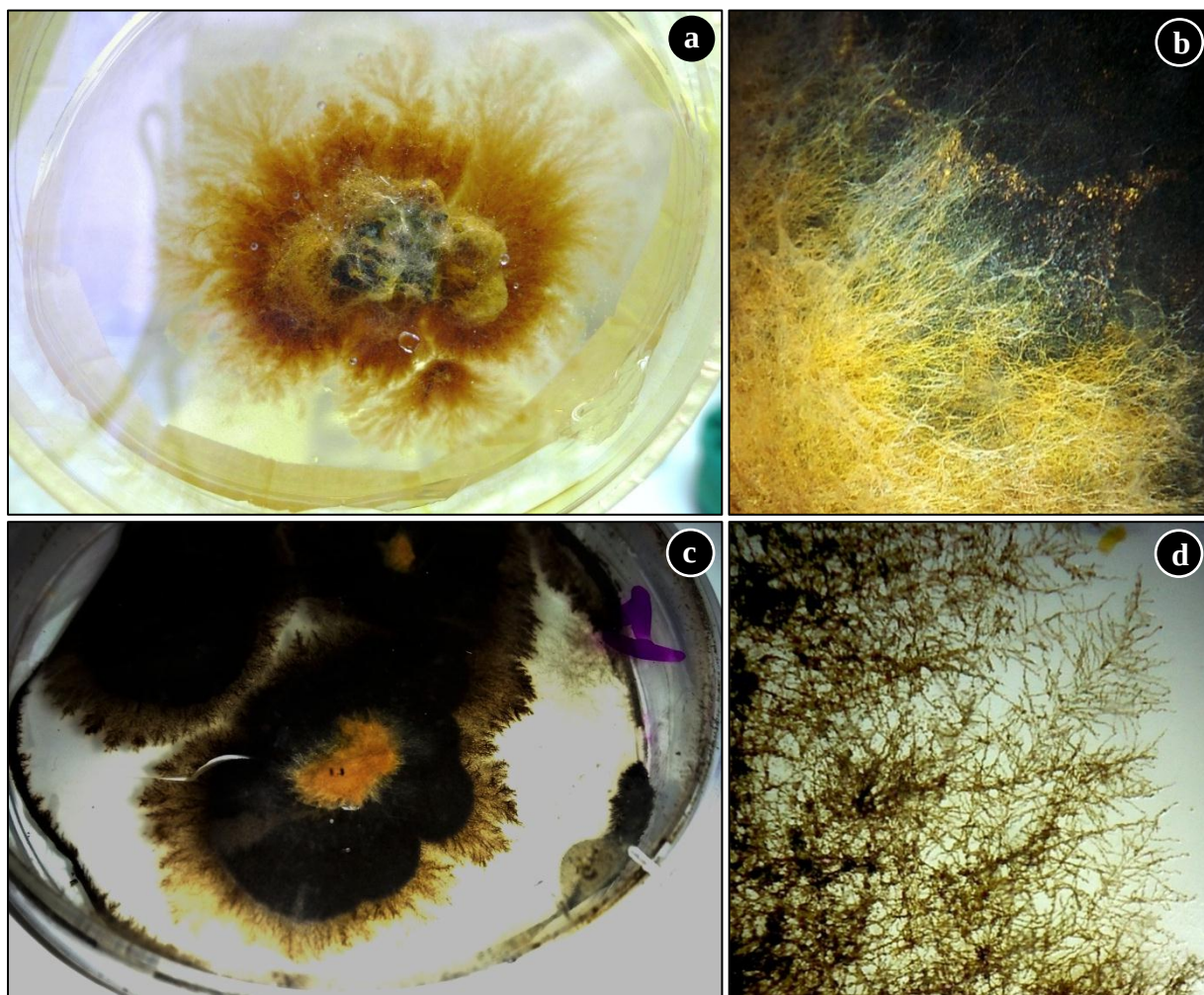


Figure 37 – Culture pure de *P. tinctorius* sur milieux solide présentant (a, b) un mycélium jaune vif et (c, d) un mycélium noirâtre (parois mélanisées).



Figure 38 – Culture de *Pisolithus tinctorius* en milieu liquide.



Figure 39 – Racines fines des plants de *Q. suber* (a, b) non-inoculés (témoins), poils absorbants (flèches) ; (c - f) inoculés par *P. tinctorius* montrant de jeunes ectomycorhizes ocrés dont certaines présentent des apex noirâtres.

1.3 Croissance des semis

En termes de stimulation de la croissance, l'inoculation affecte positivement mais pas de façon significative les jeunes semis âgés de 5 mois et demi. Une légère amélioration de la hauteur (46.43 cm) et de la biomasse fraîche souterraine (10.34 g) est notée chez les plants inoculés par rapport aux témoins (42.93 cm et 8.84 g

respectivement), il en est de même pour le diamètre au collet (4.67 mm par rapport à 4.17 mm pour les témoins). Les différences obtenues concernant la biomasse fraîche aérienne et le Nbr de feuilles sont également non significatives mais avec une infériorité chez les plants inoculés. Il est à noter que le rapport H/D de 9.93 peut être considéré comme optimal pour les plants inoculés comparés aux témoins (Fig. 40).

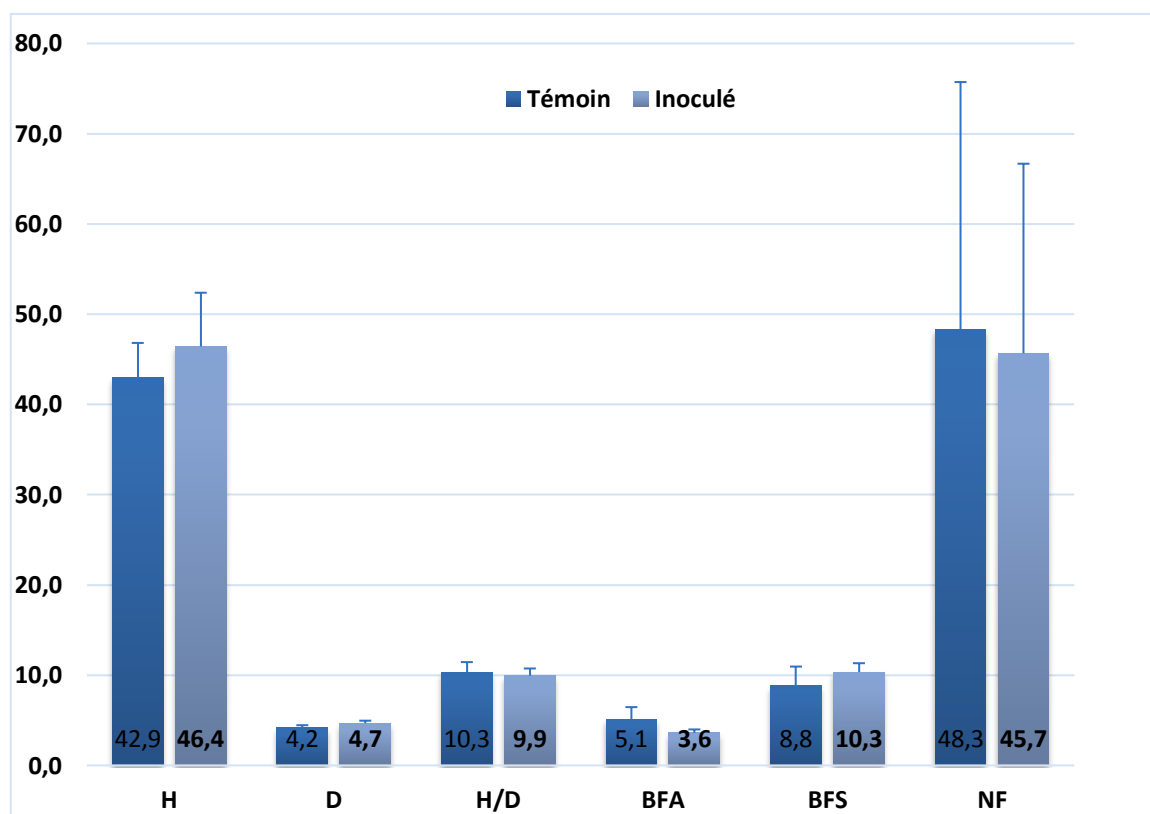


Figure 40 – Croissance des plants de *C. liège* inoculés ou non par les spores de *P. tinctorius* : **(H cm)** taille des tiges, **(D mm)** diamètre au collet, **(H/D)** quotient de robustesse, **(BFA g)** biomasse fraîche aérienne et **(BFS g)** souterraine, **(NF)** nombre de feuilles. Absence de différences significative ($P \leq 0.05$) selon le test de Newman-Keuls. Les données représentent les moyennes $\pm$ l'écart type.



Figure 41 – Plants de chêne liège inoculés âgés de 2 mois.

2. Discussion

2.1 L'inoculation

À priori et en attendant que l'identité des ECM soit confirmée par l'analyse moléculaire, retenons que les spores de la souche de *Pisolithus tinctorius* extraites d'un sporocarpe associée à *Eucalyptus camaldulensis* et inoculées aux jeunes plants de C. liège sont capables de former des ECM avec ce dernier. Ces résultats corroborent ceux de Sebastiana (2013) et Sebastiana *et al.* (2018). Les ECM peu évoluées indiquent un retard de formation. Garbaye (2013) affirme que la désinfection des sols ou substrats a des effets secondaires indésirables comme la réduction du nombre de vers de terre et surtout le retard de mycorhization de la culture. De plus, La température et le pH du milieu de culture sont des facteurs externes qui jouent un rôle important dans le développement mycélien des CEMs. Les résultats de certaines études antérieures ont montré que *P. tinctorius* a présenté la plus grande production de biomasse fongique à 30°C (Srinivasan *et al.*, 2000), et que sa croissance mycélienne était généralement favorable aux conditions acides avec un pH optimal de 6,0 (Srinivasan *et al.*, 2000 ; Yamanaka, 2003 ; Xu *et al.*, 2008). Le pH très acide (pH = 4) dans le cas de la présente expérimentation permet la formation d'ECM mais l'efficacité de l'inoculum doit être vérifiée dans une étude ultérieure, car comme le suggèrent Araújo *et al.* (2018), des conditions environnementales pourraient augmenter ou diminuer ce paramètre.

Pour ce qui est de l'insuccès des autres inoculants, beaucoup de raisons peuvent compromettre la germination des spores, la survie et la croissance du mycélium fongique et par conséquent l'établissement de la symbiose. Pour notre part, on pense que les conditions propices à la croissance du champignon n'étaient pas totalement réunies pour permettre la formation d'ECM au niveau des traitements « cultures pures » et « glands enrobés de spores » : **i)** Il est probable que la quantité de l'inoculum par plant n'était pas suffisante pour permettre l'établissement de l'association mycorhizienne. En Australie par exemple, une suspension de spores de

Rhizopogon luteolus est directement injectée dans le réseau d'irrigation de certaines pépinières de pin de Monterey, assurant ainsi l'inoculation permanente des semis afin d'obtenir une mycorhization massive. Aux Philippines, les spores du pisolithe sont conditionnées sous forme de comprimés, pour être facilement incorporées dans le sol des pépinières forestières produisant des plants de pins (Garbaye, 2013).

ii) La formation ECM compatible est affectée par les espèces de plantes et les isolats de champignons (Pereira *et al.*, 2005 ; Pruett *et al.*, 2009 ; Bahram *et al.*, 2011), ceci nous mène à penser que l'aptitude de la souche utilisée à former la symbiose ECM en culture pure peut être faible ou compromise par la non satisfaction de l'ensemble des exigences spécifiques à sa croissance entraînant ainsi l'échec de l'inoculation.

2.2 Réponse des plants à l'inoculation

Des études antérieures ont montré que l'inoculation par *P. tinctorius* augmente certaines performances des plants de C. liège, à la fois en pépinière et sur le terrain (Sebastiana *et al.*, 2013, 2017, 2018). Bien qu'un levier expérimental supplémentaire sur une période plus longue soit nécessaire pour tirer des conclusions à propos de l'effet de la colonisation ECM sur le développement des plants, les résultats de la présente étude montrent une légère amélioration de la croissance des semis du C. liège par rapport aux semis non inoculés mais les différences ne sont pas significatives du moins jusqu'à l'âge de 5 mois. Effectivement, les résultats montrent que l'inoculation par les spores a eu un effet positif sur la hauteur des plants, la croissance des racines, la croissance radiale, ces résultats rejoignent ceux de Sebastiana *et al.* (2018). Nous avons également noté un meilleur quotient de robustesse (H/D) chez les plants colonisés par rapport aux témoins. Cependant, contrairement à Sebastiana *et al.* (2018), la biomasse fraîche aérienne est diminuée ainsi que le nombre de feuilles ce qui conforte les résultats de Sebastiana (2013). Ces résultats ne sont nullement surprenants, car selon le même auteur, l'inoculation n'a entraîné une augmentation significative de la hauteur et du diamètre de la tige ou du nombre de feuilles qu'après 20 mois de croissance en pépinière. Plusieurs autres rapports (Núnêz *et al.*, 2006 ; Fini *et al.*, 2011) montrent que l'amélioration de la croissance causée par l'inoculation ECM chez d'autres espèces de chênes n'est pas significative aux premiers stades de la symbiose. Quant à l'étude de Araújo *et al.* (2018), elle montre que l'inoculation a eu un effet significativement positif sur la croissance des semis du C. liège âgés de 9 mois. Seulement, l'inoculum était composé d'un mélange de symbiotes fongiques (dont *P. tinctorius* et *Scleroderma sp.*) et bactériens. La promotion de la croissance peut être due à un effet de synergie entre les espèces fongiques et bactériennes car, comme le soulignent Dunstan *et al.* (1998), les bactéries peuvent agir sur le développement des champignons mycorhiziens, la médiation du processus racine-champignon, la stimulation de la germination des propagules fongiques, et surtout l'amélioration de la croissance fongique.

Sebastiana *et al.* (2017) ont également constaté que la colonisation mycorhizienne augmentait la biomasse racinaire, ce qui pourrait avoir un impact positif sur la capacité globale d'absorption des éléments nutritifs du sol. Felten *et al.* (2009) estiment que l'augmentation de la biomasse racinaire après l'inoculation est un effet

bien connu de la symbiose ECM et est liée à une augmentation du nombre de ramifications racinaires favorisée par une accumulation de l'auxine induite par des champignons au sommet de la racine. La croissance plus importante du système racinaire ectomycorhizé peut être liée à une meilleure aptitude à absorber l'eau et les nutriments. Ceci peut avoir une incidence sur la performance des plants sur le terrain, en leur permettant de surmonter la crise de transplantation en particulier au cours de la première année, appelée par Sebastiana (2013) période de choc maximal de transplantation et leur permettant également de résister aux conditions extrêmes, telles que le stress dû à la sécheresse (Cairney et Chambers, 1997).

L'étude réalisée par Sebastiana (2013) témoigne du potentiel important que fournit *P. tinctorius* en tant qu'espèce ECM pour la culture de plants de C. liège en pépinières. Cet auteur affirme que l'inoculation de C. liège avec ce champignon après 20 mois de croissance a considérablement augmenté la surface foliaire, son poids sec, sa teneur en azote et en pigments photosynthétiques ; les plantes mycorhizées ont montré une capacité photosynthétique et une utilisation de l'eau plus élevées.

Les résultats contrastés existant entre les observations sur le terrain et les expériences d'inoculation peuvent résulter de la spécificité écologique car les conditions de culture pourraient limiter la concurrence de champignons indigènes (Molina *et al.*, 1982 ; Brundrett *et al.*, 1996 ; Martin *et al.*, 2002 ; Yamanaka *et al.*, 2014).

Plusieurs auteurs ont décrit un effet positif sur la croissance des plantes au champ, non observé chez les plantes de pépinières (Smith et Read, 1997 ; Rincón *et al.*, 2005), soulignant le fait que les avantages de l'inoculation ECM sont généralement mieux mis en évidence dans des conditions de stress (limitations en éléments nutritifs et en eau). De plus, les glands contiennent du carbone et des nutriments stockés en abondance, de sorte que tout effet de l'inoculation, positif ou négatif, serait difficile à détecter chez les plantules de première année (Southworth *et al.*, 2009).

Chapitre 4 : Discussion générale

Il est à rappeler que les objectifs principaux de cette thèse étaient d'une part de comparer les effets des substrats de culture sur la qualité morpho-physiologique et l'état symbiotique mycorhizien des semis de *Q. suber* produits en conteneur, d'autre part, de rechercher ou de piéger les communautés mycorhiziennes associées à cette plante élevée en conteneur sur des sols forestiers de 4 provenances différentes. Enfin, de tenter une expérience d'une mycorhization contrôlée en pépinière.

Dans le cas du 1^{er} essai, le substrat à base de noyaux d'abricot (NA) favorise la meilleure croissance aérienne notamment la hauteur, le nombre de feuille et ainsi que la biomasse aérienne et ce, au dépend du développement racinaire. Le plant de *C. liège* qui dispose de ces critères sera certainement en difficulté sur le terrain en raison de son système racinaire peu développé car en général, les conditions du sol notamment les ressources, limitent la croissance des plantes. Celles-ci devraient augmenter l'allocation de biomasse racinaire afin de maintenir un «équilibre fonctionnel» entre l'acquisition de carbone par les pousses et l'acquisition de nutriments minéraux par la racine (Gutschick et Pushnick In BassiriRad (ed.), 2005).

Le substrat à base de grignon d'olive et de granulé de liège (GOGL), même s'il permet la production d'un système racinaire assez développé lié probablement à la présence du granulé du liège, les hauteurs élevées et les diamètres au collet faibles des plants reflètent une croissance non rationnelle qui génère des plants disproportionnés par rapport à la norme. Les faibles taux de chlorophylle indiquent quant à eux une souffrance liée probablement à l'activité photosynthétique. Si l'apport de grignons d'olive et de noyaux d'abricot améliore la disponibilité en azote et accélère le processus de minéralisation, il ne semble néanmoins pas assurer les critères de qualité souhaités du plant.

Nos résultats sont similaires à ceux rapportés par Belaidi (2010) qui a constaté à l'issue d'une expérimentation visant à comparer deux substrats de culture, l'un à base de grignons d'olive et l'autre à base d'écorce de pin mélangés à de l'humus forestier, que les résultats de croissance notamment en hauteur, nombre de feuilles et en biomasses aérienne et racinaire étaient plus satisfaisants pour le substrat préparé avec des grignons d'olive.

Bien que la croissance radiale de tous les semis soit faible, le substrat à base d'écorce de pin (EP) favorise le meilleur diamètre au collet et permet avec le substrat de granulé de liège (GL) les meilleures proportions tige-racine et la meilleure teneur en chlorophylle (potentiel synthétique). En outre, le substrat GL favorise le meilleur développement racinaire, lié assurément à sa forte porosité résultant de l'apport de granulé de liège.

Bien que tous les substrats soient préparés avec le sol bien homogénéisé de la station de Brabtia, les espèces fongiques se manifestent différemment sous l'effet de la composition des substrats et n'atteignent pas les mêmes niveaux de colonisation sur les systèmes racinaires. La plus grande richesse spécifique moyenne par plant et globale ainsi que la plus importante mycorhization sont atteintes au niveau du substrat GL. On suppose

que les semis de ce traitement dotés d'un système racinaire bien développé adoptent une conduite particulière qui pourrait leur permettre d'adapter les conditions du milieu en leur faveur et ce en faisant appel à des espèces effectives en termes de nutrition azotée et hydrique et en diversifiant les partenaires fongiques pour bénéficier de leur diversité physiologique fonctionnelle. Nous avons constaté, de plus, une forte corrélation positive entre la richesse spécifique et la croissance racinaire. Van Der Heijden *et al.* (1998) ; Baxter et Dighton (2001) et Jonsson *et al.* (2001) ont montré qu'une plus grande richesse ECM augmentait la productivité des plantes. Par ailleurs, Baxter et Dighton (2005) ont constaté que peu d'effets de la composition ECM sont observés sur la croissance de la plante ou son état nutritionnel. Druebert *et al.* (2009) et Pena *et al.* (2010) indiquent qu'une grande richesse en espèces de symbiotes ECM peut fournir une assurance à l'hôte si les conditions environnementales changent et si le champignon ECM dominant n'est plus en mesure de fournir à l'hôte les nutriments nécessaires.

La différence des statuts mycorhiziens relevée suggère que les plants de *C. liège* n'agissent pas de la même manière face aux contraintes qui leur sont imposées par les conditions de culture telles que les déficits en éléments nutritifs et le manque d'aération. Les plants du substrat NA par exemple, contractent uniquement 2.4 ECM en moyenne étendues sur 52 % du système racinaire, ils se caractérisent par une faible croissance racinaire contre une croissance aérienne très importante. Les plants du substrat GOGL présentent une richesse spécifique moyenne assez bonne (4.6) mais la colonisation mycorhizienne est fortement limitée (39.9 %) par rapport aux autres. Tout cela pour dire que le statut mycorhizien est fonction de plusieurs facteurs. De nombreuses observations ont révélé que la structure des communautés de mycorhizes était profondément bouleversée par tous les traitements qui affectent directement les propriétés physiques ou chimiques du sol (Harrington et Mitchell, 2005 ; Garbaye, 2013).

Toutes ces données biométriques et physiologiques sont considérées comme étant des indicateurs de la performance et de la résistance des plants sur le terrain. Cependant, vu les grandes variations qui découlent de cette analyse, le choix d'un seul substrat serait inéquitable. Si l'on admet que le système racinaire, compartiment d'acquisition d'eau et d'éléments nutritifs et également la partie qui permet l'ancrage de la plante dans le sol, est le plus important pour choisir les jeunes plants destinés à la transplantation, cette étude révèle que le granulé de liège est le plus approprié pour favoriser son développement et sera certainement inclus dans la composition du substrat. L'évaluation du statut nutritionnel nous a permis de signaler en général une faible nutrition en azote et en phosphore. L'amélioration de ces teneurs par une fertilisation pourrait inhiber la formation des ECM. Sebastiana (2013) a réalisé avec beaucoup de succès l'application de la mycorhization contrôlée sur des substrats d'empotage caractérisés par une faible fertilisation (80-150 mg/l N, 80-150 mg/l P₂O₅, 300–500 mg/l K₂O, pH (CaCl₂) 5,5–6,5%). Notre expérimentation a été réalisée dans des conditions similaires. Selon Garbaye (2013), un apport d'engrais réalisé pour corriger la faible fertilité du sol réduit considérablement la proportion des mycorhizes de *Cenococcum geophilum* à moins de 10 %.

L'étude menée sur le piégeage des symbiotes mycorhiziens des différents sols forestiers nous a permis de générer les premières données sur les communautés mycorhiziennes de *Q. suber* au stade pépinière.

Le sol de Bougous fournit les meilleurs diamètre et nombre de tiges, biomasse fraîche aérienne et souterraine. Pour les autres paramètres, bien que les résultats ne soient pas statistiquement significatifs, une différence assez forte de la taille des tiges avantage également le sol Bougous. Le nombre de feuille et la chlorophylle sont plus importants au niveau du sol Mechroha et le quotient de robustesse est le plus satisfaisant au niveau du sol Seraïdi, suivis tout de même par le sol Bougous (pour les trois derniers paramètres).

Étant donné que la semence, les conditions environnementales (climat, lumière), l'eau d'irrigation étaient les mêmes pour les différents traitements, cette différence de croissance ne peut être attribuée qu'aux différentes caractéristiques des sols et des communautés ECM. Les propriétés physico-chimiques, quoique légèrement différentes, indiquent la médiocrité des sols quant à la porosité, composition en azote, phosphore et matière organique. Elles peuvent constituer des facteurs limitants.

Les observations réalisées sur 20 semis de *C. liège* âgés de 15 mois élevés en conteneurs WM ont permis de saisir 16 morphotypes ECM. Nous avons constaté que cette communauté ECM associée à *Q. suber* est moins riche au stade juvénile qu'au stade adulte. Dans une autre étude que nous avons réalisé auparavant (Adouane 2011), une communauté de 20 morphotypes a été décelée sur des plants ne dépassant pas 1 an dont 4 morphotypes seulement sont communs avec la présente étude. Il convient de signaler que d'autres travaux sur les communautés ECM du *C. liège* adulte dans son milieu naturel ont fait ressortir 58 morphotypes différents (Bennane, 2016), 57 dans deux peuplement de *C. liège* l'un qui est saint et l'autre en déclin (Lancellotti et Franceschini, 2013), 55 dans 15 peuplements différents (Azul *et al.*, 2010), 11 morphotypes recélés par Maghnia *et al.* (2017) dans deux sites l'un protégé et l'autre exploité et soumis à différentes pressions anthropiques pendant la période estivale et hivernale. Plusieurs facteurs peuvent en être la cause, ce peut être l'effet âge de l'espèce hôte sur la richesse de la communauté fongique ECM, les facteurs environnementaux divers liés au climat (la pluviosité et à un degré moindre la température) ou l'intensité des prélèvements.

On a constaté que la communauté ECM dans son ensemble est caractérisée par une prédominance des espèces rares, et seulement une minorité d'espèces semblaient être abondantes, ce résultat est classique (Hubbell, 2001 ; Izzo *et al.*, 2005), on cite *Boletus sp.*, *Tomentella sp.*, *Cenococcum geophilum*... Il apparaît que le genre *Tomentella* fait partie des genres les plus représentés et les plus diversifiés dans les communautés ECM à travers le monde (Tedersoo *et al.*, 2010).

L'étude approfondie de cette communauté ECM révèle donc une activité symbiotique importante quel que soit le sol forestier. Cependant, les ECM inventoriées ne se distribuent pas uniformément à travers les sols forestiers explorés. Les forêts de Bougous et d'El-Aouana se sont avérées les plus riches en symbiotes fongiques que les forêts de Seraïdi et Mechroha respectivement. D'autre part, la colonisation ECM est plus grande au niveau du sol de Bougous suivi de Seraïdi, Mechroha et enfin d'El-Aouana. Cette colonisation est affectée par la porosité du sol et elle est fortement améliorée par la densité élevée des racines. La croissance des plants notamment racinaire plus élevée peut être due à la colonisation ECM dont l'effet se manifeste par la production de

régulateurs de croissance et également par l'accroissement de la surface de contact entre la racine et le sol renforçant ainsi l'alimentation de la plante en eau et en éléments nutritifs.

Contrairement aux résultats de l'essai 1 et à ce qui a été déclaré par plusieurs (Jonsson *et al.*, 2001 ; Baxter et Dighton, 2001 et Baxter et Dighton, 2005), cet essai ne permet pas de révéler une influence claire de la richesse spécifique sur la productivité des plants.

Les résultats obtenus quant à la composition taxonomique de la communauté fongique ECM révèlent une nette différence entre les différents sols forestiers. Cette distribution résultent d'une part de la composition différentielle de ces sols, d'autre part, des effets combinés de plusieurs facteurs abiotiques et biotiques (Kennedy, 2010 ; Peay *et al.*, 2011 ; O'Hanlon, 2012 ; Courty *et al.*, 2010, 2016 ; Albornoz *et al.*, 2016 ; Mucha *et al.*, 2018 ...). Pour notre part, l'effet de beaucoup de facteurs a été négligé tels, le climat, la plupart des propriétés du sol notamment le pH, l'âge et le génotype de l'hôte. La relation concurrentielle intra- et interspécifique, les concentrations du phosphore et de l'azote et la densité racinaire pourraient être déterminantes.

Le rôle fonctionnel et les avantages de chaque espèce fongique offerts à la plante ne sont pas encore très éclaircis et dépendent de leur efficacité à fournir les nutriments et du coût de carbone imposé à la plante. Sousa *et al.* (2012) Oliveira *et al.* (2012) affirment que les différentes espèces ou même souches d'ECM se différencient par leur impact sur les performances des plantes. Dans ce contexte, *C. geophilum* est parmi les rares symbiotes dont les capacités commencent à être élucidées. Ce champignon offre aux racines une forte tolérance à la sécheresse et accroît leur survie dans ces condition extrêmes et ceci semble très lié à la présence de mélanine. Dans notre cas, la présence de *C. geophilum* en abondance sur les racines a été souvent associée à une bonne productivité aussi bien racinaire qu'aérienne.

Dans ce sens et dans le but d'obtenir des informations supplémentaires sur la fonction des ECM, nous nous sommes intéressés à la composition exploratoire fonctionnelle de la communauté fongique ECM associée à *Q. suber* au stade juvénile.

Cette partie de l'étude a révélé que, *Q. suber* âgé de 15 mois a la faculté de s'associer avec des champignons appartenant aux différents types d'exploration du sol, quoique le type d'exploration à longue distance se révèle très rare et n'est exprimé que par un seul morphotype (*Boletus sp.*, ECM 2), ce dernier est cependant le plus fréquent et est omniprésent dans tous les sols d'étude. D'une manière générale, la communauté est représentée surtout par l'exploration à courte distance suivie par celle à moyenne distance. L'exploration par contact est faiblement observée.

Quant à la composition de chaque sol forestier en groupes fonctionnels, elle est différente et met en évidence la stratégie employé par le C. liège pour s'alimenter. Les mycorhizes dont les structures sont adaptées à l'exploitation du sol sur de moyennes distances sont prédominantes au niveau des sols Bougous et Mechroha, et sont à égalité avec les mycorhizes spécialisées dans l'exploitation par contact au niveau du sol El-Aouana. Les mycorhizes dotées de capacités exploratoires à courte distance dominent la communauté du sol Seraïdi.

Le recrutement de ce type d'ECM témoigne probablement du besoin des plants de *C. liège* en azote et en eau, car les TE-MD sont particulièrement efficaces en matière d'acquisition et transfert d'eau et d'élément minéraux notamment l'azote organique vers les arbres. Ce type implique à la plante un coût important de carbone. Pour palier à cette contrainte, le *C. liège* au stage jeune avantage les types d'exploration sans phase extramatrice ou peu développée qui sont moins coûteux à leur hôte en carbone.

Au final, il est évident que les jeunes semis de *Q. suber* combinent entre les différents modes d'exploration du sol pour établir un équilibre entre les échanges d'élément nutritifs profitables à l'hôte et de carbone profitable au symbiote fongique. Ceci en faveur d'une complémentarité fonctionnelle au sein de la communauté ECM.

Ces résultats peuvent servir à la production de l'inoculum à partir d'espèces ECM indigènes qui présentent une affinité avec l'hôte et qui sont écologiquement adaptées au milieu de transplantation, tout en prenant en considération leur mode d'acquisition et de transfert de nutriment et la dynamique des communautés fongiques ECM c.-à-d. les stades de la succession ECM. Dalong *et al.* (2011) estiment que certaines espèces sont plus adaptées écologiquement à certains endroits que d'autres et que pour tirer le meilleur parti de l'association ECM, les semis doivent être inoculés avec des symbiotes fongiques spécifiques à l'hôte et adaptés aux conditions environnementales du site. Araújo *et al.* (2018) ont précisé dans une étude sur le *C. liège* que l'inoculum composé de symbiotes indigènes, était plus efficace sur la croissance des plantes que le mélange du commerce. Cela souligne la nécessité de sélectionner parmi les morphotypes ECM rencontrés par piégeage, les plus performants, abondants afin de s'en servir pour l'optimisation du statut mycorhizien des jeunes plants de *C. liège* destinés au programme de plantation à grande échelle.

L'inoculation artificielle par *P. tinctorius* dans les 5 premiers mois de croissance de *Q. suber* n'a pas amélioré significativement la croissance des plants (bien que la taille, le diamètre, et la biomasse racinaire soient légèrement améliorés), mais selon certaines études dont Sebastiana (2013), l'inoculation a favorisé une capacité photosynthétique plus élevée, une utilisation plus efficace de l'eau et une capacité d'absorption d'azote. Une augmentation de la survie et de la hauteur de la plante a été observée après la transplantation des plantes inoculées sur le terrain. L'amélioration de la croissance et de l'absorption d'éléments nutritifs a été également signalée par Araújo *et al.* (2018) sur des plants de *Q. suber* âgés de 9 mois mais en synergie avec un *Scleroderma sp.* et des bactéries.

Ces résultats témoignent de la performance de *P. tinctorius* et sont encourageants à l'égard de son utilisation dans les programmes d'inoculation. En outre, ces résultats peuvent ouvrir d'autres voies, celles de faire des combinaisons entre *P. tinctorius* et certaines espèces fongiques rencontrées dans l'essai précédent. *P. tinctorius* et *C. geophilum* sont capables de tolérer des conditions environnementales hostiles, les *Boletus sp.* et les *Tomentella sp.* seront plus efficaces pour augmenter l'allocation d'eau et d'éléments nutritifs de part leur structures spécialisées dans l'exploration à moyenne ou longue distances.

Conclusion et Perspectives

Dans cette étude, nous avons d'une part évalué l'effet du substrat de culture sur la croissance et le statut mycorrhizien des jeunes semis de chêne liège, d'autre part, nous avons évalué la communauté fongique ECM susceptible de s'associer à ces derniers dans différentes forêts du Nord-est algérien. Parallèlement à ces deux essais, une tentative d'inoculation contrôlée a été réalisée pour déterminer la réponse des plants de C. liège vis-à-vis de l'introduction du champignon *Pisolithus tinctorius*.

Les résultats de ce travail préliminaire démontrent globalement que la qualité des semis de C. liège a été significativement affectée par le type de substrat. Ainsi, parmi les aérateurs testés, le granulé de liège, tout comme l'écorce de pin, peuvent être utilisées dans la confection des substrats de culture et permettre une croissance optimale du C. liège.

Le substrat GL est très bien qualifié pour produire des plants de qualité appréciable. Il présente les meilleures colonisation ECM, richesse spécifique et croissance racinaire probablement en raison de sa capacité à améliorer certaines propriétés physiques, notamment l'aération et la densité du substrat. Le substrat EP favorise, quant à lui, les meilleurs croissance radiale (D), quotient de robustesse H/D et teneur en chlorophylle. Cependant, par une simple comparaison, il apparaît que les performances du GL étaient très voisines de celles du EP et les différences concernant ces paramètres dernièrement cités sont à peine tangibles.

En termes de production de la biomasse aérienne, les performances des deux substrats GL et EP sont sensiblement plus faibles que les autres substrats mais ceci, n'étant pas un mauvais signe, est au contraire en faveur d'un bon équilibre tige-racine et un bon quotient de robustesse. Par ailleurs, malgré les signes d'une production optimale de biomasse aérienne, les plants de NA et GOGL, restent marqués d'une croissance non rationnelle qui génère un plant fragile à la transplantation.

Pour ce qui est des propriétés physico-chimiques des substrats, le GL et le GOGL favorisent les meilleures porosités, le GOGL et le NA favorisent le meilleur ratio C/N qui indiquerait une meilleure capacité à libérer l'azote. Des travaux futurs seraient envisageables dans la mesure où une caractérisation physico-chimiques plus approfondie des substrats de culture (capacité d'échange cationique, la rétention de l'eau, la teneur en air, la teneur en eau facilement utilisable etc.) sera nécessaire, tant à l'état initial qu'à la fin de la période de croissance pour évaluer l'évolution de leur propriétés physico-chimiques.

Une information importante que l'on peut tirer de l'ensemble des résultats de la partie mycorhizes, est que le statut mycorrhizien des plants est fortement affecté par la nature des substrats et que la mycorhization naturelle semble être inversement corrélée avec la disponibilité en éléments minéraux du substrat. On ne peut toutefois tirer de conclusion à ce sujet, puisque l'établissement de l'association mycorhizienne et la distribution des ECMs sont régis non seulement par les propriétés chimiques des substrats, mais également par d'autres facteurs tant abiotiques que biotiques, notamment l'âge et la physiologie des plants.

L'étude menée sur les communautés ECM des 4 forêts du Nord-est algérien a permis de tirer les conclusions suivantes :

Les semis du chêne liège âgés de 15 mois élevés en conteneurs sur différents sols forestiers s'associent symbiotiquement à 16 champignons ECM appartenant à plusieurs familles notamment les Boletaceae, Tuberaceae, Thelephoraceae etc. A ce stade, le C. liège sollicite des espèces fongiques mycorhiziennes de tous les modes d'exploration du sol mais de façon différenciée. En effet, la majorité des partenaires fongiques appartenant à cette communauté explorent le sol sur de courtes ou de moyennes distances (une différence d'une seule espèce). Toutefois, les plants de chaque sol forestier favorisent, à quelques variations près, les champignons dont les structures sont adaptés à l'exploration du sol sur de moyennes distances tels que *Tomentella sp.*, *Ramaria stricta*, *Quercirhiza annelata* en faveur d'une acquisition forte et efficace de l'eau et des éléments minéraux notamment l'azote organique.

D'un autre point de vue, les plants dans tous les sols forestiers avantagent le groupe des champignons sans rhizomorphes Rh⁻ (qui rassemble les TE-C et CD) efficaces en termes de décomposition de la matière organique fraîche de l'horizon superficiel et du bois et peu exigeants en source d'énergie tels, *C. geophilum*, *Tuber sp.* Il semble qu'au stade semis, le C. liège combine entre l'exploitation du sol sur de courtes et de longues portées tout en assurant l'équilibre entre les dépenses d'énergie et les apports en éléments nutritifs (les bénéfiques), un équilibre qui est à l'origine d'une complémentarité fonctionnelle, nécessaire pour son développement et sa survie.

Les plants de C. liège montrent une richesse spécifique, une composition taxonomique et un taux de colonisation variables d'un sol à un autre. Ceci est dû à la jonction de facteurs multiples d'ordre biotique et abiotique. Toutefois, si le degré de colonisation permet (essai 2) la stimulation de la croissance des semis notamment des racines, la richesse spécifique par plant ne semble pas induire le même effet.

Après 5 mois de croissance, l'inoculation du C. liège par *P. tinctorius* semble stimuler la croissance des semis, bien que de façon non significative.

La structure de la communauté fongique ECM n'est pas encore exhaustive. Des recherches supplémentaires à long terme et sur le terrain sont nécessaires pour acquies connaissances sur les facteurs qui régissent les communautés fongiques ECM et leur dynamique et d'évaluer leur impact sur la conservation et la durabilité de la subéraie. Il est impératif de pousser la recherche sur les pratiques d'inoculation, c'est pourquoi nous tenons à signaler la nécessité de sélectionner les espèces et les souches les plus efficaces pouvant offrir aux plants de bonnes performances et la tolérance aux différents stress.

Pour se faire, il faut commencer par isoler et multiplier les CEMs autochtones parmi ceux rencontrés, tester leur efficacité sur la croissance tant en pépinière que sur le terrain. Pour la production de l'inoculum, nous proposons de combiner entre les champignons les plus prometteurs. Il faut veiller à introduire des espèces de stade précoce caractérisées par une croissance rapides, des investissements énergétiques dans la biomasse plus faible et par des propagules plus germinables. Il convient d'assembler les différents modes d'exploration du

sol pour assurer la complémentarité fonctionnelle de l'inoculum. Toutefois, il est important de pratiquer des tests *in vitro* pour étudier la compétition entre eux.

Certains auteurs affirment que les caractéristiques morpho-anatomiques des ECM sont souvent peu stables. Elles dépendent de la plante-hôte et de son âge ou de l'environnement (Giomaro *et al.*, 2002 ; Diédhiou *et al.*, 2004). Cette variabilité peut être intra-spécifique (Giomaro *et al.*, 2000). Toutes ces anomalies rendent l'identification morpho-anatomique de la souche fongique insuffisante, incertaine et fastidieuse. La nécessité de recourir à l'analyse moléculaire, outil puissant, fiable et rapide surtout en l'absence de caractéristiques distinctives et spécifiques des morphotypes ECM s'avère indispensable.

Pour finir, il serait également nécessaire de déterminer la concentration idéale des éléments minéraux NPK à apporter aux substrats de culture afin d'optimiser les apports en fertilisant et maximiser la mycorhization du C. liège en pépinière. Ceci est harmonieux avec une sylviculture durable, rentable et respectueuse de l'environnement.

Bibliographie

- A.N.F., 1992. Cahier des charges relatives à l'exploitation et la vente de liège, Min. Agri.
- AcácioV., Holmgren M., Jansen P., et Schrotter O., 2007. Multiple recruitment limitation causes arrested succession in Mediterranean cork oak systems. *Ecosystems.*, **10**: 1220-1230.
- Adouane M., 2008. État mycorhizien du chêne liège (*Quercus suber* L.) et influence des acacias et eucalyptus sur son développement dans la région d'El-Kala (Cas du Canton Boumalek). Mémoire d'ingénieur d'état. Univ. Badji Mokhtar. Annaba, 148p.
- Adouane M., 2011. Diversité des macromycètes et des mycorhizes du chêne-liège dans deux stations du Nord-Est algérien : une subéraie naturelle et une subéraie envahie par *Acacia decurrens* (Willd). Mémoire Magister Ecologie et Environnement. Université Badji Mokhtar /Annaba.
- Agerer R., 1986. Studies on ectomycorrhizae. II. Introducing remarks on characterization and identification. *Mycotaxon.*, 26: 473-492.
- Agerer R., 1987–2002. *Colour atlas of ectomycorrhizae*. Agerer R. (ed). Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, 1st–12th delivery.
- Agerer R., 1987–2006. *Colour atlas of ectomycorrhizae*. Agerer R. (ed). Einhorn-Verlag+Druck GmbH, Schwäbisch Gmünd, Munich, 1st–13th del.
- Agerer R., 1987a. *Tricholoma sulphureum*. In : Agerer R. (ed.) – *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Einhorn-Verlag+Druck GmbH., planche 9.
- Agerer R., 1987b. *Tricholoma vaccinum*. In : Agerer R. (ed.) – *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Einhorn-Verlag+Druck GmbH., planche 10.
- Agerer R., 1989. *Cortinarius variecolor*. In : Agerer R. (ed.) – *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Einhorn-Verlag+Druck GmbH., planche 24.
- Agerer R., 1991. Characterization of Ectomycorrhiza. In : Norris JR., Read DA., Varma AK. (eds). *Techniques for the study of mycorrhiza*. Methods Microbial. **23**: 25-73.
- Agerer R., 1995. Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: An attempt towards a natural classification. In: Varma AK, Hock B (Eds). *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. Springer. Berlin Heidelberg New York, 685-734p.
- Agerer R., 1998a. *Ramaria subbotrytis*. In: Agerer R., (ed) *Colour atlas of Ectomycorrhizae*, plate 134. Einhorn, Schwäbisch Gmünd.
- Agerer R., 1998b. *Tsuga mycorrhiza luteoannulata*. In : Agerer R. (ed.) – *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Einhorn-Verlag+Druck GmbH., planche 139.
- Agerer R., 1999. Never change a functionally successful principle: the evolution of Boletales s. 1. (Hymenomycetes, Basidiomycota) as seen from below-ground features. *Sendtnera.*, 6: 5-91.
- Agerer R., 2001. Exploration types of ectomycorrhizae. A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza*. **11**: 107–114. Doi: 10.1007/s005720100108
- Agerer R., 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *MycolProg* 5:67–107. Doi: 10.1007/s11557-006-0505-x
- Agerer R., et Gronbach E., 1987. *Dermocybe cinnamomea*. In : Agerer R. (ed.) – *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Einhorn-Verlag+Druck GmbH., planche 7.

- Agerer R., et Gronbach E., 1990.** *Boletus edulis*. In : **Agerer R.** (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH.*, planche 36.
- Agerer R., et Iosifidou P., 2004.** Rhizomorph structure of hymenomycetes: a possibility to test DNA-based phylogenetic hypotheses? In: **Agerer R., Piepenbring M., et Blanz P.,** (Eds) *Frontiers in basidiomycete mycology*. IHW-Verlag, Eching. 249–302p.
- Agerer R., et Raidl S., 2004.** Distance-related semi-quantitative estimation of the extramatrical ectomycorrhizal mycelia of *Cortinarius obtusus* and *Tylospora asterophora*. *Myco Progress.*, 3: 57-64.
- Agerer R., et Rambold G., 2004–2019.** [first posted on 2004-06-01; most recent update: 2011-01-10]. DEEMY – An Information System for Characterization and Determination of Ectomycorrhizae. www.deemy.de –München, Germany.
- Agerer R., et Treu R., 1993.** *Gyrodon lividus*. In : **Agerer R.** (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH.*, planche 76.
- Agerer R., et Waller K., 1993.** *Tricholoma acerbum*. In : **Agerer R.** (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH.*, planche 82.
- Agerer R., Klostermeyer D., Steglich W., 1995.** “Piceirhizanigra”, an ectomycorrhiza on Picea abies formed by a species of Thelephoraceae. *New Phytol.*, 131: 377-380 doi:[10.1111/j.1469-8137.1995.tb03074.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03074.x)
- Agerer R., Schloter M., Hahn C., 2000.** Fungal enzymatic activity in fruitbodies. *Nova Hedwigia.*, 71(3/4): 315-336.
- Alatou D., 1990.** Recherches sur le déterminisme de la croissance rythmique du chêne : *Quercus pedunculata ehrh.*, *Quercus mirbeckii*, *Quercus suber* L Etude Morphologique, biochimique et écophysiolgique. Thèse de Doctorat d'état en sciences naturelles ISN. Université Constantine, 109p.
- Alatou D., 1990.** Recherches sur le déterminisme de la croissance rythmique du chêne : *Quercus pedunculata ehrh.*, *Quercus mirbeckii*, *Quercus suber* L Etude Morphologique, biochimique et écophysiolgique. Thèse de Doctorat d'état en sciences naturelles ISN., Université de Constantine, 109p.
- Albornoz F.B., Teste F.P., Lambers H., Bunce M., Murray D.I.C., White N.E., et Lalibert E., 2016.** Changes in ectomycorrhizal fungal community composition and declining diversity along a 2-million-year soil chronosequence. *Mol Ecol.*, 25: 4919-4929. <https://doi.org/10.1111/mec.13778>
- Alessa L., et Earnhart C.G., 2000.** Effect of soil compaction on root and root hair morphology: Implications for campsite rehabilitation. *USDA Forest Service Proceeding RMRS.*, 5: 99-104.
- Allen M.F., 1991.** *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Alvarez M., Huygens D., Fernandez C., Gacitua Y., Olivares E., Saavedra I., Alberdi M., et Valenzuela E., 2009b.** Effect of ectomycorrhizal colonization and drought on reactive oxygen species metabolism of *Nothofagus dombeyi* roots. *Tree Physiol.*, 29(8): 1047-1057. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp038>
- Alvarez M., Huygens D., Olivares E., Saavedra I., Alberdi M., et Valenzuela E., 2009a.** Ectomycorrhizal fungi enhance nitrogen and phosphorus nutrition of *Nothofagus dombeyi* under drought conditions by regulating assimilative enzyme activities. *Physiol Plant.*, 136(4): 426-436. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01237.x>

- Amandier L., 2002.** La subéraie : biodiversité et paysage. Vivexpo : biennaledu liège et de la forêt méditerranéenne. Colloque biodiversité et paysage, 21 mai 2002.
- Améziane R., Limami M.A., Noctor G., et Morot-Gaudry J.F., 1995.** Effect of nitrate concentration during growth on carbon partitioning and sink strength in chicory. *The Journal of Experimental Botany*, **46** (Suppl.): 1423–1428.
- Amijee F., Tinker P.B., et St ribley D.P., 1989.** The development of endomycorrhizal root systems. *New Phytologist Journal*, **111**: 435-446.
- Ammari Y., Lamhamedi M.S., Akrimi N., et El Abidine A.Z., 2006.** Qualités physiologiques de jeunes plants de Pin d'Alep élevés en pépinière moderne sur différents substrats à base de compost. *Geo-Eco-Trop*, **30**(1): 11-24.
- Ammari Y., Lamhamedi M.S., Zine El Abidine A., et Akrimi N., 2007.** Production et croissance des plants résineux dans une pépinière forestière moderne en Tunisie. *Revue forestière française*, **59**(4): 339-358.
- Anonyme., 1978.** Monographies forestières. Institut de technologie forestière de Batna, 78p.
- Anonyme., 1997.** Analyse du milieu agricole dans la wilaya de Jijel. *Bureau National Du Développement Rural*. 80p.
- APCOR (Associação Portuguesa de Cortiça, trad. Association Portugaise du Liège)., 2016.** Cork Sector in Numbers, Portugal. http://www.apcor.pt/wp-content/uploads/2016/09/CORK-SECTOR-INNUMBERS_EN.pdf
- Araújo G.C., Sousa N.R., Ramos M.A., Vega A.L., et Castro P.M.L., 2018.** Performance of *Quercus suber* L. at nursery stage—application of two bio-inoculants under two distinct environments. *Annals of Forest Science*, **75**: 29. <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0700-3>
- Argillier C., Raymond V., et Estève R., 1999.** Le chêne-liège : Etude des techniques de production. Rapport final. *Rapport Cemagref*, 7p.
- Averill C., Turner B.L., et Finzi A.C., 2014.** Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, **505**: 543-545.
- Azema J.P.H., 2004.** Moulins du cuir et de la peau : moulins à tan et à chamoiser en France. Xlle. *Edi. Métiers techniques et artisans*. France, 216p.
- Azul A.M., Agerer R., et Freitas H., 2006a.** *Quercirhiza pedicæ*. In : **Agerer R.** (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH*, planche 182.
- Azul A.M., Agerer R., et Freitas H., 2006b.** *Quercirhiza annelata*. In : **Agerer R., Danielson R.M., Elgli S., Ingleby K., Luoma D., et Treu R.** (eds.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae, Description of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH*, **9**(10) : 69 - 73.
- Azul A.M., Agerer R., et Freitas H., 2006c.** *Quercirhiza tomentellocystidiata*. In : **Agerer R., Danielson R.M., Elgli S., Ingleby K., Luoma D., et Treu R.** (eds.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae, Description of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH*, **9**(10) : 115 - 119.
- Azul A.M., Agerer R., et Freitas H., 2006d.** *Quercirhiza stelladuplicata*. In : **Agerer R., Danielson R.M., Elgli S., Ingleby K., Luoma D., et Treu R.** (eds.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae, Description of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH*, **9**(10) : 105 - 109.
- Azul A.M., Martin M.P., Agerer R., et Freitas H., 2006e.** *Quercirgiza tomentellofuniculosa*. In : **Agerer R., Danielson R.M., Elgli S., Ingleby K., Luoma D., et Treu R.** (eds.) – Colour Atlas

of Ectomycorrhizae, Description of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH.*, **9**(10) : 127 - 134.

Azul A.M., Martin M.P., Agerer R., et Freitas H., 2006f. *Quercirgiza flavocystidiata*. In : **Agerer R., Danielson R.M., Elgli S., Ingleby K., Luoma D., et Treu R.** (eds.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae, Description of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH.*, **9**(10) : 93 - 97.

Azul A.M., Sousa J.P., Agerer R., Martín M.P., et Freitas H., 2010. Land use practices and ectomycorrhizal fungal communities from oak woodlands dominated by *Quercus suber* L. considering drought scenarios. *Mycorrhiza.*, **20**: 73-88.

Azul M., Agerer A., et Freitas H., 2006. *Quercirhiza tomentelloflexuosa*. In: **Agerer R.**, (ed) Colour atlas of Ectomycorrhizae, plate 188. Einhorn, Schwäbisch Gmünd.

Azul M., Agerer A., et Freitas H., 2006g. *Quercirhiza tomentelloflexuosa*. In: **Agerer R.** (ed) Colour atlas of Ectomycorrhizae, plate. Einhorn, Schwäbisch Gmünd, 188p.

B.N.E.D.R. (Bureau national d'étude et de développement rural)., 1984. Etude d'inventaire des terres et forêts de l'Algérie du nord. *M.A.R.A.*, 209p.

Bâ A., Duponnois R., Diabaté M., et Dreyfus B., 2011. Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest : méthodes d'étude, diversité, écologie, utilisation en foresterie et comestibilité. *Editions IRD*. 250 p.

Bâ A.M., Garbaye J., et Dexheimer J., 1991. Influence of fungal propagules during the early stage of the time sequence of ectomycorrhizal colonization on *Azela africana* Sm. seedlings. *Canadian Journal of Botany.*, **66**: 2442-2447.

Baconnier C., et Bonnefoy T., 2014. Guide de choix paillages végétaux : une alternative au désherbage chimique & au paillage plastique pour vos plantations pleine terre. Fiche : généralités pour les particuliers. 11p.

Bahram M., Pölme S., Kõljalg U., et Tedersoo L., 2011. A single European aspen (*Populus tremula*) tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology.*, **75**: 313-320.

Baier R., Ettl R., Hahn C., et Göttlein A., 2005. Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) seedlings on different seedbeds of the Bavarian Limestone Alps. a bioassay (*Annales of Forest Science*; zur Publikation.

Baier R., Ingenhaag J., Blaschke H., Göttlein A., et Agerer R., 2006. Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in upper soil horizons of a young Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps. *Mycorrhiza.*, **16**: 197-206.

Baize D., 1988. Guide des analyses courantes en pédologie. *INRA Éditions*, 172 p.

Balleux P., 2009. Réussir des plantations de Douglas. Min. Région wallonne, DGARNE. Fiche technique, département de la nature et des forêts (DNF). 19: 13p.

Balergue C., 2012. Régulation de la symbiose endomycorhizienne par le phosphate. Biologie végétale. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier - Toulouse III. 163p.

Baxter J.W., Dighton J., 2001. Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host-symbiont culture conditions. *New Phytol.*, **152**: 139-149.

- Baxter JW., Dighton J., 2005.** Phosphorus source alters host plant response to ectomycorrhizal Diversity. *Mycorrhiza*. Springer-Verlag. 23p.
- Beddiar A., Meddad-Hamza A., Adouane M., et Azzouz F., 2013.** Statut symbiotique des principales essences forestieres et de l'olivier cultivé du Nord-Est algerien. In : **Duponnois R., Hafidi M., Ndoye I., Ramanankierana H., et Bâ A.M.** (Eds.). Des Champignons Symbiotiques Contre La Desertification : Ecosystemes Mediterraneens, Tropicaux Et Insulaires. 282-314p.
- Beddiar A., Adouane M., Boudiaf I., et Fraga A., 2015.** Mycorrhizal status of main spontaneous or introduced forest trees in El Tarf province (Algerian North-east). *TOJSAT: The Online Journal of Science and Technology.*, 5(2): 40-45.
- Bekdouche F., 2010.** Evolution après feu de l'écosystème subéraie de Kabylie (Nord Algérie). Thèse de Doctorat. Université Tizi-Ouzou, 147p.
- Belaidi A., 2010.** Etude comparative de trois provenances de chêne liège (*Quercus suber* L.) élevées sur différents substrats en pépinière hors-sol de Guerbes (Wilaya de SKIKDA). Thèse de Magistere. Université El Hadj Lakhdar. Batna.
- Belghazi B., Ezzahiri M., Amhajar M., et Benziane M., 2001.** Régénération artificielle du chêne-liège dans la forêt de la Maâmora (Maroc). *Forêt méditerranéenne t.XXII.*, 3: 253-261.
- Ben Tiba B., et Reille M., 1982.** Recherches pollenanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale) : Premiers résultats. *EcologiaMediterranea.*, 8(4) : 75-86.
- Bending G.D., et Read D.J., 1995.** The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. V. Foragingbehaviour and translocation of nutrients from exploited litter. *New Phytol.*, 130: 401-409.
- Beniwal R.S., Langenfeld-Heyser R., et Polle A., 2010.** Ectomycorrhiza and hydrogel protect hybrid poplar from water deficit and unravel plastic responses of xylem anatomy. *Environ Exp Bot.*, 69(2): 189-197. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.02.005>
- Benmati M., 2014.** PGPR, paranodules, stimulation de la croissance et tolérance au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf.) : Aspects moléculaires et génétiques. Thèse de doctorat 3^e cycle LMD, Université de Constantine. 165p.
- Bennane S., 2016.** Les ectomycorhizes du chêne liège : Effet des facteurs environnementaux. Dctorar Es Sci. Biol. Univ. Mouloud Mammeri. Tizi-Ouzou.
- Benseghir L.A., Argillier C., Falconnet G., et Raymond V., 2006.** Amélioration des techniques de production hors-sol du chene-liège : Conteneurs et substrat. *Ann. Recherches forestières*. Algérie, 12: 9-21p.
- Benucci G.M., GógánCsorbai A., BaciarelliFalini L., Bencivenga M., Di Massimo G., et Donnini D., 2012.** Mycorrhization of *Quercus robur* L., *Quercus cerris* L. and *Corylusavellana* L. seedlings with *Tuber macrosporum*Vittad. *Mycorrhiza.*, 22: 639-646. DOI 10.1007/s00572-012-0441-3
- Benucci G.M.N., Lefevre C., et Bonito G., 2016.** Characterizing root-associatedfungalcommunities and soils of Douglas-fir (*Pseudotsugamenziesii*) stands that naturallyproduce Oregon white truffles (*Tuber oregonense* and *Tuber gibbosum*). *Mycorrhiza.*, 26: 367-376. <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0677-9>
- Benucci G.M.N., Raggi L., Albertini E., Csorbai A.G., et Donnini D., 2013.** Assessment of ectomycorrhizal biodiversity in *Tuber macrosporum* productive sites. *Mycorrhiza.*, 24(4): 281-292. DOI 10.1007/s00572-013-0538-3

- Benyacoub S., Louanchi M., Baba Ahmed R., Benhouhou S., Chalabi B., Haou F., Ziane N. et Roueg R., 1998.** Plan directeur de gestion du parc National d'El-Kala et du complexe des zones humides. Projet G.E.F. (Global Environment Facility). Banque Mondiale. 220p.
- Berg B., et Gronbach E., 1988.** *Piceirhiza nigra*. In : **Agerer R.** (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.*, planche 19.
- Bernal C., 1999.** Guía de las plantas del alcornocal. Dpto. Recursos Naturales Renovables, Instituto CMC, Junta de Extremadura. Artes Gráficas Boysu, S.L., Mérida (Spain).
- Berriah A., 2014.** Les reboisements de chêne liège dans l'Ouest Algérien : bilan et perspectives d'amélioration. Magister en Foresterie. Université de Tlemcen, 138p.
- Bingham I.J., Bengough A.G., et Rees R.M., 2010.** Soil compaction-N interactions in barley: Root growth and tissue composition. *Soil & Tillage Research.*, **106**: 241-246. DOI:10.1016/j.still.2009.10.008.
- Birchler T., Rose R.W., Royo A., Pardos M., 1998.** La planta ideal: revisión del concepto, parámetros definitorios e implementación práctica. *Invest Agric Sist Recur For.*, **7**: 109–121.
- Blackmer T.M., et Schepers J.S., 1994.** Techniques for monitoring crop nitrogen status in corn, *Commun. Soil Science and Plant Analysis.*, **25**: 1791-1800.
- Blanc D., 1987.** Les cultures hors sol. 2^e Ed. *Inra*. Paris, 409p.
- Blanc D., 1987.** Les cultures hors sol. *Ed. Inra*. Paris, 409p.
- Blanco E., Casado M.A., Costa M., Escribano R., García M., Génova M., Gómez A., Gómez F., Moreno J.C., Morla C., Regato P., et Saínez H., 1997.** Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica, *Planeta*. Barcelona, 572p.
- Blaschke H., 1988.** *Tuber puberulum*. In : **Agerer R.** (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH.*, planche 22.
- Blaudez D., Botton B., et Chalot M., 2000.** Cadmium uptake and subcellular compartmentation in the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *Microbiology.*, **146**: 1109-1117.
- Bouchaour-Djabeur S., et Merabet E., 2015.** Effet du substrat sur la croissance et le comportement des jeunes plants de chêne liège (*Quercus suber*) élevés en pépinière (Région de Tlemcen). In : Les actes du Med Suber 1. 1^{ère} Rencontre Méditerranéenne Chercheurs-Gestionnaires-Industriels sur la Gestion des Subéraies et la Qualité du liège. Les 19 et 20 octobre 2009. Université de Tlemcen, 124-131p.
- Boudiaf I., Baudoin E., Sanguin H., Beddiar A., Thioulouse J., Galiana A., Prin Y., Le Roux C., Lebrun M., et Duponnois R., 2013.** The exotic legume tree species, *Acacia mearnsii*, alters microbial soil functionalities and the early development of a native tree species, *Quercus suber*, in North Africa. *Soil Biology and Biochemistry.*, **65**: 172-179. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.05.003>
- Boudy P., 1950.** Economie forestière nord-africaine. Tome 1 : Monographie et traitements des essences forestières. *Larose*. Paris, 525p.
- Boudy P., 1952.** Guide de forestier en Afrique du Nord. La maison Rustique. *Librairie Agricole, Horticole, Forestière et Ménagère*. Paris, 505p.
- Boudy P., 1955.** Economie forestière nord-africaine. Tome 4. Description forestière de l'Algérie et de la Tunisie. *Larose*. Paris, 483p.

- Boufares K., 2012.** Comportement de trois variétés de pommes de terre (Spunta, Désirée et Chubaek) entre deux milieux de culture substrat et hydroponique. Thèse de Magister en agronomie. Université de Tlemcen, 81p.
- Bougher N.L., Grove T.S., et Malajczuk N., 1990.** Growth and phosphorus acquisition of karri (Eucalyptus diversicolor F. Muell.) seedlings inoculated with ectomycorrhizal fungi in relation to phosphorus supply. *New Phytologist.*, **114**: 77–85.
- Bouhraoua R.T., 2003.** Situation sanitaire de quelques forêts de chêne liège de l'ouest algérien : étude particulière des problèmes posés par les insectes. Thèse de doctorat. Université Tlemcen., 267p.
- Boukcim H., 1999.** Essai d'optimisation de la mycorhization contrôlée du Cèdre de l'Atlas (Cedrus atlantica Manetti), Thèse de Doctorat, École Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts.Paris, France, 224p.
- Boukcim H., et Mousain D., 2001.** Effets de la fertilisation phosphatée sur la mycorhization, la croissance et la nutrition en phosphore et en azote de semis de cèdre (Cedrus atlantica Manetti) inoculés en pépinière par Tricholoma tridentinum Sing. var. cedretorum Bon. *Annales des Sciences Forestières.*, **58**: 289–300.
- Boukcim H., et Plassard C., 2003.** Juvenile nitrogen uptake capacities and root architecture of two open-pollinated families of *Picea abies*. Effects of nitrogen source and ectomycorrhizal symbiosis. *Journal of Plant Physiology.*, **160**: 1211-1218.
- Bourahla A.F., et Khetib D. 1994.** Contribution à l'étude des peuplements porte graines de *Pinus pinaster* spp. Renoui Del Vilar, en culture et application de différents traitement en pépinière expérimentale. Mémoire d'Ingénieur en Ecologie et environnement. USTHB, 93p.
- Bourahla L., 1991.** Variation saisonnière de la salinitédans la région de Relizane (effet de la pluviométrie sur la lixiviation des sels). Mémoire, d'ing agro, univ de Tiaret. 43p.
- Brand F., 1989.** *Xerocomus chrysenteron*. In : **Agerer R.** (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH.*, planche 34.
- Brand F., 1991.** *Fagirhiza setifera*. In : **Agerer R.** (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.*, planche 55.
- Breuillin F., Schramm J., Hajirezaei M., Ahkami A., Favre P., Druege U., et Bossolini E., 2010.** Phosphate systemically inhibits development of arbuscular mycorrhiza in *Petunia hybrida* and represses genes involved in mycorrhizal functioning. *The Plant Journal*, **64**: 1002–17.
- Brownlee C., Duddridge J.A., Malibari A., et Read D.J., 1983.** The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizalroots with special reference to their role in assimilate and water transport. *Plant Soil.*, **71**: 433-443.
- Brumelli et Göpfert., 2003.** La page du debutant. Ed. Vapko. <http://www.vapko.ch/fr/questions/lettre13.php>
- Brundrett M., 2004.** Diversity and classification of mycorrhizal association. *Biological Reviews.*, **79**: 479-495.
- Brundrett M., Bougher N., Dell B., Grove T., et Malajczuk N., 1996.** Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. ACIAR Monograph, Canberra.
- Brundrett M.C., 2002.** Coevolution of Roots and Mycorrhiza of Land Plants. *New Phytologist.*, **154**(2): 275-304.

- Brundrett M.C., 2009.** Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil.*, **320**: 37-77. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9877-9>
- Brundrett M.C., 2009.** Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil.*, **320**: 37-77. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9877-9>
- Brundrett M.C., Piché Y., et Peterson R.L., 1984.** A new method for observing the morphology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Can J Bot.*, **62**: 2128-2134.
- Bucking H., Liepold E., et Ambilwade P., 2012.** The Role of the Mycorrhizal Symbiosis in Nutrient Uptake of Plants and the Regulatory Mechanisms Underlying These Transport Processes. Chap. 4 dans *Plant Science*, Édité par N. K. Dhal et S. C. Sahu. InTech.
- Bugalho M.N., Caldeira M.C., Pereira J.S., Aronson J., et Pausas J.G., 2011a.** Les savanes de chênes-lièges méditerranéens nécessitent une utilisation humaine pour soutenir la biodiversité et les services écosystémiques. *Ecol. Environ.*, **9**: 278-286.
- Burgess T., Laurent P., Dell B., Malajczuk N., Martin F., 1995.** Effect of fungal-isolate aggressivity on the biosynthesis of symbiosis-related polypeptides in differentiating eucalypt ectomycorrhizas. *Planta.*, **195**: 408-417.
- Burgess T.I., Dell B., et Malajczuk N., 1994.** Variation in mycorrhizal development and growth stimulation by 20 isolates inoculated on to *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. *New Phytol.*, **127**: 731-739.
- Burgess T.I., Malajczuk N., et Groves T.S., 1993.** The ability of 16 ectomycorrhizal fungi to increase growth and phosphorus uptake of *Eucalyptus globulus* Labill. and *E. diversicolor*. *Plant Soil.*, **153**: 155-164.
- Cairney J.W., et Chambers S.M., 2013.** Ectomycorrhizal fungi: key genera in profile. *Springer.*, Berlin.
- Cairney J.W.G., 2011.** Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root for phosphorus in forest soils. *Plant and Soil.*, **344**: 51-71.
- Cairney J.W.G., 2011.** Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root for phosphorus in forest soils. *Plant and Soil.*, **344**: 51-71.
- Cairney J.W.G., Chambers S.M., 1997.** Interactions between *Pisolithus tinctorius* and its hosts: a review of current knowledge. *Mycorrhiza.*, **7**: 117-131. doi:[10.1007/s005720050172](https://doi.org/10.1007/s005720050172)
- Callot G., Chamayou H., Maertens C., et Salzac L., 1982.** Les interactions sol-racines. Incidence sur la nutrition minérale. *INRA*. Paris, 325p.
- Camus A., 1938.** Les chênes : monographie du genre *Quercus*. *Paul Lechevalier*. Paris, Tome I, section *Cerris* et *Mesobalanus*, 686p.
- Caravaca F., Hernandez T., Garcia C., et Roldan A. 2002.** Improvement of rhizosphere aggregate stability of afforested semiarid plant species subjected to mycorrhizal inoculation and compost addition. *Geoderma.*, **108**(1): 133-144.
- Cárdenas R.E., 2010.** La mycorrhization favorise-t-elle l'accès à des formes d'azote complexes ? Étude sur la nutrition du pin parasol *Pinus pinea*. MASTER Biologie Evolutive et Intégrative, Infectiologie. Université François-Rabelais de Tours, Montpellier, 46p.

- Castellano M.A., et Molina R., 1989.** Mycorrhizae. In: **Landis T.D., Tinus R.W., McDonald S.E., et Barnett J.P.** (Eds.), The Biological Components: Nursery Pests and Mycorrhizae. The Container Tree Nursery Manual. US Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC, USA, 101-167p.
- Chambers S.M., et Cairney J.W.G., 1999.** *Pisolithus*. In: **Cairney J.W.G., Chambers S.M.** (eds), Ectomycorrhizal fungi. Key genera in profile. Springer-Verlag, Berlin.
- Boufares K., 2012.** Comportement de trois variétés de pommes de terre (Spunta, Désirée et Chubaek) entre deux milieux de culture substrat et hydroponique. Thèse de magister en agronomie. Université de Tlemcen, 81p.
- Chaumeton H., Jutier S., et Fragnaud C. 2006.** La culture des pommes de terre. 93p.
- Chen Y.L., Brundrett M.C., et Dell B., 2000.** Effects of ectomycorrhizas and vesicular-arbuscular mycorrhizas, alone and in competition, on root colonization and growth of *Eucalyptus globulus* and *E.urophylla*. *New Phytologist.*, **146**: 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00663.x>
- Chopart J.L., et Nicou R., 1976.** Influence du labour sur le développement racinaire de différentes plantes cultivées au Sénégal. Conséquences sur leur alimentation hydrique. *L'Agronomie Tropicale.*, **31** (1): 7-28.
- Chouial A., 2010.** Production de plants forestiers en hors-sol : cas du chene-liège. *INRF*. Bainem, 17p.
- Chouial A., Roula B., et Chouial M., 2001.** Essai d'élevage et de production des plants de chêne-liège (*Quercus suber* L.) sur quelques substrats de culture. *INRF*, 62p.
- Chouial A., Roula B., et Chouial M., 2004.** Essai d'élevage et de production des plants de chene-liège « *Quercus suber* L. » sur quelques substrats de culture. *Revue de la foret algérienne. Numéro spécial*, 39-47p.
- Chu-Chou M., et Grace L.J., 1985.** Comparative efficiency of the mycorrhizal fungi *Laccaria laccata*, *Hebeloma crustuliniforme*, and *Rhizopogon* species on growth of *radiata* pine seedlings. *New Zealand Journal of Botany.*, **23**: 417-424.
- Chung H.C., Kim D.H., et Lee S.S., 2002.** Mycorrhizal formations and seedling growth of *Pinus densiflora* by *in vitro* synthesis with the inoculations of ectomycorrhizal fungi. *Mycobiology.*, **3**: 70-75.
- Clark L.J., Whalley W.R., et Barraclough P.B., 2003.** How do roots penetrate strong soil? *Plant and Soil.*, **255**: 93-104.
- Colpaert J.V., Assche J.A., et Luijters K., 1992.** The growth of the extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi and the growth response of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist.*, **120**(1): 127-135.
- Colpaert J.V., Van Laere A., et Van Assche J.A., 1996.** Carbon and nitrogen allocation in ectomycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* L. seedlings. *Tree Physiology.*, **16**: 787-793.
- Colpaert J.V., et Verstuyft I., 1999.** The Ingestad concept in ectomycorrhizal research: possibilities and limitations. *Physiologia Plantarum.*, **105**: 233-238.
- Colpaert J.V., Van Laere A., 1996.** A comparison of the extracellular enzyme activities of two ectomycorrhizal and a leaf-saprotrophic basidiomycete colonizing beech leaf litter. *New Phytologist.*, **133**: 133-141.

- Conjeaud C., 1996.** Étude de l'influence de l'ectomycorhization sur l'utilisation du carbone par le Pin maritime (*Pinus pinaster*) : Interactions avec les nutriments phosphatés et azotés. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II.
- Corcobado T., Moreno G., Azul A.M., et Solla A., 2015.** Seasonal variations of ectomycorrhizal communities in declining *Quercus ilex* forests: interactions with topography, tree health status and *Phytophthora cinnamomi* infections. *Forestry.*, **88**: 257-266. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpu056>
- Costa A., Madeira M., 2011.** Assessment of Mediterranean evergreen oak (*Quercus suber* L.) woodlands loss. Consequences of climate change effects: a case study at south-western Portugal. In: Proceedings of the "Global Conference on Global Warming". *GCGW/presentations.*, **97**: 127-1. <http://www.cge.uevora.pt>
- Costa A., Pereira H., et Madeira M., 2010.** Analysis of spatial patterns of oak decline in cork oak woodlands in Mediterranean conditions. *Ann For Sci.*, **67**: 204.
- Courty P.E., Bréda N., et Garbaye J., 2007.** Relation between oak tree phenology and the secretion of organic matter degrading enzymes by *Lactarius quietus* ectomycorrhizas before and during bud break. *Soil Biology and Biochemistry.*, **39**: 1655-1663.
- Courty P.E., Buée M., Diedhiou A.G., Frey-Klett P., Le Tacon F., Rineau F., Turpault M.P., Uroz S., et Garbaye J. 2010.** The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry.*, **42**(5): 679-698.
- Courty P.E., Franc A., Pierrat J.C., et Garbaye J., 2008.** Temporal changes in the ectomycorrhizal community in two soil horizons of a temperate oak forest. *Appl. Environ. Microbiol.*, **74**: 5792-5801. <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.01592-08>.
- Courty P.E., François M., Selousse M.A., Duchemin M., Criquet S., Ziarelli F., Buée M., Plassard C., Taudière A., Garbaye J., et Richard F., 2016.** Into the functional ecology of ectomycorrhizal communities: environmental filtering of enzymatic activities. *J Ecol.*, **104**: 1585-1598. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12633>
- Courty P.E., Pritsch K., Schlöter M., Hartmann A., et Garbaye J., 2005.** Activity profiling of ectomycorrhiza communities in two forest soils using multiple enzymatic tests. *New Phytologist.*, **167**: 309-319. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01401>
- CRAAQ (Centre de Référence en Agriculture et en Agro-alimentaire du Québec), 2005.** Guide de référence en fertilisation, 1^{ère} édition.
- CRAAQ., 2003.** Guide de référence en fertilisation. ed. Centre de référence en agriculture et agroalimentaire du Québec, Sainte-Foy. xx, 294p.
- Cripps C.L., et Grimme E., 2011.** Inoculation and successful colonization of whitebark pine seedlings with native mycorrhizal fungi under greenhouse conditions. Keane RE, Tomback DF, Murray MP, Smith CM, coordinators and editors. The future of high-elevation, five-needle white pines in Western North America: proceedings of the High Five Symposium. Fort Collins (CO): USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station. *Proceedings RMRS.*, **63**: 312-322.
- Cronquist A., 1981.** An Integrated System of Classification of Flowering Plants. *Columbia University Press*. New York, USA.
- D. G. F. Direction Générale des Forêts., 2012.** Bilan de la production nationale de liège. 1p.

- Daguerre Y., 2013.** Analyse fonctionnelle d'effecteurs fongiques impliqués dans le développement de la symbiose ectomycorhizienne *Laccaria bicolor*-*Populus trichocarpa*. Thèse de Doctorat. Université de Lorraine. France, 480p.
- Dalong M., Luhe W., Guoting Y., Liqiang M., et Chun L., 2011.** Growth response of *Pinus densiflora* seedlings inoculated with three indigenous ectomycorrhizal fungi in combination. *Braz J Microbiol.*, **42**: 1197-1204. <https://doi.org/10.1590/S1517-838220110003000045>
- Dalpé Y., 2005.** Les mycorhizes : un outil de protection des plantes mais non une panacée. *Phytoprotection.*, **86**: 53-59.
- Danielson R.M., 1991.** Temporal changes and effects of amendments on the occurrence of sheathing ecto-mycorrhizae of conifers growing in oil sands tailing and coal spoil. *Agric Ecosyst Environ.*, **35**: 261-281.
- Davet P., 1996.** Vie microbienne du sol et production végétale. *Ed. INRA*. Paris, 383p.
- David L., 1956.** Etude géologique des monts de la haute Medjerda. Thèse Sci. Paris. Publ. Serv. Carte géol. Algérie. 304p.
- de Campos M.C., Pearse S.J., Oliveira R.S., et Lambers H., 2013.** *Viminaria juncea* does not vary its shoot phosphorus concentration and only marginally decreases its mycorrhizal colonization and clusterroot dry weight under a wide range of phosphorus supplies. *Annals of Botany.*, **111**: 801-809. <https://doi.org/10.1093/aob/mct035>
- De Saint Germain A., Clavé G., Badet-Denisot M.A., Pillot J.P., Cornu D., Le Caer J.P., et Boyer F.D., 2016.** An histidine covalent receptor/butenolide complex mediates strigolactone perception. *Nature Chemical Biology*. doi 0.1038/nchembio.2147
- De Saint-Germain A., 2014.** À l'affût des connaissances : Les strigolactones, hormones de la ramification. *Jardins de France* 631. 58-60p.
- DE VRIES H.E., MUDGE K.W., et LARDNER J.P., 1987.** Ethylene production by several ectomycorrhizal fungi and effects on host root morphology. In : **Sylvia D.M., Hung L.L., et Graham H.** Mycorrhizae in the next decade. Proceedings of the 7th NACOM . *Eds. Gainesville*. University of Florida, 172p.
- DERF (Direction de l'espace rural et de la forêt), 1990.** Réussir la forêt. Contrôle et réception des travaux, 61p.
- Dexheimer J., 1997.** Etude structurale et fonctionnelle des interfaces entre le champignon et la plante-hôte. *Rev. Forest. F.*, **49**: 43-56.
- DGF., 2007.** Direction Générale des Forêts (<http://www.dgf.org.dz>)
- DGF., 2013.** Analyse de la politique du secteur forestier et des secteurs connexes en Algérie. 81p.
- DGRF(Direction Générale des Ressources Forestières du Portugal), 2006.** Vitalité des peuplements de chênes- liège et chênes verts: Situation actuelle, état des connaissances et actions à entreprendre. Actes du colloque en Portugal, *Association internationale forets Méditerranéennes*. 6p.
- Diaz G., Carrilla C., et Honrubia M., 2010.** Mycorrhization, growth, and nutrition of *Pinus halepensis* seedlings fertilized with different doses and sources of nitrogen. *Annals of Forest Science.*, **67**(405): 1-9.
- Diaz-Zorita M., 2004.** Efecto de la compactación subsuperficial de un hapludol típico sobre la producción de girasol (*Helianthus annuus* L.). *Ciencia del Suelo.*, **22**: 40-43.

- Dickie I.A., Schnitzer S.A., Reich, P.B., et Hobbie S.E., 2005.** Spatially disjunct effects of co-occurring competition and facilitation. *Ecology Letters.*, **8**: 1191-1200.
- Dickie I.A., Xu B., Koide R.T., 2002.** Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New Phytologist.*, **156**(3): 527-535.
- Diédhiou A.G., Verpillot F., Guèye O., Dreyfus B., Duponnois R., et Bâ A.M., 2004.** Do concentrations of glucose and fungal inoculum influence the competitiveness of two early-stage ectomycorrhizal fungi in *Afzelia africana* seedlings? *Ecology Management.*, **203**: 187-194.
- Dighton J., 1991.** Acquisition of nutrients from organic resources by mycorrhizal autotrophic plants. *Experientia.*, **47**: 362-369.
- Dighton J., 2001.** Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host-symbiont culture conditions. *New Phytol.*, **152**: 139-149.
- Dighton J., et Skeffington R.A., 1987.** Effects of artificial acid precipitation on the mycorrhizas of Scots pine seedlings. *New Phytologist.*, **107**(1): 191-202.
- Ding Q., Liang Y., Legendre P., He X.H., Pei K.Q., Du X.J., Ma K.P., 2011.** Diversity and composition of ectomycorrhizal community on seedling roots: the role of host preference and soil origin. *Mycorrhiza.*, **21**: 669-680.
- Direction des Eaux & Forêts et de la Conservation des sols., 1978.** Guide pratique du reboiseur au Maroc. Rabat : ministère de l'Agriculture et de la Réforme agraire. 373p.
- Direction Générale des Forêts DGF., 2003.** Atelier sur les lièges : Pour une gestion durable de la subéraie et une production de liège de qualité. Béjaïa les 11 et 12 mai 2003, Com. MEZALI, Situation de la subéraie et production des lièges.
- Djellabi A., Chouial A., Bezzaz F., et Kahia F., 2004.** Essai de confection de substrats de culture à base de tourbes locales dans la production de plants forestiers en pépinière hors-sol. *Revue de la forêt algérienne.*, Numéro spécial: 20-23.
- Djema A., et Messaoudene M., 2009.** The Algerian Forest : Current Situation and Prospects. In : **Palahi M., Birot Y., Bravo F. et Gorriz E.** Valuing and Managing Mediterranean Forest Ecosystems for Non-Timber Goods and Services. *Eds. Modelling. EFI Proceedigs.*, **57**: 18-27.
- DOGAR A., 1997.** Méthodologie diagnostique des sols salins et alcalins. Séminaire sur la salinité. Skikda. 34p.
- Domergue Y., et Manganot F., 1970.** Ecologie microbienne du sol. *Ed. Masson.* Paris, 769p.
- Doucet R., 2006.** Le climat et les sols agricoles. *ed. Berger, Eastman.* Québec. xv, 443p.
- DRAAF (Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt) Faure C., Montagnon F., et Fontvieille F., 2014.** Guide technique. Réussir la plantation forestière : contrôle et réception des travaux de reboisement. *Coor. France, 3^e édition,* 78p.
- Drenou C., Bonneau M., Charnet F., Cruiziat P., Frochot H., Garbaye J., Girard S., Larrieu L., Levy G., Marcais B., Moore W., et Rossignol J.P., 2006.** Les Racines. Face cachée des arbres. *Institut pour le développement forestier CNPPF.* 335p.
- Druebert C., Lang C., Valtanen K., et Polle A., 2009.** Beech carbon productivity as driver of ectomycorrhizal abundance and diversity. *Plant, Cell & Environment.*, **32**: 992-1003.
- Du Merle P., et Attie M., 1992.** *Coroebus undatus* (Coleoptera: Buprestidae) sur chêne liège dans le Sud-Est de la France : Estimation des dégâts, relations entre ceux-ci et certains facteurs du milieu. *Ann. For. Sci.* **49**: 571-588.

- Duhoux E., et Nicole M., 2004.** Atlas de Biologie végétale. Associations et interactions chez les plantes. *Ed : DUNOD*. 166p.
- Dunstan W.A., Malajczuk N., et Dell B., 1998.** Effects of bacteria on mycorrhizal development and growth of container grown Eucalyptus diversicolor F Muell. *Seedlings. Plant Soil.*, **201**(2): 241-249. <https://doi.org/10.1023/A:1004329626763>
- Duponnois R., et Bâ A.M., 1999.** Growth stimulation of Acacia mangium Willd by Pisolithus sp. in some senegalese soils. *Forest Ecology & Management.*, **119**: 209-215.
- Duponnois R., Founoune H., Masse D., et Pontanier R., 2005.** Inoculation of Acacia holosericea with ectomycorrhizal fungi in a semi-arid site in Senegal: growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity after 2 years plantation. *Forest Ecology and Management.*, **207**: 351-362.
- Egerton-Warburton L.M., Querejeta J.I., et Allen M.F., 2007.** Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *Journal of Experimental Botany.*, **58**(6): 1473-83. DOI: 10.1093/jxb/erm009
- Egli S., et Brunner I., 2002.** Les mycorhizes . Une fascinante biocénose en forêt . Institut fédéral de recherches wsl. <http://www.wsl.ch/Im/publications.8p>.
- Egli S., et Kálin I., 1990.** Root window technique for in vivo observation of ectomycorrhiza on forest trees. In: Norris JR, Read DJ, Varma AK. (eds) *Techniques for mycorrhizal research*. Academic, London, 423–433p.
- Eissenstat D.M., et Volder A., 2005.** The Efficiency of Nutrient Acquisition over the Life of a Root. In : BassiriRad H. (Ed.). *Nutrient Acquisition by Plants : An Ecological Perspective*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, 185-212p.
- Ekblad A., et huss-Danell K., 1995.** Nitrogen fixation by *Alnus incana* and nitrogen transfer from *A. incana* to *Pinus sylvestris* influenced by macronutrients and ectomycorrhiza. *NewPhytologist.*, **131**: 453-459.
- Ekblad A., Wallander H., et Godbold D.L., 2013.** The production and turnover of extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: role in carbon cycling. *Plant Soil.*, **366**: 1-27.
- El Aantry Tazi S., Abourouh M., Et Aafia., 2008.** Etat des connaissances scientifiques sur les subéraies : bilan et perspectives. *Ann. Rech. For. Maroc*, Tome spécial **39**: 9-18p.
- El Antry S., 2013.** Les techniques de régénération du chêne liège au Maroc. Journées techniques du liège dans le Var : État des lieux des méthodes de régénération du chêne-liège dans les pays du bassin méditerranéen. 2ème édition. 65-73p.
- Emberger L., 1971.** Travaux de botanique et d'écologie. *Masson et Cie*. Paris, 520p.
- Erland S., et Taylor A.F., 2002.** Diversity of ecto-mycorrhizal fungal communities in relation to the abiotic environment. *Mycorrhizal ecology.*, 163-200.
- Erlandson R.S., Savage J.A., Cavender-Bares J.M., et Peay K.G., 2016.** Soil moisture and chemistry influence diversity of ectomycorrhizal fungal communities associating with willow along an hydrologic gradient. *FEMS Microbiology Ecology.*, **92**(1). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiv148>
- Ettoubi M., 1996.** Contribution à l'étude de la dynamique et du déperissement du chêne-liège au Mamora. Mémoire de 3ème cycle d'ingénieur des eaux et forêts Salé. Maroc, 561p.

- EUFORGEN (European Forest Genetic Resources Programme)., 2009.**
<http://www.euforgen.org/species/quercus-suber/>
- Falconnet G., 1989.** La culture hors-sol de plants forestiers méditerranéens : Le conteneur, le substrat, la mycorhization. Rapport technique, CEMAGREF.
- FAO (Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture)., 2013.** Etat des forêts méditerranéennes. 213p.
- Farrar J.F., et Jones D.L., 2000.** The control of carbon acquisition by roots. *New Phytol.*, **147**: 43-53.
- Felten J., Kohler A., Morin E., Bhalerao R.P., Palme K., Martin F., Ditengou F.A., et Legué V., 2009.** The ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* stimulates lateral root formation in poplar and *Arabidopsis* through auxin transport and signaling. *Plant Physiol.*, **151**(4): 1991-2005.
- Felten J., Kohler A., Morin E., Bhalerao R.P., Palme K., Martin F., Ditengou F.A., et Legue V., 2009.** The ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* stimulates lateral root formation in poplar and *Arabidopsis* through auxin transport and signalling. *Plant Physiol.*, **151**: 1991–2005. doi:[10.1104/pp.109.147231](https://doi.org/10.1104/pp.109.147231)
- Fenner N., Ostle N.J., McNamara N., Sparks T., Harmens H., Reynolds B., et Freeman C., 2007.** Elevated CO₂ effects on peat lands plantcommunity carbon dynamics and DOC production. *Ecosystems.*, **10**: 635-647.
- Fernandez-Fuego D., Keunen E., Cuypers A., Bertrand A., et Gonz_alez A., 2017.** Mycorrhization protects *Betula pubescens* Ehr. from metal-induced oxidative stress increasing its tolerance to grow in an industrial polluted soil. *J. Hazard Mater.*, **336**: 119-127.
- Fernandez C.W., et Koide R.T., 2013.** The function of melanin in the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum* under water stress. *Fungal Ecol.*, **6**: 479-486.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2013.08.004>
- Fernández-Fuego D., Keunen E., Cuypers A., Bertrand A., et González A., 2017.** Mycorrhization protects *Betula pubescens* Ehr. from metal-induced oxidative stress increasing its tolerance to grow in an industrial polluted soil. *J. Hazard Mater.*, **336**, 119-127.
- Fini A., Frangi P., Amoroso G., Piatti R., Faoro M., Bellasio C., et Ferrini F., 2011.** Effect of controlled inoculation with specific mycorrhizal fungi from the urban environment on growth and physiology of containerized shade tree species growing under different water regimes. *Mycorrhiza.*, **21**: 703-719.
- Finlay R., 2005.** Action and interaction in the mycorrhizal hyphosphere – a re-evaluation of the role of mycorrhizas in nutrient acquisition and plant ecology. In : Nutrient Acquisition by Plants. An Ecological Perspective. BassiriRad H. (Ed.). *Ecological Studies*, **181**.
- Fischesser B., et Dupuistate M.F., 1996.** Le guide illustrée de l'écologie. *Ed. de la Martinière*. 349p.
- Fitzpatrick G.E., 2001.** Compost utilization in ornamental and nursery crop production systems. In: **Stoffella P.J., et Kahn B.A.,** (Eds.), Compost utilization in horticultural cropping systems. *Lewis Publishers*. New York, USA, 135-150.
- Fortin J.A., Plenchette C., et Piché Y., 2008.** Les Mycorhizes : La Nouvelle Révolution Verte. *Ed. Multimondes. Ed. Quae*. 131p.
- FOSA., 2000.** Etude prospective du secteur forestier en Afrique, Algérie, Rome, 36p.
- Frank A.B., 1885a.** Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber Dtsch Bot Ges.*, **3**: 128-145. [In English translation by Trappe (2005)]

sous le titre de On the nutritional dependence of certain trees on root symbiosis with belowground fungi. *Mycorrhiza.*, **15**:in press].

- Fraval A., 1991.** Contribution à la connaissance des rythmes de floraison du chêne-Liège en forêt de la Mamora, *Ann. Rech. For. Maroc*, **25**: 102 – 118p.
- Frey-Klett., Chavatte M., Clausse M.L., Courrier S., Le Roux C., Raaijmakers J., Martinotti M.G., Pierrat J.C., et Garbaye J., 2005.** Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads. *Blackwell Publishing.*, 165(1): 317-28.
- Frochot H., et Levy G., 1986.** Facteurs du milieu et optimisation de la croissance Initiale en plantations de feuillus *Rev For. Fr. XXXVIII.*, **3**: 301-306.
- Gamalero E., Trotta A., Massa N., Copetta A., Martinotti M.G., et Berta G., 2004.** Impact of two fluorescent pseudomonads and an arbuscular mycorrhizal fungus on tomato plant growth, root architecture and P acquisition. *Mycorrhiza.*, **14**: 185–92.
- Garbaye J., 2013.** La symbiose mycorhizienne. *Synthèse edit-Quae.* 251p.
- Garbaye J., 2013.** La symbiose mycorhizienne. *Synthèse edit-Quae.* 251p.
- Garolera E., 1988.** Production mise en valeur, transformation et commercialisation.Problèmes et perspectives de la production de liège en Catalogne (Espagnole). *Forêt méd. Paris.* **1**: 160-161p.
- Garrec J.P., 1994.** Les dépérissements littoraux d'arbres forestiers. N° spécial " Les dépérissements des arbres causes connues et inconnues". *Rev. Forst. Fr. France*, **5**: 454-457p.
- Gay G., Normand L., Marmeisse R., Sotta B., Debaud J.C., 1994.** Auxin overproducer mutants of *Hebeloma cylindrosporum* Romagnesi have increased mycorrhizal activity. *NewPhytologist*, **128**(4): 645-657.
- Gay G., Normand L., Marmeisse R., Sotta B., et Debaud J. C., 1994.** Auxin overproducer mutants of *Hebeloma cylindrosporum* Romagnesi have increased mycorrhizal activity. *New Phytologist.*, **128**(4): 645-657.
- Gebhardt S., Neubert K., Wöllecke J., Münzenberger B., et Hüttl R.F., 2007.** Ectomycorrhiza communities of red oak (*Quercus rubra* L.) of different age in the Lusatian lignite mining district, East Germany. *Mycorrhiza.*, **17**: 279–290.
- Gellini R., et Grossoni P., 1997.** Botanica Forestale, Vol. II. *CEDAM.* Padova, Italy.
- Giomaro G., Sisti D., Zambonelli A., Amicucci A., Cecchini M., Comandini O., et Stocchi V., 2002.** Comparative study and molecular characterization of ectomycorrhizas in *Tilia americana* and *Quercus pubescens* with *Tuber brumale*. *FEMS MicrobiolLett.*, **216**: 9-14. doi:[10.1111/j.1574-6968.2002.tb11407.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2002.tb11407.x)
- Giomaro G., Zambonelli A., Sisti D., Cecchini M., Evangelista V., et Stocchi V., 2000.** Anatomical and morphological characterization of mycorrhizas of five strains of *Tuber borchii* Vittad. *Mycorrhiza.*, **10**(3): 107-114.
- Gobat JM, Aragno M., et Matthey W., 2003.** Le sol vivant : Bases de pédologie, Biologie des sols. *Presses polytechniques et universitaires romandes (Ed).* 528p.
- Godbout C., et Fortin J.A., 1983.** Morphological features of synthesized ectomycorrhizae OF *Alnus crisp* and *A. rugosa*. *New Phytologist.*, **94**(2): 249-262.
- Gogala N., 1971.** Growth substances in mycorrhiza of the fungus *Boletus pinicola* Vitt. and the pine tree *Pinus sylvestris* L. *Razprave.*, **14**: 123-202.

- Gras R., 1987.** Propriétés physiques des substrats. In : Blanc D. (dir.). Les cultures hors sol. 2^e Ed. Inra. Paris, 79-126p.
- Grebenc T., Christensen M., Vilhar U., Čaater M., Martin M.P., Simoniči P., et Kraigher H., 2009.** Response of ectomycorrhizal community structure to gap opening in natural and managed temperate beech-dominated forests. *Can J For Res.*, **39**: 1375-1386.
- Gronbach E., 1989.** *Piceirhiza glutinosa*. In : **Agerer R.** (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.*, planche 31.
- Grunwald U., Guo W., Fischer K., Isayenkov S., Ludwig-Muller J., Hause B., Yan X., Kuster H., et Franken P., 2009.** Overlapping expression patterns and differential transcript levels of phosphate transporter genes in arbuscular mycorrhizal, Pi-fertilised and phytohormonetreated *Medicago truncatula* roots. *Planta.*, **229**: 1023–34.
- Grunwald U., Guo W., Fischer K., Isayenkov S., Ludwig-Muller J., Hause B., et Franken P., 2009.** Overlapping expression patterns and differential transcript levels of phosphate transporter genes in arbuscular mycorrhizal, Pi-fertilised and phytohormonetreated *Medicago truncatula* roots. *Planta.*, **229**: 1023-34.
- Guidot A., Verner M.C., Debaud J.C., et Marmeisse R., 2005.** Intraspecific variation in use of different organic nitrogen sources by the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum*. *Mycorrhiza.*, **15**(3): 167-177. <https://doi.org/10.1007/s00572-004-0318-1>
- Guo X., et Bi G., 1989.** The mycorrhizae of trees and application technique (in Chinese). Forestry Press, Beijing.
- Gutjahr C., Casieri L., et Paszkowski U., 2009.** Glomus intraradices induces changes in root system architecture of rice independently of common symbiosis signaling. *The New Phytologist.*, **182**: 829-37.
- Gutjahr C., Casieri L., et Paszkowski U., 2009.** Glomus intraradices induces changes in root system architecture of rice independently of common symbiosis signaling. *New Phytologist.*, **182**: 829-837.
- Gutschick V.P., et Pushnick J.C., 2005.** Internal Regulation of Nutrient Uptake by Relative Growth Rate and Nutrient-Use Efficiency. In : **BassiriRad H.** (Ed.). Nutrient Acquisition by Plants : An Ecological Perspective. *Springer-Verlag Berlin Heidelberg.*, 63-86p.
- Hallé F., 2008.** Aux origines des plantes : Des plantes anciennes à la botanique du XXI^e siècle. *Editions Fayard.* 638 p.
- Hamel A., Goulet J.F., Vallee C., Goudreault S., Gagnon J.A., Couillard A., Lavoie M.C., et Chauvette J., 1996.** Clinique sur la fertilisation en serre. Institut québécois du développement de l'horticulture ornementale. 201p.
- Hamidi O., Talbi Z., Chliyah M., Ouazzani Touhami A., Selmaoui K., Benkirane R., et Douira A., 2017.** Effect of Endomycorrhizal Inoculation on the Young Cork Oak Plants (*Quercus suber*) Growth. *Annual Research & Review in Biology.*, **13**(5): 1-11. Article no.ARRB.33873. DOI: 10.9734/ARRB/2017/33873
- Harley J.L., 1989.** The significance of mycorrhiza. *Mycol. Res.*, **92**: 129-139.
- Harley J.L., et Smith S.E., 1983.** *Mycorrhizal symbiosis*. London, UK: Academic Press.
- Harrington T.J., et Mitchell D.T., 2005.** Ectomycorrhizas associated with a relict population of *Dryas octopetala* in the Burren, western Ireland. 1. Distribution of ectomycorrhizas in relation to vegetation and soil characteristics. *Mycorrhiza* **15**: 425–433.

- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Hogberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Korner C., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Pereira J.S., Prinz A., Read D.J., SchererLorenzen M., Schulze E.D., Siamantziouras A.S.D., Spehn E., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., et Lawton J.H., 1999. Plant diversity and productivity in European grasslands. *Science*, **286**: 1123-1127. <https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1123>
- Hepper C.M., Azcon-Aguilar C., Rosendahl S., et Sen R., 1988. Competition between three species of *Glomus* used as spatially separated introduced and indigenous mycorrhizal inocula for leek (*Allium porrum* L.). *New Phytologist*, **110**: 207- 215.
- Hobbie E.A., 2006. Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies. *ECOLOGY*, **87**(3): 563-569.
- Hobbie E.A., et Agerer R., 2010. Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. *Plant and Soil*, **327**: 71-83. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0032-z>
- Hodge A., Berta G., Doussan C., Merchan F., et Crespi M., 2009. Plant root growth, architecture and function. *Plant and Soil*, **321**: 153-187. DOI: 10.1007/s11104-009-9929-9..
- Hoeksema J.D., et Kummel M., 2003. Ecological persistence of the plant–mycorrhizal mutualism: a hypothesis from species coexistence theory. *American Naturalist*, S40–S45.
- Horan D.P., et Chilvers G.A. 1990. Chemotropism-the key to ectomycorrhiza formation. *New Phytologist*, **116**: 297-301.
- Hubbell S.P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Monograph in population biology. *Princeton university Press*. Oxford, 375p.
- Huber G., et Schaub C., 2011. La fertilité des sols : L'importance de la matière organique. *Agriculture & Territoires*. Chambre d'agriculture Bas-Rhin, 46 p.
- Hupperts S.F., Karst J., Pritsch K., et Landhäuser S.M., 2017. Host phenology and potential saprotrophism of ectomycorrhizal fungi in the boreal forest. *Functional Ecology*, **31**: 116-126. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12695>
- Ingleby K., Mason P.A., Last F.T., et Fleming L.V., 1990. Identification of ectomycorrhizas. ITE research publication no. 5 Institute of Terrestrial Ecolog Natural Environment Research Council. 116p.
- Ishida T.A., Nara K., Ma S., Takano T., et Liu S., 2009. Ectomycorrhizal fungal community in alkaline-saline soil in northeastern China. *Mycorrhiza*, **19**(5): 329-335. doi: 10.1007/s00572-008-0219-9.
- Izzo A.D., Agbowo J., et Bruns T.D., 2005. Detection of plot-level changes in ectomycorrhizal communities across years in an old-growth mixed-conifer forest. *New Phytologist*, **166**: 619-630.
- Jaenicke H., 1999. Good tree nursery practices. Practical guidelines for research nurseries. International Centre for Research in Agroforestry. Nairobi.
- Jaenicke H., 2006. Bonnes pratiques de culture en pépinières forestières : Directives pratiques pour les pépinières de recherche. Manuel technique n°3. *World Agroforestry Centre (ICRAF)*, 93 p.
- Jany J.L., 2002. Le champignon ectomycorhizien *Cenococcum geophilum* Fr. dans les hêtraies. lorraines : structure génétique des populations et rôle dans la résistance à la sécheresse des

racines superficielles du hêtre. Thèse de doctorat. INRA-Nancy/Université Henri Poincaré, France. 130p.

- Jany J.L., Garbaye J., Martin F., 2002.** Cenococcum geophilum populations show a high degree of genetic diversity in beech forests. *New Phytol.*, **154**(3): 651-659. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00408.x>
- Jany J.L., Martin F., Garbaye J., 2003.** Respiration activity of ectomycorrhizas from Cenococcum geophilum and Lactarius sp. N relation to soil water potential in five beechforests. *Plant Soil.*, **255**: 487-494.
- Johnson N.C., et Graham J.H., 2013.** The continuum concept remains a useful framework for studying mycorrhizal functioning. *Plant Soil.*, **363**(1-2): 411-419. DOI 10.1007/s11104-012-1406-1.
- Johnson N.C., Graham J.H., et Smith F.A., 1997.** Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist.*, **135**: 575-585.
- Jones D.L., et Darrah P.R., 1996.** Re-sorption of organic compounds by roots of Zea mays L. and its consequences in the rhizosphere: III. Characteristics of sugar influx and efflux. *Plant Soil.*, **178**: 153-160.
- Jones M.D., et Smith S.E., 2004.** Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? *Canadian Journal of Botany.*, **82**: 1089-1109.
- Jonsson L.M., Nilsson M., Wardle D.A., Zackrisson O., 2001.** Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. *Oikos.*, **93**: 353-364.
- Kahia F., Djellabi A. et Zitouni A. (2004).** Recherche de substrats de culture à base de matériaux locaux pour la production de plants forestiers en hors-sol. *Revue de La forêt algérienne.*, Numéro spécial: 15-19.
- Kammerbauer H., Agerer R., et Sandermann H.Jr., 1989.** Studies on ectomycorrhiza. XXII. Mycorrhizal rhizomorphs of *Thelephora terrestris* and *Pisolithus tinctorius* in association with Norway spruce (*Picea abies*): formation in vivo and translocation of phosphate. *Trees.*, **3**: 78-84.
- Karabaghli C., Sotta B., et Gay G., 1997.** Hormones fongiques, ectomycorhizes et rhizogénèse. *Revue forestière française.*, **49**: 99-109.
- Kennedy P., 2010.** Ectomycorrhizal fungi and interspecific competition: species interactions, community structure, coexistence mechanisms, and future research directions. *New Phytologist.*, **187**: 895-910.
- Kennedy P., 2010.** Ectomycorrhizal fungi and interspecific competition: species interactions, community structure, coexistence mechanisms, and future research directions. *New Phytologist.*, **187**(4): 895-910.
- Kennedy P.G., Bergemann S.E., Hortal S., et Bruns T.D., 2007.** Determining the outcome of field-based competition between two Rhizopogon species using real-time PCR. *MOLECULAR ECOLOGY.*, **16** (4): 881-890.
- Kennedy P.G., Hortal S., Bergemann S.E., Et Bruns T.D., 2007.** Competitive interactions among three ectomycorrhizal fungi and their relation to host plant performance. *Journal of Ecology.*, **95**: 1338-1345.
- Khelifi H., 1987.** Contribution à l'étude phytoécologique et phytosociologique des formations à chêne liège dans le Nord est algérien. Thèse de magister. Université d'Alger.

- Kisa M., Sanon A., Thioulouse, J., Assigbetse K., Sylla S., Spichiger R., Dieng L., Berthelin J., Prin Y., Galiana A., Lepage M., et Duponnois R., 2007. Arbuscular mycorrhizal symbiosis counterbalance the negative influence of the exotic tree species *Eucalyptus camaldulensis* on the structure and functioning of soil microbial communities in a sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology*, **62**: 32-44.
- Kjølner R., PARRENT J., TAYLOR A., et VRÅLSTAD T., 2007. Identifying ectomycorrhizal fungi - from environmental samples to DNA sequences A NordForsk - research training course. Hosted by Biological Institut, University Of Copenhagen. 81p.
- Kluber L.A., Tinnesand K.M., Caldwell B.A., Dunham S.M., Yarwood R.R., Bottomley P.J., et Myrold D.D., 2010. Ectomycorrhizal mats alter forest soil biogeochemistry. *Soil Biology and Biochemistry*, **42**: 1607-1613. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.06.001>
- Kohler A., Kuo A., Nagy L.G., Morin E., 2015. Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics*, **47**(4): 410-5.
- Koide R.T., et Kabir Z., 2001. Nutrient economy of red pine is affected by interactions between *Pisolithus tinctorius* and other forest floor microbes. *New Phytologist*, **150**: 179-188.
- Koide R.T., Fernandez C., et Petprakob K., 2011. General principles in the community ecology of ectomycorrhizal fungi. *Ann For Sci*, **68**: 45-55.
- Koide R.T., Fernandez C., et Petprakob K., 2011. General principles in the community ecology of ectomycorrhizal fungi. *Annals of Forest Science*, **68**: 45-55.
- Koide R.T., Sharda J.N., Herr J.R., et Malcolm G.M., 2008. Ectomycorrhizal fungi and the biotrophy—saprotrophy continuum. *New Phytologist*, **178**: 230-233.
- Koide R.T., Shumway D.L., Xu B., et Sharda J.N., 2007. On temporal partitioning of a community of ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, **174**: 420-429.
- Kraigher H., Grayling A., Wang T.L., et Hanke D.E., 1991. Cytokinin production by ectomycorrhizal fungi in liquid culture. *Phytochemistry*, **30**: 2249-2254.
- Kremer A., Petit R.J., et Ducousso A., 2002. Developmental biology and genetic diversity of Sessile and Pedunculate oak. *Revue Forestiere Francaise*, **54**: 111-130.
- Krywolap G., 1971. Production of antibiotics by certain mycorrhizal fungi. In: HacsKaylo E. (ed) *Mycorrhizae*. US Government Printing Office, Washington, 210-222p.
- Ksentini H., 2018. Essai de restauration écologique d'un sol forestier dégradé (réserve de Brabtia, Nord-est algérien) via l'utilisation des mycorhizes et des plantes nurses. Université Badji mokhtar Annaba, 178p.
- Kuht J., et Reintman E., 2004. Soil compaction effect on soil physical properties and the content of nutrients in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) and spring wheat (*Triticum aestivum*). *Agronomy research*, **2**: 187-194.
- Kumar J., et Atri N.S., 2018. Studies on Ectomycorrhiza: An Appraisal. *Bot. Rev.*, **84**: 108-155. <https://doi.org/10.1007/s12229-017-9196-z>
- Kumla J., Hobbie E.A., Suwannarach N., et Lumyong S., 2016. The ectomycorrhizal status of a tropical black olete, *Phlebopus portentosus*, assessed using mycorrhizal synthesis and isotopic analysis. *Mycorrhiza*, **26**: 333-343. <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0672-1>
- Kumla J., Suwannarach N., Lumyong S., 2016. Characterization of *Pisolithus orientalis* in culture and *in vitro* mycorrhization with *Eucalyptus camaldulensis* and *Pinus kesiya*. *Mycosphere*, **7**(9): 1414-1424. Doi 10.5943/mycosphere/7/9/14

- Lagrange H., Jay-Allgmand C., et Lapeyrie F., 2001.** Rutin, the phenolglycoside from *Eucalyptus* root exudates, stimulates *Pisolithus* hyphal growth at picomolar concentrations. *New Phytologist.*, **149**(2): 349-355.
- Lambers H., Raven J.A, Shaver G.R., et Smith S.E., 2008.** Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution.*, **23**: 95-103.
- Lamhamedi M.S., 2000.** Fertilisation des essences méditerranéennes produites en plaque de cultures dans les pépinières modernes en Tunisie. Projet Fonds Nordique NIB/NDF. Projet d'aménagement de six pépinières forestières hors sol en Tunisie. Tunis : Direction générale des Forêts.
- Lamhamedi M.S., Ammari Y., Fecteau B., Fortin J.A. et Margolis H.A. 2000.** Problématique des pépinières forestières en Afrique du Nord et stratégies d'orientation. *Cahiers Agricultures.*, **9**: 369-380.
- Lamhamedi M.S., Bernier P.Y., et Fortin J.A., 1992.** Hydraulic conductance and soil water potential at the soil-root interface of *Pinus pinaster* seedlings inoculated with different dicaryons of *Pisolithus* sp. *Tree Physiology.*, **10**: 231-244.
- Lamhamedi M.S., et Fortin J.A., 1994.** La Qualité des plants forestiers : critères d'évaluation et performance dans les sites de reboisement. In : Actes de la première journée nationale sur les plants forestiers / M. Abourouh éditeur. Centre de Recherche et d'Expérimentation forestières., 35-50p.
- Lamhamedi M.S., Fecteau B., Godin L., et Gingras C.H., 2006.** Guide pratique de production en hors sol de plants forestiers, pastoraux et ornementaux en Tunisie. **El Aini R., Gader G. H., et Zarrouk M. A.** (colla.) Direction Générale des Forêts, Tunisie et Pampev Internationale Ltée, Canada, 114 p.
- Lamhamedi M.S., Fortin A.J., Ammari Y., Ben Jelloun S., Poirier M., Fecteau B., et Godin L., 1997.** Evaluation des composts, des substrats et de la qualité des plants élevés en conteneurs, ed. Direction Générale des Forêts et Pampev International Ltée, Canada, Projet Bird N° 3601, Tunis, 121p.
- Lamhamedi M.S., Renaud M., et Veilleux L., 2011.** Les effets de l'augmentation du pH des substrats sur la croissance des plants forestiers produits dans les pépinières forestières. Dans : **Colas F., et Lamhamedi M.S.** Production de plants forestiers au Québec : la culture de l'innovation. Colloque de transfert de connaissances et de savoir-faire. Carrefour Forêt Innovation, 4-6 octobre 2011, Québec (Canada)., **140**: 33-45.
- Lamit L.J., Holeski L.M., Flores-Rentería L., Whitham T.G., et Gehring C.A., 2016.** Tree genotype influences ectomycorrhizal fungal community structure: ecological and evolutionary implications. *Fungal Ecol.*, **24**: 124-134. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.05.013>
- Lancellotti E., et Franceschini A., 2013.** Studies on the ectomycorrhizal community in a declining *Quercus suber* L. stand. *Mycorrhiza.*, **23**:533-542. <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0493-z>
- Landeweert R., Hoffland E., Finlay R.D., Kuyper T.W., et Van Breemen N., 2001.** Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution.*, **16**(5): 248-254.
- Landis T.D., Seinfeld D.E., et Dumroese R.K., 2010.** Native plant containers for restoration projects. *Native Plants Journal.*, **11**(3): 341-348.
- Landis T.D., Tinus R.W., McDonald S.E., et Barnett J. P., 1989a.** Seedling nutrition and irrigation. Washington (DC): USDA Forest Service. The container tree nursery manual. *Agriculture Handbook.*, **4**(674): 119.

- Landis T.D., Tinus R.W., McDonald S.E., et Barnett J.P., 1990.** Containers and growing media. Washington (DC): USDA Forest Service. The container tree nursery manual, Agriculture Handbook., 2(674): 88p.
- LANIER L., 1976.** Précis de sylviculture. *Edit: ENGREF*. Nancy, 468p.
- Le Quéré A., Wright D.P., Söderström B., Tunlid A., et Johansson T., 2005.** Global patterns of gene regulation associated with the development of ectomycorrhiza between birch (*Betula pendula* Roth.) and *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. *Molecular Plant-Microbe Interactions.*, 18(7): 659–673.
- Le Tacon F., et Bouchard D., 1986.** Effects of different ectomycorrhizal fungi on growth of larch, Douglas fir, Scots pine and Norway spruce seedlings in fumigated nursery soils. *Acta Oecologica Oecologia Applicata.*, 4(7): 389-402.
- Le Tacon F., et Bouchard D., 1986.** Effects of different ectomycorrhizal fungi on growth of larch, Douglas fir, Scots pine and Norway spruce seedlings in fumigated nursery soils. *Acta Oecologica Oecologia Applicata.*, 4(7): 389-402.
- Leake J.R., et Read D.J., 1990.** Chitin as a nitrogen source for mycorrhizal fungi. *Mycological Research.*, 94: 993-995.
- Lebeis S.L., 2015.** Greater than the sum of their parts: characterizing plant microbiomes at the community-level. *Curr Opin Plant Biol.*, 24: 82–6.
- Lecocq J.P., 2011.** Le liège un trésor de la nature. *Les professionnels de liège*. 19p.
- Lei X., 2010.** Assessment of Climate Change Impacts on Cork Oak in Western Mediterranean Regions: A Comparative Analysis of Extreme Indices. Thèse de master. Lund University, Suède.
- Lemaire F., Dartigues A., Rivière L.M., Charpentier S., et Morel P., 2003.** Culture en pots et conteneurs : principes agronomiques et applicables. 2^e Ed. *Inra*. Paris, 210p.
- Lemaire F., Dartigues A., Rivière L.M., et Charpentier S., 1989.** Cultures en pots et conteneurs: Principes agronomiques et applications. INRA, PHM. *Revue Horticole*, Paris Linoges. 184p.
- Lemaire F., Dartigues A., Rivières L.M., Et Charpentier S., 1989.** Culture en pots et plaque de cultures. Principes agronomiques et applications. INRA. Paris.
- Lepoutre B., 1965.** Régénération artificielle du chêne liège et équilibre climatique de lasubéraie en forêt de la Mamora. *Ann. Rech. For. Maroc*, 279p.
- LETREUCH-BELAROUCI A., 2010.** Caractérisation structurale des subéraies du parc national de Tlemcen, régénération naturelle et gestion durable .Thèse de Doctorat Dép. Université de Tlemcen, 209p.
- Lilleskov E.A., Fahey T.J., et Lovett G.M., 2001.** Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient. *Ecol Appl.*, 11: 397-410.
- Lilleskov E.A., Fahey T.J., et Lovett G.M., 2002a.** Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. *Ecology.*, 83(1) : 104-115. <https://doi.org/10.2307/2680124>
- Lilleskov E.A., Fahey T.J., et Lovett G.M., 2002b.** Ectomycorrhizal fungal taxa differing in response to nitrogen deposition also differ in pure culture organic nitrogen use and natural abundance of nitrogen isotopes. *New Phytol.*, 154: 219-231.

- Lilleskov E.A., Hobbie E.A., et Horton TR., 2011.** Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecol.*, **4**: 174-183.
- Lipiec J., Medvedev V.V., Birkas M., Dumitru E., Lyndina T.E., Rousseva S., et Fulajtar E., 2003b.** Effect of soil compaction on root growth and crop yield in central and eastern Europe. *International Agrophysics.*, **17**: 61-69.
- Lonergan E.R., et Cripps C.L., 2013.** Use of low nitrogen fertilizer as a strategy for mycorrhizal colonization on whitebark pine seedlings inoculated with native fungi in the greenhouse. *Native Plants.*, **14**(3): 213-224.
- M'sadak Y., El Amri A., Majdoub R., et Ben Ali M., 2014.** Caractérisations physique et hydrique des substrats de culture des plants forestiers en conteneurs. *Larhyss Journal.*, **17**: 7-20.
- M'sadak Y., El Amri A., Majdoub R., et El Ghorbali L., 2016.** Comportements physique et hydrique des substrats de culture destinés aux pépinières forestières modernes (Sahel tunisien). *Algerian journal of arid environment.*, **6** (1): 96-107.
- M'Sadak Y., Elouaer M.A., El Kamel R., 2013a.** Évaluation du comportement chimique des composts, des tamisats et des mélanges élaborés pour la conception des substrats de culture. *Revue Nature & Technologie.*, **8**(C): 54-60. ISSN : 11129778. www.univchlef.dz/revuenatec/Art_08_C_08.pdf
- M'sadak Y., Elouaer M.A., et Dhahri M., 2013b.** Caractérisation physique des substrats de croissance pour une meilleure adaptation à la filière horticole en Tunisie. *Revue Nature & Technologie.*, **9**(B): 27-34.
- M'sadak Y., Elouaer M.A., et El Kamel R., 2012a.** Comportement physique des composts, des tamisats et des mélanges pour une meilleure exploitation en pépinière: Caractérisation physique des composts bruts, criblés et en mélange. *e-Revue de Génie Industriel.*, **8**: 44-54. <http://www.revue-genieindustriel.info/document.php?id=1607>.
- M'sadak Y., Elouaer M.A., et El Kamel R., 2012b.** Évaluation des substrats et des plants produits en pépinière forestière. *Revue Bois et Forêts des Tropiques (BFT).*, **313**(3): 61-71.
- Mac Fall J., et Slack S.A., 1991.** Effects of *Hebeloma arenosa* and phosphorus fertility on growth of red Pine (*Pinus resinosa*). *Canadian Journal of Botany*, **69** : 372-379.
- Machado H., et Santos M.N., 2002.** La symbiose ectomycorhizienne du chêne-liège dans les plantations portugaises : synthèse des connaissances et perspectives. *Integrated Protection In Oak Forests.*, **25**(5): 61-66.
- Maertens C., 1964.** Influence des propriétés physiques des sols sur le développement racinaire et conséquences sur l'alimentation hydrique et azotée des cultures. *Science de Sol.*, **2**: 31-41.
- Maertens C., Blanchet R., et J., 1974.** Influence de différents régimes hydriques sur l'absorption de l'eau et des éléments minéraux par les cultures. 1 - Régimes hydriques, systèmes racinaires et modalités d'alimentation en eau. *Ann. Agron.*, **25**: 575-586.
- Maghnia F.Z., Sanguin H., Abbas Y., Verdinelli M., Kerdouh B., ElGhachtouli N., Lancellotti E., Eddin S., Yakhlef B., et Duponnois R., 2017.** Impact du mode de gestion de la subéraie de la Maâmore (Maroc) sur la diversité des champignons ectomycorhiziens associés à *Quercus suber*. *CRBiol.*, **340**: 298-305. doi: [org/https://doi.org/10.1016/j.crv.2017.04.001](https://doi.org/10.1016/j.crv.2017.04.001)
- Magni C.R., Ducousso A., Caron H., Petit R.J., et Kremer A., 2005.** Chloroplast DNA variation of *Quercus rubra* L. in North America and comparison with other Fagaceae. *Molecular Ecology*. **14**: 513-524.

- Maire R., 1961.** Note phytogéographique de l'Algérie et de la Tunisie avec une carte/Alger. Pereira P, Fonseca M (2003) Nature vs. nurture: the making of the montado ecosystem. *Conserv Ecol.*, 7(3): 7
- Manios T., 2004.** The composting potential of different organic solid wastes: experience from the island Crete. *Environ Int.*, 29: 1079-1089.
- Manos P.S., et Stanford M.A., 2001.** The historical biogeography of Fagaceae: tracking the tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere *Int. J. Plant Sci.*, 162(6Suppl.): 77-93. The University of Chicago. 1058- 5893p.
- Martin F., Díez J., Dell B., et Delaruelle C., 2002.** Phylogeography of the ectomycorrhizal *Pisolithus* species as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *New Phytologist.*, 153: 345–357.
- Martin F., Díez J., Dell B., et Delaruelle C., 2002.** Phylogeography of the ectomycorrhizal *Pisolithus* species as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *New Phytologist.*, 153: 345-357.
- Martin F., et Tagu D., 1995.** Ectomycorrhiza development: a molecular perspective. In *Mycorrhiza: Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology*. Eds A Varma and B Hock. Springer-Verlag, Berlin, Germany, 29-58p.
- Martin F., Lapeyrie F., et Tagu D. 1997.** Altered gene expression during ectomycorrhizal development *In The Mycota*. Ed. Carroll G & Tudzynski P. Springer-Verlag. Berlin. 223-242p.
- Marx D.H., 1969.** The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathol.*, 59: 153-163.
- Marx D.H., 1977.** Tree host range and world distribution of the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius*. *Canadian Journal of Botany.*, 23: 217-223.
- Marx D.H., 1984.** Commercial Vegetative Inoculum of *Pisolithus tinctorius* and Inoculation Techniques for Development of Ectomycorrhizae on Bareroot Tree Seedlings. Society of American Foresters, USA, 101p.
- Marx D.H., et Davey C.B., 1969.** The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. III&IV. *Phytopathology.*, 59: 549-559.
- Marx D.H., Ruehle J.L. et Cordell C.E., 1991.** Methods for Studying Nursery and Field Response of Trees to Specific Ectomycorrhiza. In: **Norris J.R., Read D.J. et Varma A.K.** (Eds.), *Methods in Microbiology*. Academic Press. London, UK, 383–411p.
- Maurel C., et Plassard C., 2011.** Aquaporins: for more than water at the plant–fungus interface. *New Phytologist.*, 190(4): 815-817. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03731.x>
- McCormack M.L., Fernandez C.W., Brooks H., et Pritchard S.G., 2017.** Production dynamics of *Cenococcum geophilum* ectomycorrhizas in response to long-term elevated CO₂ and N fertilization. *Fungal Ecology.*, 26: 11-19. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.11.001>
- Messaoudene M., Messaoudene K., et Mezani A., 2006.** Le renouvellement par jets de souche du chêne liège cas de la subéraie de BOUHLALOU (Wilaya de Tizi-Ouzou). Acte séminaire "Gestion intégrée des forêts de chêne liège et de pin d'Alep". Ann. INRGREF. N° 09 (T.1), Hammamet 15-17 novembre, Tunisie, 240-251p.
- Messaoudène M., Ourdani K., Rouha Z., Saadi N., Dergaoui M., et Rabahi M., 2011.** BILAN PHYSIQUE DES REBOISEMENTS EN CHÊNE LIEGE DANS LA WILAYA DE BEJAIA.

- Deuxiemes Rencontres Méditerranéennes Chercheurs-Gestionnaires-Industriels «La Gestion des Subéraies et la Qualité du liège». Jijel: 18-19 Octobre 2011 (communication orale).
- Miersch O., Bohlmann H., et Wasternack C., 1999.** Jasmonates and related compounds from *Fusarium oxysporum*. *Phytochemistry*., **50**: 517-523.
- Miller J.H. et Jones N., 1995.** Organic and compost-based growing media for tree seedling nurseries. *World Bank Technical Paper*., n° 264. Forestry series.
- Mohan V., Nivea R., et Menon S., 2015.** Evaluation of Ectomycorrhizal Fungi as Potential Bio-control Agents against Selected Plant Pathogenic Fungi. *Journal of Academia and Industrial Research*., **3**(9): 408-412.
- Molina R., et Trappe J.M., 1982.** Patterns of ectomycorrhizal host specificity and potential among Pacific North-West Conifer and fungi. *Forest Science*., **28**: 423-458.
- Molina R., et Trappe J.M., 1994.** Biology of the ectomycorrhizal genus: *Rhizopogon* I. Host associations, hostspecificity and pure culture syntheses. *New Phytologist*., **126**: 653–675. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb02961.x>
- Molina R., Trappe J.M., 1982.** Lack of mycorrhizal specificity by the Ericaceous hosts *Arbutus menziesii* and *Arctostaphylos uva-ursi*. *New Phytologist*., **90**: 495-509.
- Morel R., 1996.** Les sols cultivés. 2^{ème} édition Lavoisier. Paris, 399p.
- Mousain D., Plassard C., Argillier C., Sardin S., Leprince F., El Karkouri K., Arvieu J.C et Cleyet-Marel J.C., 1994.** Stratégie d'amélioration de la qualité des plants forestiers et des reboisements méditerranéens par utilisation de la mycorhization contrôlée en pépinière, *Acta Botanica Gallica*., **141**(4): 571-580. DOI: 10.1080/12538078.1994.10515201
- Moyersoen B., et Fitter A.H., 1999.** Presence of arbuscular mycorrhizas in typical ectomycorrhizal host species from Cameroon and New Zealand. *Mycorrhiza*., **8**: 247-253.
- Mrak T., Kühdorf K., Grebenc T., Štraus I., Münzenberger B., et Kraigher H., 2017.** Scleroderma areolate ectomycorrhiza on *Fagus sylvatica* L. *Mycorrhiza*., **27**(3): 283-293. DOI 10.1007/s00572-016-0748-6
- Mucha J., Peay K.G., Smith D.P., Reich P.B., Stefański A., et Hobbie S.E., 2018.** Effect of simulated climate warming on the ectomycorrhizal fungal community of boreal and temperate host species growing near their shared ecotonal range limits. *Microbial Ecol*., **75**: 348-363. <https://doi.org/10.1007/s00248-017-1044-5>
- Müller W., et Agerer R., 1991.** *Leccinum scabrum*. In : **Agerer R.** (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH*., planche 61.
- Nasrallah Y., et Kefifa A., 2015.** Etat des lieux et possibilités de réhabilitation de la subéraie de Nesmoth (Mascara ; Nord-ouest d'Algérie). Les actes du Med Suber 1 : 1ère Rencontre Méditerranéenne Chercheurs-Gestionnaires-Industriels sur la Gestion des Subéraies et la Qualité du liège. Les 19 et 20 octobre 2009, Université de Tlemcen, 107-117p.
- Natividade J.V., 1956.** Subériculture. *Ed Française de l'ouvrage Portugais Subériculture. E.N.E.F.* Nancy, 303 p.
- Nehls U., et Dietz S., 2014.** Fungal aquaporins: cellular functions and ecophysiological perspectives. Fungal Aquaporins: Cellular Functions and Ecophysiological Perspectives. *Applied Microbiology and Biotechnology*., **98**(21): 8835-8851. <https://doi.org/10.1007/s00253-014-6049-0>

- Nehls U., Grunze N., et Willmann M., 2007. Sugar for my honey: carbohydrate partitioning in ectomycorrhizal symbiosis. *Phytochemistry.*, **68**: 82-91. doi:[10.1016/j.phytochem.2006.09.024](https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.09.024)
- Normand L., Bärtschi H., Debaud J.C., et Gay G., 1996. Rooting and acclimatization of micropropagated cuttings of *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris* are enhanced by the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum*. *Physiologia Plantarum.*, **98**: 759-766.
- Nsibi R., Souayah N., Khouja L.M., Khaldi A., et Bouzid S., 2006. Impacts des facteurs biotiques et abiotiques sur la dégradation de subéraie tunisienne. *RevueGeo-Eco- Trop.*, **30**(1): 25-34.
- Núñez J.A.D., Serrano J.S., Barreal J.A.R., et Gonzalez J.A.S.O., 2006. The influence of mycorrhization with *Tuber melanosporum* in the afforestation of a Mediterranean site with *Quercus ilex* and *Quercus faginea*. *For Ecol Manag.*, **231**: 226-233.
- O'Hanlon R., 2012. Below-ground ectomycorrhizal communities: the effect of small scale spatial and short term temporal variation. *Symbiosis.*, **57**: 57-71. <https://doi.org/10.1007/s13199-012-0179-x>
- O'Hanlon R., et Harrington T.J., 2012a. Similar taxonomic richness but different communities of ectomycorrhizas in native forests and non-native plantation forests. *Mycorrhiza.*, **22**: 371-382. doi:[10.1007/s00572-011-0412-0](https://doi.org/10.1007/s00572-011-0412-0)
- Olah B., Briere C., Becard G., Denarie J., et Gough C., 2005. Nod factors and a diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi stimulate lateral root formation in *Medicago truncatula* via the DMI1/DMI2 signalling pathway. *Plant Journal.*, **44**: 195-207.
- Olah B., Briere C., Becard G., Denarie J., et Gough C., 2005. Nod factors and a diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi stimulate lateral root formation in *Medicago truncatula* via the DMI1/DMI2 signalling pathway. *The Plant Journal.*, **44**: 195-207.
- Oliveira R.S., Franco A.R., et Castro P.M.L., 2012. Combined use of *Pinus pinaster* plus and inoculation with selected ectomycorrhizal fungi as an ecotechnology to improve plant performance. *Ecol Eng.*, **43**: 95-103. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.01.021>
- Ouelmouhoub S., 2005. Gestion multiusage et conservation du patrimoine forestier : cas des subéraies du Parc National d'El Kala (Algérie). Thèse Master of Science du CIHEAM-IAMM : Institut Agronomique Méditerranéen de Montpellier, 129p.
- Païement I., 2011. Effets des propriétés physico-chimiques du substrat sur la croissance et la physiologie des plants d'épinette blanche. Mémoire de maîtrise en Biologie végétale. Université Laval, Québec. 115p.
- Parlade J., et Alvarez I.F., 1993. Coinoculation of aseptically grown Douglas fir with pairs of ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza.*, **3**: 93-96.
- Patrick P., Jean J., et Petter Jones J., 1992. L'utilisation du compost des boues de station d'épuration dans l'agriculture. Thèse Magister, INA. El-Harrach. ALGER. 81p.
- Pausas J.G., Pereira J.S., et Aronson J., 2009. The tree. In : Aronson J., Pereira J.S., et Pausas J.G., Cork oak woodlands on the edge. Ecology, adaptive management and restoration. *Island Press, Abingdon, Oxfordshire, UK.* 11-21p
- Pauscher T., Müller W.R., Chevalier G., et Agerer R., 1996. *Tuber brochii*. In : Agerer R. (ed.) – Colour Atlas of Ectomycorrhizae. *Einhorn-Verlag+Druck GmbH.*, planche 113.
- Peay K.G., Kennedy P.G., Bruns T.D., 2011. Rethinking ectomycorrhizal succession: are root density and hyphal exploration types drivers of spatial and temporal zonation? *Fungal Ecol.*, **4**: 233-240. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.09.010>

- Pena R., Offermann C., Simon J., Naumann P.S., Geßler A., Holst J., Mayer H., Kögel-Knabner I., Rennenberg H., et Polle A., 2010.** Girdling affects ectomycorrhizal diversity and reveals functional differences of EM community composition in a mature beech forest (*Fagus sylvatica*). *Applied and Environmental Microbiology.*, **76**: 1831-1841
- Pereira H., 2007.** Cork : Biology, Production and Uses. *Elsevier. Ed.* Oxford. Uk, 329p.
- Pereira O.L., Costa M.D., Borges A.C., Araujo E.F., et Kasuya M.C.M., 2005.** Compatibility and ectomycorrhiza formation among *Pisolithus* isolates and *Eucalyptus* spp. *Revista Brasileira de Ciência do Solo.*, **29**: 337-344.
- Peter M., Kohler A., Ohm R.A., Kuo A., Krützmann J., Morin E., Arend M., Barry K.W., Binder M., Choi C., Clum A., Copeland A., Grisel N., Haridas S., Kipfer T., LaButti K., Lindquist E., Lipzen A., Maire R., Meier B., Mihaltcheva S., Molinier V., Murat C., Pöggeler S., Quandt C.A., Sperisen C., Tritt A., Tisserant E., Crous P.W., Henrissat B., Nehls U., Egli S., Spatafora J.W., Grigoriev I.V., et Martin F.M., 2016,** Ectomycorrhizal ecology is imprinted in the genome of the dominant symbiotic fungus *Cenococcum geophilum*. *Nature Communications.*, **7**: 12662. DOI: [10.1038/ncomms12662](https://doi.org/10.1038/ncomms12662)
- Peterson R.L., 1992.** Adaptations of root structure in relation to biotic and abiotic factors. *Can. J. Bot.*, **70**: 661-675.
- Peterson R.L., et Massicotte H.B., 2004.** Exploring structural definitions of mycorrhizas, with emphasis on nutrient-exchange interfaces. *Can J Bot.*, **82** : 1074-1088.
- Peterson R.L., Massicotte H.B., Melville L.H., et Phillips F., 2006. Mycorrhizas : anatomy and cell biology images (avec cédérom). NRC Press. National Research Council Canada (Ottawa).
- Peyerrimhoff P.de., 1941.** Carte forestière de l'Algérie et la Tunisie au 1/1 500 000. Services cartographique et des forêts. *Ed. Baconnier.* Alger, 71p.
- Phillips S.M., et Hayman D.S., 1970.** Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, **55**: 158-162.
- Piazzetta R., 2005.** La levée du liège, Guide technique et de Vulgarisation. Institut Méditerranéen du liège. 23p.
- Pickles B.J., Genney D.R., Potts J.P., Lennon J.J., Anderson I.C., et Alexander I.J., 2010.** Spatial and temporal ecology of Scot's pine ectomycorrhizas. *New Phytologist.*, **186**: 755-768.
- Pierart A., 2012.** Interactions entre mycorhization, nutrition en phosphore et adaptation de la plante à la toxicité du nickel sur substrat ultramafique : Vers une optimisation de la mycorhization mycorhization d'*Alphitonia neocaledonica*. *Sciences agricoles.*, 42 p. <dumas-00745807>
- Pierre M., et Lys M., 2007.** Secrets des plants pour se soigner naturellement. *Ed. Artémis.* France, 463p.
- Pigott C.D., 1982.** Fine structure of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. on *Tilia cordata* Mill. *New Phytol.*, **92**: 501-512.
- Plassard C., Guérin-Laguette A., Véry A.A., Casarin V., et Thibaud J.B., 2002.** Local measurements of nitrate and potassium fluxes along roots of maritime pine. Effects of ectomycorrhizal symbiosis. *Plant, Cell & Environment.*, **25**: 75-84.
- Plassard C., Louche J., Ali M.A., Duchemin M., Legname E., et Cloutier-Hurteau B., 2011.** Diversity in phosphorous mobilization and uptake in ectomycorrhizal fungi. *Annals of Forest Science.*, **68**: 33-43.

- Plassard F., Winiarski T., et Petit-Ramel M., 2000.** Retention and distribution of three heavy metals in a carbonated soil: Comparison between batch and unsaturated column studies. *J Contam Hydrol.*, **42**: 99-111.
- Plett J.M., et Martin., F., 2012.** Poplar root exudates contain compounds that induce the expression of MiSSP7 in *Laccaria bicolor*. *Plant Signaling & Behavior.*, **7**(1): 12–15.
- Ponge J.F., et Bartoli M., 2009.** L'air du sol, c'est la vie de la forêt. *La Forêt Privée.*, 307: 63-70. ffhal-00494582
- Poorter H., Van de Vijver C.A.D.M., Boot R.G.A., et Lambers H., 1995.** Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and Soil.*, **171**: 217-227.
- Pruett G.E., Bruhn J.N., et Mihail J.D., 2009.** Greenhouse production of burgundy truffle mycorrhizae on oak roots. *New Forests.*, **37**: 43-52.
- Puyo J.Y., 2004.** Les premiers temps de la mise en valeur coloniale des suberaies algériennes. le triste épisode des concessions privées. 16p
- Quézel P., et Medail F., 2003.** Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen. Institut méditerranéen d'écologie et de paléontologie (mcp. Umr CNRS 6116). Université d'Aix-Marseille III. Ed. Elsevier. Paris, 592p.
- Quézel P., et Santa S., 1962.** Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. Tome I. *Editions Du Centre National De La Recherche Scientifique*. Paris, **7**: 636p.
- Raidl S., 1997.** Studien zur Ontogenie an Rhizomorphen von Ektomykorrhizen. *Brbl Mycol.*, **169**: 1-184.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Gauberville C., Barbat J., Bruno E., et Keller R., 2008.** Flore Forestière Française : Guide écologique illustré. Tome 3. Région méditerranéenne. Ed. *Institut pour le développement forestier*. Paris, 2432p.
- Raper R.L., Reeves D.W., Burt E.C., et Torbert H.A., 1994.** Conservation tillage and traffic effects on soil conditions. *Transactions of the Asae.*, **37**: 763-768.
- Razzaq A., et Shahzad S., 2004.** *Pisolithus tinctorius*, a new record from Pakistan. *Pak. J. Bot.*, **36**: 449-451.
- Read D., 1997.** Mycorrhizal fungi: the ties that bind. *Nature.*, **388**(6642): 517-518.
- Read D.J., Leake J.R., et Perez-Moreno J., 2004.** Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany.*, **82**: 1243-1263
- RGPH., 1998.** Recensement General De La Population Et De L'habitat.
- Ribeiro H.M., Romero A.M., Pereira H., Borges P., Cabral F., et Vasconcelos E., 2007.** Evaluation of a compost obtained from forestrywastes and solid phase of pig slurry as a substrate for seedlings production. *Bioresour Technol.*, **98**: 3294-3297.
- Ricklefs., 1987.** Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science.*, **235**: 167-171.
- Riedacker A., 1978.** Étude de la déviation des racines horizontales ou obliques issues de boutures de Peuplier qui rencontrent un obstacle ; application pour la conception de conteneur. *Annales des Sciences forestières.*, **35**(1): 1-18.

- Rincón A., Priha O., Lelu-Walter M.A., Bonnet M., Sotta B., et Le Tacon F., 2005.** Shoot water status and ABA responses of transgenic hybrid larch *Larix kaempferi* L. decidua to ectomycorrhizal fungi and osmotic stress. *Tree Physiol.*, **25**: 1101–1108.
- Rineau F., et Garbaye J., 2009.** Effects of liming on ectomycorrhizal community structure in relation to soil horizons and tree hosts. *Fungal Ecology*, **2**(3): 103-109.
- Rochet J., 2012.** Le modèle ectomycorhizien aulnes-champignons : des assemblages d'espèces à la coévolution. Thèse de Doctorat. Université Toulouse III - Paul Sabatier. France. 198p.
- Roland J.C., et Viala B., 2004.** Atlas de biologie végétale. Tome I. Organisation de plantes sans fleurs. *Ed. Masson*. Paris.
- Rose R., Haase D.L., et Boyer D., 1995.** Organic matter management in forest tree nurseries: theory and practice. Corvallis OR. Etats-Unis. Nursery Technology Cooperative. Oregon State University. 67p.
- Roula B., 2010.** Etude de la qualité du liège de reproduction des subéraies de la région de Jijel. Magistère. Ecole Nationale Supérieure Agronomique (E.N.S.A). El-Harrach, ALGER.
- Roula B., et Chouial A., 2005.** Conception et mise au point de substrats de culture pour la production de plants de chêne liège (*Quercus suber* L.) à partir de matériaux locaux. *Journal Algérien des régions arides*, **4**: 38-43.
- Roy-Bolduc A., Laliberté E., et Hijri M., 2016.** High richness of ectomycorrhizal fungi and low host specificity in coastal sand dune ecosystem revealed by network analysis. *Ecology Evolution*, **6**(1): 349-362. <https://doi.org/10.1002/ece3.1881>
- Saadi H., 2013.** Les facteurs du dépérissement des subéraies de l'Edough (Séraïdi). Etude des ravageurs des feuilles et des glands du chêne-liège (*Quercus suber* L.). Thèse de magistère. Université de Souk ahras.
- Saccardy L., 1937.** Note sur le chêne-liège et le liège en Algérie. *Bull. Stat. DeRech. du Nord de l'Afrique*, **2**(3): 271-372p.
- Sadras V.O., O'Leary G.J., et Roget D.K., 2005.** Crop response to compacted soil: capture efficiency in the use of water and radiation. *Field Crop Research*, **91**: 131-148.
- Samraoui B., et Belair de G., 1998.** Les zones humides de la Numidie orientale. Bilan des connaissances et perspectives de gestion. *Synthèse*, **4**(numéro spécial): 90p.
- Sánchez S., 2012.** Ectomicorrizas en el cultivo de trufa negra: ecología, diversidad y gestión. Doctoral dissertation, Universidad de Zaragoza.
- Sauvage C., 1961.** Recherches phytogéographiques sur les subéraies marocaines. *Trav. Inst. Sc. Cherifien*. Série botanique, 21. Rabat, 462p.
- Scharf P.C., 2001.** Soil and plant tests to predict optimum nitrogen rates for corn. *Journal of Plant Nutrition*, **24**: 805-826.
- Sebastiana M., da Silva A.B., Matos A.R., Alcântara A., Silvestre S. et Malhó R., 2018.** Ectomycorrhizal inoculation with *Pisolithus tinctorius* reduces stress induced by drought in cork oak. *Mycorrhiza*, **28**: 247–258. <https://doi.org/10.1007/s00572-018-0823-2>
- Sebastiana M., Martins J., Figueiredo A., Monteiro F., Sardans J., Penuelas J., Silva A., Roepstorff P., Pais M.S., et Coelho A.V., 2017.** Oak protein profile alterations upon root colonization by an ectomycorrhizal fungus. *Mycorrhiza*, **27**(2): 109-128. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0734-z>

- Sebastiana M., Pereira V.T., Alcantara A., Pais M.S., et Silva A.B., 2013(b).** Ectomycorrhizal inoculation with *Pisolithus tinctorius* increases the performance of *Quercus suber* L. (cork oak) nursery and field seedlings. *New For.*, **44**: 937-949. doi:[10.1007/s11056-013-9386-4](https://doi.org/10.1007/s11056-013-9386-4)
- Sebastiana M., Pereira V.T., Alcântara A., Pais M., et Silva A., 2013.** Ectomycorrhizal inoculation with *Pisolithus tinctorius* increases the performance of *Quercus suber* L. (cork oak) nursery and field seedlings. *New For.*, **44**: 944-949. <https://doi.org/10.1007/s11056-013-9386-4>
- Sebastiana M., Vieira B., Lino-Neto T., Monteiro F., Figueiredo A., Sousa L., Pais M.S., Tavares R., et Paulo O.S., 2014.** Oak root response to ectomycorrhizal symbiosis establishment: RNA-Seq derived transcript identification and expression profiling. *PloS ONE.*, **9**(5).
- Sebei H., Albouchi A., Rapp M., et El Aouni M.E., 2004.** Productivité en biomasse du chêne liège dans une séquence de dégradation de la subéraie à Cytise de Kroumirie (Tunisie). *Ann. For. Sci.* **61**. INRA, EDP Sciences. 347-361p.
- Sebei H., Albouchi A., Rapp M., et El Aouni M.E., 2001.** Evaluation de la biomasse arborée et arbustive dans une séquence de dégradation de la subéraie à cytise de Kroumirie (Tunisie). *Ann. Forst. Sci.* INRA, EDP Sciences., **58**: 175-191.
- Seigue A., 1985.** La forêt circum-méditerranéenne et ses problèmes, Techniques agricoles et production méditerranéenne. *Ed. Maisonneuve et Larose et A.C.C.T.* Paris, 69-82 : 302-305p.
- Selosse M., et Le Tacon F., 1998.** The land flora: a phototroph-fungus partnership. *Trends in Ecology & Evolution.*, **13**: 15-28. Doi:10.1016/S0169-5347(97)01230-5.
- Selosse M.A., Richard F., He X., et Simard S.W., 2006.** Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses ? *Trends in Ecology & Evolution.*, **21**: 621-628.
- Selosse M.A., Richard F., He X., et Simard S.W., 2006.** Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses ? *Trends in Ecology & Evolution.*, **21**: 621-628.
- Servant J.M., 1971.** Le profil salin des sols, méthodes d'études et signification. Application aux sols halomorphes du midi de la France. *Ann. Agro.*, **24**(3): 392p.
- Shahin O., 2012.** Réponses des chênes méditerranéens et de leurs symbiotes ectomycorhiziens à la sécheresse. Thèse de Doctorat. Université Montpellier II. 190p.
- Silva J.S., et Catry F., 2006.** Forest fires in cork oak (*Quercus suber* L.) stands in Portugal. *International Journal of Environmental Studies.*, **63**(3): 235-257.
- Silva, J.S., 2007.** Árvores e Florestas de Portugal. Os Montados. Muito para além de árvores. *Público.* Lisboa, 3: 247p.
- Simon L., Bousquet J., Lévesque R.C., Lalonde M., 1993.** Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature.*, **363**: 67-69.
- SLANKIS V., 1973.** Hormonal relationships in mycorrhizal development. In : **Marks G.C., et Kozlowski T.T.** Ectomycorrhizae : their ecology and physiology. *Eds. New York : Academic Press.* 231-298p.
- Smith S.E., et Read D.J., 1997.** Mycorrhizal symbiosis, 2nd edn. Academic, London.
- Smith S.E., et Read D.J., 2008.** Mycorrhizal Symbiosis. 2nd edition. *Academic Press.* Toronto, Canada, 605p.
- Sousa E., Atay Kadiri Z., 2005.** Le déclenchement des perturbations physiologiques des peuplements de chêne-liège: une synthèse des relations agent/hôte. *IOBC/wprs Bull.*, **28**(8): 9-16.

- Sousa N.R., Ramos M.A., Franco A.R., Oliveira R.S., et Castro P.M.L., 2012.** Mycorrhizal symbiosis affected by different genotypes of *Pinus pinaster*. *Plant Soil.*, **359**: 245-253. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1196-5>
- Southworth D., Carrington E.M., Frank J.L., Gould P., Harrington C.A., et Devine W.D., 2009.** Mycorrhizas on nursery and field seedlings of *Quercus garryana*. *Mycorrhiza.*, **19**: 149-158.
- Splivallo R., Fischer U., Gobel C., Feussner I., et Karlovsky P., 2009.** Truffles Regulate Plant Root Morphogenesis via the Production of Auxin and Ethylene. *Plant Physiology.*, **150**: 2018-2029.
- Srinivasan M., Natarajan K., et Nagarajan G., 2000.** Growth optimization of an ectomycorrhizal fungus with respect to pH and temperature *in vitro*, using design of experiment. *Bioprocess Engineering.*, **22**: 267-273.
- Stein A., Fortin J.A., et Vallée G., 1990.** Enhanced rooting of *Picea mariana* cuttings by ectomycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany.*, **68**: 468-470.
- Stenström E., Damm E., et Unestam T., 1997.** Le rôle des mycorhizes dans la protection des arbres forestiers contre les agents pathogènes du sol. *Revue forestière française.*, **49**: 121-128.
- Strullu D.G., Garbaye J., Perrin R., et Plenchett C., 1991.** Les mycorhizes des arbres et des plantes cultivées. Technique et documentation. *Lavoisier*. Paris, 250p.
- Sukumar P., Legué V., Vayssières A., Martin F., Tuskan G.A., et Kalluri U.C., 2013.** Involvement of auxin pathways in modulating root architecture during beneficial plant-microorganism interactions. *Plant Cell and Environment.*, **36**(5): 909-19.
- Sun J., Xu Y., Ye S., Jiang H., Chen Q., Liu F., Zhou W., Chen R., Li X., Tietz O., Wu X., Cohen J.D., Palme K., et Li C., 2009.** *Arabidopsis* ASA1 is important for jasmonate-mediated regulation of auxin biosynthesis and transport during lateral root formation. *Plant Cell.*, **21**: 1495-1511.
- Suz L.M., Azul A.M., Melissa M.H., Bledsoe C.S., et Martín M.P., 2008.** Morphotyping and molecular methods to characterize ectomycorrhizal roots and hyphae in soil. In: Nautiyal CS, Dion P (eds) Soil biology: molecular mechanisms of plant and microbe coexistence. *Springer*, Berlin, 437–474P. doi:[10.1007/978-3-540-75575-3_18](https://doi.org/10.1007/978-3-540-75575-3_18)
- Suz L.M., Barsoum N., Benham S., Dietrich H.P., Fetzer K.D., Fischer R., Ia P.G., Gehrman J., Gofel F.K., Mannunger M., Neagu S., Nicolas M., Oldenburger J., Raspe S., Anchez G.S., Schrock H.W., Schubert A., Verheyen K., Verstraeten A., et Bidartondo M.I., 2014.** Environmental drivers of ectomycorrhizal communities in Europe's temperate oak forests. *Mol Ecol.*, **23**: 5628-5644. <https://doi.org/10.1111/mec.12947>
- Tagu D., Nasse B., et Martin F., 1996.** Cloning and characterization of hydrophobins-encoding cDNAs from the ectomycorrhizal Basidiomycete *Pisolithus tinctorius*. *Gene.*, **168**: 93-97.
- Tang Y., Shi L., Zhong K., Shen Z. et Chen Y. 2019.** Ectomycorrhizal fungi may not act as a barrier inhibiting host plant absorption of heavy metals. *Chemosphere.*, **215**: 115-123.
- Tanguay L.J., 2014.** Les inoculants mycorhiziens pour une agriculture québécoise plus productive et moins dépendante aux engrais minéraux phosphatés. *Maîtrise en Environnement*, Université de Sherbrooke. 87p.
- Tardieu F., 1994.** Growth and Functioning of Roots and of Root Systems Subjected to Soil Compaction - Towards a System with Multiple Signaling. *Soil & Tillage Research.*, **30**: 217-243.

- Taylor A F., et Alexander I.A.N., 2005.** The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist.*, **19**(03): 102-112.
- Tedersoo L., Jairus T., Horton B.M., Abarenkov K., Suvi T., Saar I., et Kõljalg U., 2008.** Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxonspecific primers. *New Phytologist.*, **180**: 479-490.
- Tedersoo L., May T.W., et Smith M.E., 2010.** Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza.*, **20**(4): 217-263.
<https://doi.org/10.1007/s00572-009-0274-x>
- Thebaud V.M., 2012.** Effets des contraintes mécaniques du sol sur la limitation des rendements du tournesol. Thèse de Dctorat. Université de Toulouse. France, 262p.
- Thoen D., et Ducousso M., 1989b.** Mycorrhizal habit and sclerogenesis of *Phlebopus sudanicus* (Gyrodontaceae) in Senegal. *Agriculture, Ecosystems & Environment.*, **28**: 519-523.
- Thomson B.D., Grove T.S., Malajczuk N., et Hardy G.E.S., 1994.** The effectiveness of ectomycorrhizal fungi increasing the growth of *Eucalyptus globulus* Labill. in relation to root colonization and hyphal development in soil. *New Phytol.*, **126**: 517-524.
- Toju H., Yamamoto S., Sato H., Tanabe A.S., Gilbert G.S., et Kadowaki., 2013b.** Community composition of root-associated fungi in a *Quercus*-dominated temperate forest: “codominance” of mycorrhizal and root-endophytic fungi. *Ecology and Evolution.*, **3**(5): 1281-1293.
<https://doi.org/10.1002/ece3.546>
- Tomás A.M.A., 1999.** O declínio do sobreiro e micorrização. Relatório do Trabalho de Fim do Curso de Engenharia de Produção Florestal, Escola Superior Agrária de Castelo Branco. Portugal, 32p.
- Trappe J.M., 2005. A.B. Frank and mycorrhizae: the challenge to evolutionary and ecologic theory. *Mycorrhiza.*, **15**: 277-281. DOI 10.1007/s00572-004-0330-5
- Trichet P., Jolivet C., Arrouays D., Loustau D., Bert D., et Ranger J., 1999.** Le maintien de la fertilité des sols forestiers landais dans le cadre de la sylviculture intensive du pin maritime. *Etud. Gest. Sols.*, **6**: 197-214.
- Trouvelot A., Kough J.L., et Gianinazzi-Pearson V., 1986.** Mesure du taux de Mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. In : Physiology and genetics aspects of mycorrhizae. **Gianinazzi-Pearson V., et Gianinazzi S., Eds, 1st ESM, INRA Press.** Paris, 217-221p.
- Trubat R., Cortina J., et Vilagrosa A., 2010.** Nursery fertilization affects seedling traits but not field performance in *Quercus suber* L. *J of Arid Environ.*, **74**: 491-497.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.10.007>
- Twieg B.D., Durall D.M., Simard S.W., et Jones M.D., 2009.** Influence of soil nutrients on ectomycorrhizal communities in a chronosequence of mixed temperate forests. *Mycorrhiza.*, **19**: 305-316.
- Unestam T., et Sun Y.P., 1995.** Extramatrical structures of hydrophobic and hydrophilic ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza.*, **5**: 301-311.
- Van Der Heijden M.A.G., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglou P., Streitwolf-Engel R., Boller T., et Sanders I.R., 1998.** Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature.*, **396**: 69-72.
- Van Tichelen K.K., et Colpaert J.V., 2000.** Kinetics of phosphate absorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal Scots pine seedlings. *Physiologia Plantarum.*, **110**(1): 96-103.

- Veijalainen A.M., Juntunen M.L., Heiskanen J., et Lilja A., 2007.** Growing *Picea abies* container seedlings in peat and composted forest-nursery waste mixtures for forest regeneration. *Scand J Forest Res.*, **22**: 390-397.
- Veillon S., 1998.** Guide technique de subericulture dans les Pyrénées-orientales. Typologie de peuplement et étude préliminaire. Stage de fin d'étude, FIF- ENGREF. France, 68p.
- Verneyre L., 2007.** Proposition de méthodologie d'évaluation des stocks de carbone des sols dans le projet « Puits de carbone PSA-ONF International » (Fazenda São Nicolau, Mato Grosso, Brésil). Mémoire d'Ingénieur du Génie Rural, des Eaux et des Forêts. ENGREF Centre de Nancy. 87p.
- Veschambre D., Vaysse P., et Espanel G., 1982.** Utilisation de l'écorce de pin maritime comme substrat en culture légumière, *PHM Revue Horticole.*, **226**: 47-50.
- Vodnik D., et Gogala N., 1994.** Seasonal fluctuations of photosynthesis and its pigments in 1-year mycorrhized spruce seedlings. *Mycorrhiza.*, **4**: 277-281.
- Vogt K.A., Edmonds R.L., et Grier C.C., 1981.** Biomass and nutrient concentrations of sporocarps produced by mycorrhizal and decomposer fungi in *Abies amabilis* stands. *Oecologia.*, **50**: 170-175.
- Voiry H., 1981.** Classification morphologique des ectomycorhizes du chêne et du hêtre dans le Nord-est de la France. *Ed. Verlag Paul Parey. Hambourg* unal Berlin, 298p.
- Waligora C., et VIAN J.F., 2010.** RACINES ET SOL : Relation racines et sol : UN MONDE DE COMMUNICATIONS ET D'ÉQUILIBRES. TECHNIQUES CULTURALES SIMPLIFIÉES (TCS). n°57.
- Waligora C., Wipf D., Tetu T., et Bessard C., 2016.** Mycorhizes : Connectés, bien avant tout le monde. *Agronomie, écologie et innovation.*, **89**: 18-27.
- Wallander H., 1995.** A new hypothesis to explain allocation of dry matter between mycorrhizal fungi and pine seedlings in relation to nutrient supply. *Plant Soil.*, **168**(169): 243-248.
- Wallander H., et Nylund J.E., 1991.** Effects of excess nitrogen on carbohydrate concentration and mycorrhizal development of *Pinus sylvestris* L. seedlings. *New Phytologist.*, **119**: 405-411.
- Wallander H., et Nylund J.E., 1992.** Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist.*, **120**: 495-503.
- Wallander H., Johansson U., Sterkenburg E., 2010.** Production of ectomycorrhizal mycelium peaks during canopy closure in Norway spruce forests. *New Phytol.*, **187**(11): 24-34.
- Wan S.P., Yu F-Q., Tang L., Wang R., Wang Y., Liu P-G., Wang X-H., et Zheng Y., 2016.** Ectomycorrhizae of *Tuber huidongense* and *T. liuanum* with *Castanea mollissima* and *Pinus armandii*. *Mycorrhiza.*, **26**: 249-256. <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0663-2>
- Wang B., Qiu YL., 2006.** Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza.*, **16**: 299-363.
- Wang X., Liu J., Long D., Han Q., et Huang J., 2017.** The ectomycorrhizal fungal communities associated with *Quercus liaotungensis* in different habitats across northern China. *Mycorrhiza.*, **27**(5): 441-449. <https://doi.org/10.1007/s00572-017-0762-3>
- Wen Z., Shi L., Tang Y., Shen Z., Xia Y., et Chen Y., 2017.** Effects of *Pisolithus tinctorius* and *Cenococcum geophilum* inoculation on pine in copper-contaminated soil to enhance phytoremediation. *Int. J. Phytoremediation.*, **19**: 387-394.

- William M.C., 2002.** Non-wood forest product from temperate broad-leaved trees. *Non-wood forest*. 15: 137p.
- Wilson B.F., 1977.** Root growth around barriers. *Botanical Gazette journal*, **128**: 79-82.
- Wilson J.M., 1984.** Competition for infection between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, **97**: 427-435.
- Wu B., Nara K., et Hogetsu T., 1999.** Competition between ectomycorrhizal fungi colonizing *Pinus densiflora*. *Mycorrhiza*, **9**: 151-159.
- Wu Q.S., et Xia R.X., 2006.** Arbuscularmycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *J Plant Physiol.*, **163**(4):417-425. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.04.024>
- Xu H., Kempainen M., El Kayal W., Lee S.H., Pardo A.G., et Cooke J.E.K., 2015.** Overexpression of *Laccaria bicolor* aquaporin JQ585595 alters root water transport properties in ectomycorrhizal white spruce (*Picea glauca*) seedlings. *New Phytologist*, **205**: 757-770. <https://doi.org/10.1111/nph.13098>
- Xu M., Zhu J., Kang H., Xu A., Zhang J., et Li F., 2008.** Optimum conditions for pure culture of major ectomycorrhizal fungi obtained from *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in southeastern Keerqin sandy lands, China. *Journal of Forestry Research*, **19**: 113-118.
- Yamada A., Ogura T., et Ohmasa M., 2001.** Cultivation of mushrooms of edible ectomycorrhizal fungi associated with *Pinus densiflora* by in vitro mycorrhizal synthesis. II. Morphology of mycorrhizas in open-pot soil. *Mycorrhiza*, **11**: 67-81. <https://doi.org/10.1007/s005720000093>
- Yamanaka T., 2003.** The effect of pH on the growth of saprotrophic and ectomycorrhizal ammonia fungi *in vitro*. *Mycologia*, **95**: 584-589.
- Yamanaka T., Ota Y., Konno M., et Kawai M., 2014.** The host range of conifer-associated *Tricholoma matsutake*, Fagaceae-associated *T. bakamatsutake* and *T. fulvocasin vitrotaneum* are wider *in vitro* than in nature. *Mycologia*, **106**: 397-406.
- Yessad S.A., 2000.** Le chêne-liège et le chêne dans les pays du méditerrané occidental. *Edition ASBL forêt*. Wallonne, 190P.
- Young S., Pharis R.P., Reid D., Reddy M.S., Lifshitz R., et Brown B., 1991.** PGPR : Is there a relationship between plant growth regulators and the stimulation of plant growth or biological activity ? In : Keel C., Koller B., Défago G., Plant Growth-Promoting Rhizobacteria, Progress and Prospects. *Eds. IOBC, WPRS, XIV.*, **8**: 182-186.
- Zak B., et Marx D.H., 1964.** Isolation of mycorrhizal fungi from roots of individual slash pines. *For.*, **10**: 214-222.
- Zeller W., 1959.** Etude phytosociologique du chêne-liège en Catalogne. Thèse de doctorat. Instituto de Estudios Pirenaicos. ZARAGOZA. 221p.
- Zeraia L., 1981.** Essai d'interprétation comparative de données écologiques, phénologiques et de production subéro-ligneuse dans les forêts de chêne-liège de Provence cristalline.(France Méridionale) et d'Algérie, thèse de Doctorat es sciences. Université d'Aix Marseille, Saint Jérôme, 367p.
- Zeraia L., 1982.** le chêne-liège, phytosociologie, édaphologie, régénération et productivité. *Institut national de la recherche forestière*. 159p.
- Zeraia L., 1982.** le chêne-liège, phytosociologie, édaphologie, régénération et productivité. *Institut national de la recherche forestière*. 159p.

- Zhang S.H., et Romane F., 1991.** Variations de la croissance radiale de *Quercus ilex* en fonction du climat. *Ann. Sci. For.*, **48** : 225-23.
- Zheng W., Morris E.K., et Rillig M. C., 2014.** Ectomycorrhizal fungi in association with *Pinus sylvestris* seedlings promote soil aggregation and soil water repellency . *Soil Biology and Biochemistry.*, **78**: 326-331.
- Zhou Z., Wang C., et LuoY., 2018.** Effects of forest degradation on microbial communities and soil carbon cycling: a global meta-analysis. *Glob Ecol Biogeogr.*, **27**: 110-124.
<https://doi.org/10.1111/geb.12663>
- Zine M., 1992.** Situation et perspectives d'avenir du liège en Algérie. Actes du colloque « les subéraies méditerranéennes ». Vives, 98-107p.

Annexes

Annexe n°1

Méthodes de l'analyse physico-chimique des sols

1. Le pH

Tamiser le sol ou le substrat à 2 mm. Peser 5g de chaque sol/substrats dans des piluliers à agitation, y ajouter 25ml d'eau distillée. Agiter avec un agitateur culbuteur pendant 2h de temps à température proche de 20°C et laisser reposer la solution 24h ensuite mesurer le pH eau au moyen d'un pH mètre.

Tableau 1. L'échelle d'interprétation du pH eau.

pH	Désignation des sols
<4,5	Extrêmement acide
4,5-5,0	Très fortement acide
5,1-5,5	Fortement acide
5,6-6,0	Moyennement acide
6,1-6,5	Faiblement acide
6,6-7,3	Neutre
7,4-7,8	faiblement alcalin
7,9-8,4	Moyennement alcalin
8,5-9,0	Fortement alcalin
> 9,0	Très fortement alcalin

Source : Agriculture et agroalimentaire Canada. Système d'information sur les sols du Canada

2. La conductivité électrique

Tableau 2. Variation de la conductivité électrique en fonction d'un taux de la salinité (DAOUD, 1980)

Classe de salinité des sols	Taux de sels (meq/L)	C.E (mS/cm)
Non salin	<20	< 2
Très faiblement salin	20 – 40	2 – 4
Faiblement salin	40 – 80	4 – 8
Modérément salin	80 – 150	8 – 16
Fortement salin	150	≥ 16

3. Dosage du carbone organique total et la matière organique

Pour déterminer la teneur du sol en matière organique (MO), nous avons utilisé la méthode d'Anne. La MO est oxydée par un mélange de bichromate de potassium et d'acide sulfurique. L'excès de bichromate est titré par le sel de Mohr.

Etapes :

- Peser de 0.1g de sol broyé et tamisé à 2mm dans un Erlen-meyer.
- Y ajouter 10ml de solution bichromate de potassium ($K_2Cr_2O_7$) à 8 % et 15ml d'acide sulfurique pure (H_2SO_4).
- Porter à ébullition douce pendant 5min à partir de la première goutte condensée, puis laisser refroidir.
- Transvaser dans une éprouvette et ajuster à 200 ml avec les eaux de rinçage de l'Erlene
- En prélever 20ml et diluer à 200ml avec de l'eau distillée.

- Ajouter 5 à 7g de FNa et 3 à 4 gouttes de diphénylamine.
- Titrer avec la solution de sel de Mohr 0.2N, la solution de couleur brun noirâtre, virera au vert. On en obtient alors X ml.
- Préparer un témoin en suivant les mêmes étapes sans mettre le sol.

Calcul :

Pour calculer le pourcentage du carbone nous avons utilisé la relation suivante :

$$C \% = (n - n') \times 0.615$$

n : correspond à la quantité de sel de Mohr utilisée lors du titrage du témoin (ml)

n' : correspond à la quantité de sel de Mohr correspondant à l'échantillon

0.615 mg C : Coefficient de correction d'Anne.

Pour passer du taux de carbone organique au taux de matière organique, on utilise le coefficient multiplicateur 1.72 qui n'est pas parfaitement adapté à toutes les matières organiques notamment forestières. Par conséquent, ceci rend les résultats de la matière organique assez approximatifs, elle est obtenue par la relation suivante :

$$MO \% = C \% \times 1.724$$

Tableau 3. Classification des sols d'après leur teneur en matière organique (SOLTSER-1981)

% de la M O	Appréciation
< 1	Extrêmement faible
1 - 1,5	Très faible
1,5 - 2,5	Faible
2,5 - 3,5	Moyen
3,5 - 4,5	Moyennement élevé
4,5 - 5	Élevé
> 5	Très élevée

4. La porosité totale p %

La porosité totale est définie comme égale à :

Da : densité apparente

Dr : densité réelle

$$P_t \% = (1 - Da / Dr) \times 100$$

4.1 Densité apparente

Pour déterminer la densité apparente, il suffit de peser un agrégat de terre de chaque échantillon préalablement desséché (P₀) à l'étuve pendant 24 h à 105 °C, le rattacher à un fil puis de le tremper dans de la paraffine. On pèse à nouveau lorsque la paraffine est sèche (P₁), puis on mesure le volume de l'agrégat enrobé de paraffine (V) en le plongeant dans l'eau et en mesurant le volume d'eau déplacée.

Si P₀ : poids de l'agrégat sec

P₁ : poids de l'agrégat sec + paraffine

P₁ - P₀ = poids de la paraffine (P_{par}), d'où v = volume de la paraffine, sachant que la densité de la paraffine est égale à 0.9. $v = P_{par} / 0.9$

V = volume de l'agrégat + paraffine

V₀ = V - v = volume de l'agrégat

Et la densité apparente Da = P₀ / V₀

La mesure du volume s'effectue commodément en plongeant l'agrégat de terre dans un bécher de 250 ml muni d'une tubulure latérale, qui permet de déverser l'eau déplacée dans une burette de 100 ml au 1/10^{ème}.

4.2 Densité réelle

On pèse une fiole de 100 ml pleine d'eau distillée (P₀)

Jeter l'eau distillée et dans la même fiole mettre 5 g de sol, puis compléter le volume jusqu'à 100 ml d'eau distillée. Peser à nouveau (P₁)

Mettre au bain Marie jusqu'à disparition des bulles de gaz. Peser (P₂).

Calcul :

$$D_r = M / V \quad V = P_2 - P_0, M = \text{masse du sol (5 g)}$$

5. Dosage du calcaire total (CaCo3) :

Mettre dans un Erlen-meyer 5g de sol tamisé à 2mm. Ajouter 50 ml d'Hcl à 0.5 N et couvrir l'Erlen. Laisser refroidir après une ébullition de 5min à partir de la première goutte condensée. Filtrer la solution et laver le filtrat avec l'eau distillée pour lessiver l'Hcl. Déterminer la quantité d'Hcl qui ne réagit pas avec le CaCo3 en ajoutant quelques gouttes de phénolphtaléine. Titrer la solution avec le NaOH à 0.25 N. On utilise la relation suivante pour déterminer la teneur de sol en CaCo3 :

$$\text{CaCo3} = 5 \times [(50 \times \text{normalité de Hcl}) - (\text{quantité de NaOH utilisé} \times \text{normalité de NaOH})] / 5 \text{ g (poids du sol)}$$

Tableau 4. Normes d'interprétation du taux du calcaire du sol (proposées par GEPPA in BAIZE, 1988).

Taux du calcaire %	appréciation
< 1	Non calcaire
1 à 5	Peu calcaire
5 à 25	Modérément calcaire
25 à 50	Fortement calcaire
50 à 80	Très fortement calcaire
> 80	Excessivement calcaire

6. Le calcaire actif

Peser avec précision 10 g de sol passé au tamis de 2 mm et les introduire dans un flacon à agitation. Ajouter 250 ml d'oxalate d'ammonium 0.2N. Agiter pendant 2 heures à l'agitateur. Filtrer en rejetant les premiers ml du filtrat, dans des fioles jaugées à 100 ml. Prélever 10 ml du filtrat à la pipette et verser dans un bécher de 400 ml. Ajouter 10 ml de H₂SO₄ concentré et 100 ml de H₂O distillée. Titrer l'excès d'oxalate d'ammonium par le permanganate de potassium 0.1N MnO₄k jusqu'à la coloration rose, soit n' ml de MnO₄k. Titrer dans les mêmes conditions 10 ml de la solution d'oxalate d'ammonium, soit n ml de MnO₄k.

La différence entre les deux titrages correspond à la quantité de calcium du carbonate ayant réagi sur l'oxalate d'ammonium.

$$\text{CaCO}_3 \text{ actif \%} = (n - n') \times 12.5$$

Tableau 5. Normes d'interprétation des teneurs en calcaire actif

Calcaire actif en %		5	10	20
Le sol est	Faible	Assez élevé	Élevé	Très élevé

7. La texture :

- Prendre une petite quantité de sol (entre 50 et 100g), l'imbiber d'eau au goutte à goutte tout en mélangeant jusqu'à ce que la pâte devienne luisante et glisse doucement à l'inclinaison de la capsule.

- Peser une capsule vide (P0).
- Prendre une petite quantité de pâte (sol mouillé), la mettre dans la capsule puis repeser (P1).
- Mettre à l'étuve pendant 24h à 105°C.
- Peser une troisième fois la capsule à la sortie de l'étuve (P2). Le poids correspond donc au poids de la capsule vide + le poids du sol sec.

Calcul:

Pour calculer le pourcentage d'humidité on utilise la formule suivante :

$$H (\%) = \frac{(P1 - P0) - (P2 - P0)}{P1 - P0} \times 100$$

- Enfin comparer H% au tableau ci-dessous pour déterminer la texture

Tableau 6. Échelle de la texture (Soltser, 1981).

Pourcentage d'humidité (%)	Texture
<12	Sableuse
12 – 24	Sablo-limoneuse
24 – 37.5	Limono-sableuse
37.5 – 45	Limono-argileuse
45 – 75	Argilo-limoneuse
>75	Argileuse

Tableau 7. Norme d'interprétation du potassium en ppm

K ₂ O échangeable (ppm)	Interprétation
< 60	Très faible
60-100	Faible
100-180	Bien pourvu
180-300	Elevé
> 300	Très élevé ou toxique

Tableau 8. Norme d'interprétation du phosphore en ppm (Méthode Joret-Hébert)

Phosphore en ppm	Niveau
< 100	Très faible
100 à 140	Faible
140 à 180	Médiocre
180 à 220	Normal
> 220	Elevé

Tableau 9. Norme d'interprétation de l'azote total en % (selon la méthode Kjeldahl)

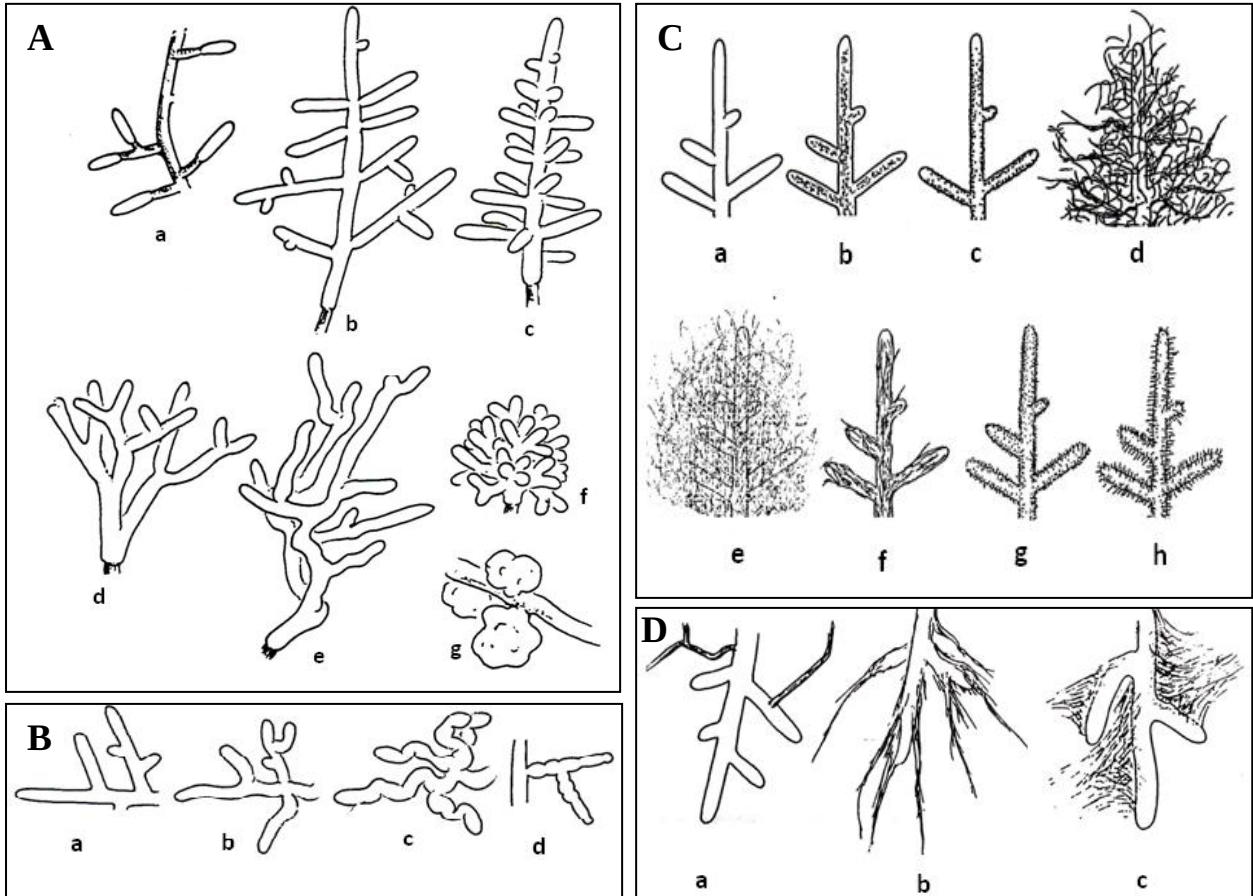
Azote total %	Interprétation
<0,05	Très faible
0,05-0,09	Faible
0,1-0,15	Moyenne
>0,15	Élevée

Tableau 10. Relation entre le rapport C/N des résidus organiques, la minéralisation et la disponibilité de l'azote pour les plantes (QRAAQ, 2005).

C/N	Niveau de minéralisation	Disponibilité de l'azote
< 10	Forte minéralisation	Élevée à très élevée
10-20	Bonne minéralisation	Bonne à élevée
20-60	Faible minéralisation	Faible à négative
60-100	Faible immobilisation	Très faible à négative
> 100	Forte immobilisation	Négative

Annexe n°2

Critères morphologiques des ECM



Critères morphologique des ECM

A. Type de ramifications : (a) simple, (b) monopodiale pennée, (c) monopodiale pyramidale, (d) dichotomique, (e) irrégulièrement pennée, (f) coralloïde, (g) tuberculée. **B. Formes des extrémités non ramifiées :** (a) droite (linéaire), (b) sinueuse (courbée), (c) tortueuse, (d) perlée. **C. Aspects de la surface du manteau :** (a) lisse, (b) réticulée (verruqueuse), (c) grenue, (d) laineuse, (e) cotonneuse, (f) filandreuse ou filamenteuse (remplie de fibres ou de cordons), (g) courtes épines, (h) longues épines. **D. Points de connexion des rhizomorphes au manteau :** (a) point distinct, (b) oblique, (c) en éventail. (Agerer, 1987-2006).

Annexe n° 3

Description morpho-anatomique des morphotypes ectomycorhiziens associés aux plants du chêne liège

1. Description de l'ECM 1 *Cenococcum geophilum*

1.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – d de la planche 1.

Le système mycorhizien est simple à rarement monopodial-penné, parfois avec des débris de sol adhérents. Les extrémités non ramifiées sont droites avec des pointes cylindriques à légèrement claviformes. Surface du manteau grenue et hirsute de couleur noire luisante. Le mycélium frangeant est noir luisant avec une nuance bronze sous l'effet de la lumière, le sclérote est concolore au manteau, peut apparaître également enveloppé de débris de sol et peut perdre ses hyphes émanantes à maturité. Les rhizomorphes sont absents.

1.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures e – m de la planche 1.

- du manteau en vue de plan

Le manteau en vue de plan est généralement plectenchymateux mais évolue vers une organisation pseudoparenchymateuse dans les couches plus profondes, les cellules hyphales sont angulaires d'un marron foncé avec des parois épaisses lisses et mélanisées. Les septa sont visibles et on remarque même certaines hyphes plus ou moins courtes, émanants du manteau très septées sans boucles, se terminant par des inflations ampullacées. Les couches externes du manteau sont caractérisées par des hyphes arrangées selon le motif de distribution type G "en étoile", elles sont orientées selon une disposition radiale, loin du centre elles sont parallèles très serrées, les cellules sont rectangulaires allongées et assez mince, cytoplasme marron foncé à parois très pigmentées lisses et épaisses. Les couches médianes du manteau sont également plectenchymateuses avec des hyphes angulaires plus larges et moins allongées, le motif "en étoile" est toujours conservé. Les couches internes du manteau montrent une transition vers le pseudoparenchyme avec des cellules toujours angulaires mais moins régulières, plus larges, courtes et de couleur moins sombre.

- des éléments émanants

Les hyphes émanantes sont soit droites soit frisées, très septées et sans boucles, de diamètres différents, cytoplasme coloré d'un brun foncé à clair, à parois épaisses de surface lisse ou verruqueuse. On peut observer des ramifications dichotomiques, certaines sont à terminaison enflée de forme ampullaire, il existe certaines hyphes qui présentent une enflure entre deux septa, les anastomoses et les rhizomorphes sont absents.

2. Description de l'ECM 2

2.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – l de la planche 2.

Le système mycorhizien est souvent ramifié, rarement simple à ramification monopodiale-pennée à irrégulièrement pennée. Les extrémités non ramifiées sont sinueuses à tortueuses, la forme des extrémités distales est cylindrique à légèrement fuselée, la surface du manteau fongique est rugueuse et montre un feutrage blanc-argenté brillant qui consiste en un nette réseau d'hyphes lâchement enchevêtrées, cette surface est blanc-argenté brillante en raison de l'air enfermé entre les hyphes du manteau externe, hydrophobe, elle prend la couleur marron clair jaunâtre à foncé (brun ocre) lorsque les ECM sont jeunes et change en fauve ou ecchymose (bleu, violet, noir) à maturité et ceci quand l'air est éliminé de l'espace inter-hyphal du manteau ou déplacé par l'eau, un voile d'hyphes émanantes blanchâtre-argenté à la surface pouvant parfois relier les ramifications latérales, des particules de sol sont parfois attachées à la surface. Rhizomorphes abondants atteignant une grosseur élevée à l'état vieux, cotonneux ou chevelus, blanchâtre-argenté ou crème blanchâtre à jaunâtre, fréquemment ramifiés, émergeant de plusieurs parties de la mycorhize mais souvent de l'extrémité proximale, les plus jeunes souvent lisses avec uniquement peu d'hyphes émanantes. Sclérotas non observés.

2.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures m – z de la planche 2.

- **du manteau en vue de plan**

Le manteau en vue de plan est plectenchymateux dans toutes les couches. Toutes les hyphes sont incolores à cytoplasme parfois légèrement jaunâtre terne sinon incolore, à parois cellulaires incolores assez minces et lisses. Elles sont septées sans boucles de connexion, ramifiées en forme d'Y avec des anastomoses ouvertes sans pont, rarement avec un pont. Certaines parties de la surface du manteau sont recouvertes de peu de débris de sol et d'un réseau hyphal lâche sans motif de distribution perceptible, hyphes se terminant parfois par des inflations ampullacées et on note l'émanation de peu de cystides claviformes ou fusiformes. Les couches externes du manteau consistent en un plectenchyme assez dense d'hyphes très ramifiées dichotomiquement et assez larges, toujours allongées à surface lisse, sinueuses avec une organisation dominante de type-anneau (type A à B selon (Agerer, 1987-2006)). Les couches médianes du manteau présentent toujours un plectenchyme, plus compact, avec des hyphes légèrement plus larges, fortement ramifiées, enchevêtrées conservant le motif en anneau. Les couches internes du manteau sont plectenchymateuses avec des hyphes de formes plus irrégulières à légèrement lobées et tortueuses immergées dans une matrice gélatineuse sur des surfaces très restreintes, sans motif régulier, la couche la plus profonde du manteau interne permet d'observer le réseau de Hartig entre les cellules corticales.

- **des éléments émanants**

Les hyphes émanantes sont abondantes à la surfaces du manteau, formant un réseau lâche à sa surface, droites à courbées, parfois se terminent par des enflures, incolores, septa simples sans boucles, ramifiées dichotomiquement en forme d'Y. Les rhizomorphes atteignent un diamètre élevé à maturité, ils sont compacts mais présentent des hyphes marginales abondantes. Ces rhizomorphes sont ramifiés, fortement différenciés avec des hyphes centrales élargies, parfois ramifiées, présentant des inflations ampullacées sur les deux côtés des septa (type E) ou comme des vaisseaux (type F), les hyphes périphériques sont isodiamétriques, nettement plus fines. Les jeunes rhizomorphes, fins, sont constitués d'hyphes arrangées parallèlement, légèrement différenciés (type C) avec des hyphes centrales plus larges présentant des inflations au niveau des septa, et parfois des ramifications. Les cystides émanantes de la surface du manteau sont infréquentes, de formes et de tailles différentes, inflations fusiformes, claviformes ou ampullacées, de parois très épaisses légèrement jaunâtres à incolores, lisses.

3. Description de l'ECM 3

3.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – g de la planche 3.

Le système mycorhizien est irrégulièrement penné à monopodial-pyramidal. Les extrémités non ramifiées sont droites ou sinueuses à légèrement tortueuses, les extrémités distales sont cylindriques à légèrement fuselées. La surface du manteau est de couleur blanc-argenté violâtre en raison de l'air enfermé entre les hyphes du manteau externe, elle change en couleur fauve précisément brun roux ou violet avec l'âge quand l'air est évacué de l'espace inter-hyphal du manteau ou déplacé par l'eau, surface hydrophobe. Les extrémités non ramifiées sont de la même couleur, les pointes plus foncé avec une teinte violâtre à brunâtre. Les ectomycorhizes à l'état jeune sont complètement entourées d'un dense voile de mycélium en forme d'éventail, de couleurs variables, blanchâtre à crème terne blanchâtre à jaunâtre à brun doré. Les rhizomorphes sont très fréquents, connectés à la partie médiane ou distale du manteau, blancs ou crème violâtre et peuvent aller jusqu'au marron foncé, fréquemment ramifié à ramification bifurquée, forme en section transversale arrondie pour les rhizomorphes compacts jeunes et dont la marge est lisse et aplatie pour ceux qui sont plus mûres lâches et avec beaucoup d'hyphes émanantes ressemblant à un éventail. Le mycélium et les rhizomorphes sont caractérisés par de remarquables agrégats de cristaux blancs à leur surface.

3.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures h – y de la planche 3.

- **du manteau en vue de plan**

Le manteau en vue de plan est plectenchymateux sur toutes les couches, les cellules du manteau sont parfois incolores avec des membranes jaunâtres, comme elles peuvent être brun terne à ocre jaunâtre avec des parois plus foncées et lisses. Le diamètre des hyphes et l'épaisseur des parois sont variables. On remarque la présence de septa simples avec boucles parfois allongées. La surface du manteau en plus des cristaux de formes et de tailles irrégulières, est recouverte d'un réseau d'hyphes arrangées irrégulièrement sans motif discernable et ramifiées dichotomiquement ou en angle droits avec des septa et des boucles, les hyphes présentent des inflations ampullacées à leurs extrémités distales. Les couches externes du manteau sont lâchement plectenchymateuses. Elles présentent quelquefois un motif en anneau (type A) qui consiste en des hyphes allongées courbées, fortement ramifiées en y ou en angles droits, très septées avec des boucles, de diamètres assez élevés, de surface lisse, à parois peu épaisses, on note la présence de beaucoup d'anastomoses ouvertes sans ponts

ou avec des ponts courts. Les couches moyennes et internes du manteau sont densément plectenchymateuses qui forment des cellules plus allongées et moins larges, sinueuses très ramifiées en y et très septées, quelquefois légèrement lobées à même tortueuses. Le motif d'organisation type-anneau se manifeste toujours. Certaines hyphes présentent infréquemment des inflations ampullacées au niveau des septa, certaines croissent en parallèle, d'autres sont remarquablement de gros diamètres.

- des éléments émanants

Les hyphes émanantes sans incolores, membraneusement jaunâtres et à parois plus ou moins épaisses, peuvent parfois prendre la couleur brun jaunâtre, présentent des diamètres inégaux, la plupart sont fines, lisses avec des cloisons et des boucles de connexion, certaines de ces boucles sont allongées, les anastomoses sont ouvertes avec des ponts courts pas très fréquents ou pas très visibles, les ramifications sont fréquentes, dichotomiques ou en angles droits. Les jeunes rhizomorphes ne sont pas différenciés (types A), hyphes de diamètres uniformes, assez lâchement tissées avec beaucoup d'hyphes qui émanent des marges ; tandis que les plus mûres sont légèrement différenciés (type C) avec quelque peu d'hyphes élargies, tissées de manière compacte avec des marges assez lisses ou lâche avec des marges chevelues montrant des hyphes à extrémités distales de forme claviformes à la surface, les hyphes des rhizomorphes sont ramifiées en y avec des boucles sur chaque branche de la bifurcation. Les hyphes émanantes tout comme les rhizomorphes sont souvent partiellement recouverts de cristaux brillants et de spores de couleur ocre jaunâtre.

4. Description de l'ECM 4

Cette ectomycorhize de couleur jaune vif est caractérisée par un manteau fongique constitué d'un réseau d'hyphe très lâchement connectées, et dont la dénaturation est très rapide, d'où la nécessité de l'observer immédiatement après son extraction du sol.

4.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – h de la planche 4.

Le système mycorhizien est irrégulièrement monopodial-penné à monopodial-pyramidal, les extrémités non ramifiées sont droites ou sinueuses à légèrement tortueuses, avec des pointes cylindriques peu fuselées. La surface du manteau est formée d'un réseau d'hyphe lâchement entremêlées de couleur jaune vif et peut aller à un mélange d'hyphes jaune clair et blanchâtre-argenté et ce lorsque l'air est emprisonné dans l'espace inter-hyphal, surface hydrophobe, ensuite elle prend la couleur brun ocre à brun foncé quand l'air est évacué, le manteau à l'état intacte n'est pas ou peu entouré de mycélium frangeant or, ce réseau jaune très fragile se dénature rapidement après isolement et au contact de l'eau, des filaments mycéliens apparaissent autour des parties anciennes. Rhizomorphes très fréquents, originaires de la base (partie proximale) des extrémités non ramifiées, même couleur du manteau, jaune vif à jaune clair, ramification dichotomique, section circulaire et marges légèrement à parfois très chevelues, ils sont différenciés. Les sclérotés attachés au rhizomorphes, sont peu fréquents et de la même couleur.

4.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures i – v de la planche 4

- du manteau en vue de plan

Le manteau est plectenchymateux dans toutes les couches avec des cellules hyphales allongées, membraneusement et plasmatiquement marron jaunâtre, les parois sont épaisses et lisses. La couche la plus externe est gélatineuse et montre un réseau lâche d'hyphes fréquemment ampullacées, septées et avec des boucles, ramifiées dichotomiquement et on note souvent un septum et une boucle à chaque début de ramification. Les couches externes du manteau sont plectenchymateuses constituées par un réseau d'hyphes assez lâchement entrelacées sans motif de distribution discernable (type B), cellules allongées, brun jaunâtre, parois assez épaisses et lisses. Les couches moyennes du manteau sont plectenchymateuses, hyphes sinueuses et arrangées en anneaux, insérées dans une matrice gélatineuse brun jaunâtre à rougeâtre, les couches internes du manteau présentent toujours un plectenchyme avec des cellules de formes irrégulières, très lobées à tortueuses, jaune clair à ocre, certaines hyphes croissent parallèlement.

- Des éléments émanants

Les hyphes émanantes fines, sont incolores à membranes jaunâtres et parois minces, peuvent parfois prendre la couleur brun-clair avec des parois plus foncées, lisses avec des septa et des boucles et des cellules terminales à inflations ampullacées. Les rhizomorphes âgés apparaissent enroulés comme des cordons différenciés avec des hyphes périphériques très mince et des hyphes centrales plus élargies (type D) avec des inflations peu prononcées au niveau des septa et des boucles, des cellules hyphales distales ampullacées émanant de la surface du rhizomorphe, les rhizomorphes plus jeunes apparaissent moins différenciés (C), généralement lisse et parfois des hyphes se dégagent de leur surface qui leur donnent l'aspect chevelu, les hyphes plus larges sont distribuées aléatoirement très bulbeuses au niveau des septa bouclés. On note l'absence de cystides.

5. Description de l'ECM 5

5.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – e de la planche 5

le système mycorhizien est monopodial-pyramidal. Les extrémités non ramifiées sont obtuses parfois cylindriques, droites ou légèrement courbées. La surface du manteau est grenue ou légèrement filamenteuse et certaines parties du manteau fongique sont recouvertes de courtes épines rigides comparables à des aiguilles droites hyalines presque incolores visibles sous le stéréoscope qui sont des cystides. Le système mycorhizien jeune est ocre jaunâtre s'assombrissant en brun-orange à pointes marron foncé. Cette mycorhize est entourée d'un mycélium fin qui n'est pas dense, incolore à crème blanchâtre, légèrement cotonneux ou filamenteux.

5.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures f – p de la planche 5

- du manteau en vue de plan

Le manteau est pseudoparenchymateux continu sur toutes les couches. Les couches externes présentent des cellules hyphales de formes irrégulières, le plus souvent épidermoïdes (puzzle-like) avec des portions de cellules arrondies à enflées à lobées, de tailles différentes, de couleur ocre ou brun terne, ou incolores à parois plus ou moins épaisses, jaunâtres qui apparaissent le plus souvent sombres, surface lisse. La surface du manteau la plus externe est tapissée d'un réseau d'hyphes de gros diamètres, à parois épaisses et lâchement insérées dans une couche de matrice gélatineuse ocre jaunâtre de laquelle émergent les cystides (manteau type Q). Ce réseau d'hyphes peut transgrader en des hyphes émanantes qui se caractérisent parfois par des cellules hyphales distale gonflées. Les couches moyennes du manteau consistent en des cellules irrégulièrement épidermiques à partiellement ou complètement angulaires. Les couches internes à cellules épidermiques plus régulières, de diamètres presque uniformes et plus petits.

- des éléments émanants

Hyphes émanantes hyalines à brun très clair pour celles qui sont directement liées au manteau, avec des parois jaunâtre d'une épaisseur considérable qui leur donne la couleur sombre, peu septées. Les cystides à la surface du manteau de forme subulée c-à-d qui est allongée et effilée, présentent 1 à 3 septa avec 1 généralement au dessus de leur base, droites non ramifiées et fines, à pointes lisses ou légèrement verruqueuses à parois légèrement épaisses.

6. Description de l'ECM 6

6.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – f de la planche 6

Système mycorhizien simple, monopodial-pyramidal ou dichotomique, souvent formé en groupes denses, surface du manteau lisse ou légèrement rugueuse, exceptionnellement couverte d'hyphes émanantes pas très abondantes qui se condensent particulièrement sur les extrémités distales, de coloration crème à brunâtre, cotonneuses ou filamenteuses, auxquelles s'attachent des débris de sol. Extrémités non ramifiées droites à courbées, et les extrémités distales sont soit cylindriques soit quelques fois gonflées et occasionnellement légèrement fuselées. Manteau Jaune clair à jeune âge, les parties proximale et distale s'assombrissent avec l'âge et on remarque une sorte de film (couche mince) noirâtre qui recouvre les parties les plus anciennes de l'ectomycorhize. La surface du manteau n'est pas transparente et les cellules corticales ne sont pas visibles. Les rhizomorphes sont absents et les sclérotas ne sont pas observés.

6.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures g – l de la planche 6

- du manteau en vue de plan

Le manteau présente un pseudoparenchyme continu dans toutes les couches. Les couches externes, médianes et internes, sont tellement analogues qu'il est difficile de les distinguer. La surface du manteau est fortement gélatineuse, ocre jaunâtre à olivâtre, parfois entourée d'un réseau d'hyphes lâche, des particules de sol sont occasionnellement observées. Les couches externes du manteau sont caractérisées par un pseudoparenchyme compact, à cellules angulaires presque isodiamétriques et de forme régulières qui sont complètement ou partiellement incluses dans cette matrice gélatineuse (type L), cytoplasme incolore à jaunâtre pâle, septa et parois minces à légèrement épais, de couleur jaunâtre apparaissant sombres, montrant régulièrement et fréquemment le motif de distribution "en étoile", boucles absentes. Les couches médianes et internes sont formées de cellules angulaires plus régulières.

- des éléments émanants

Les hyphes émanantes sont incolores, à bases cylindriques, très septées sans boucles. Celles qui sont étroitement liées au manteau, forment des cellules plus courtes en raison des septa rapprochés, surface lisse, fortement ramifiées, ramification dichotomiques, extrémités simple ou occluses, les cellules d'hyphes souvent gonflées se rétrécissent au niveau des cloisons. Rhizomorphes et cystides absents.

7. Description de l'ECM 7

7.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – j de la planche 7

Le système mycorhizien est simple, monopodial-penné ou pyramidal. La surface du manteau est généralement rugueuse, quant aux apex sont parfois épineux dus à la présence de cystides avant l'altération du manteau fongique. Les parties proximales des extrémités non ramifiées sont marron foncé à noirâtre et les parties distales sont ocre-jaune à brun clair ou crème et elles sont luisantes. Les extrémités non ramifiées sont droites ou courbées et les extrémités distales sont soit cylindriques soit quelques fois gonflés et parfois même légèrement fuselées. Les rhizomorphes et les sclérotas ne sont pas observés. Le mycélium frangeant est dense et montre deux types d'hyphes de formes et de couleurs différentes : le premier résulte de l'éclatement du manteau apical qui est très dense uniquement au niveau de l'apex, de couleur crème ou ocre-jaune, le deuxième type des hyphes est très dense également recouvre une partie plus importante de l'extrémité de l'ectomycorhize, de couleur bronze, rappelle l'aspect de cierges magiques (Sparklers) ou un pissenlit.

7.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures k - d' de la planche 7

- du manteau en vue de plan

Les couches du manteau sont distinctes et différentes par l'organisation des hyphes. Ces dernières sont membraneusement et plasmatiquement brunâtres, les parois cellulaires sont autant épaisses que les septa, lisses. Les couches externes du manteau sont pseudoparenchymateuses à cellules angulaires à arrondies mais avec une dominance des cellules arrondies, elles sont courtes et à diamètre élevé, parois épaisses à surfaces lisses, on observe rarement le motif de distribution type-étoile ou type-rosette. Ces cellules hyphales sont maintenues à la surface par un réseau grossier d'hyphes, de formes irrégulières, très septées sans boucles et ramifiées en "y" formant un plectenchyme lâche, se terminant par des inflations ampullacées et d'autres parts portent des cystides proéminentes (manteau type H/P selon Agerer, 1987-2002). Les cellules de ce réseau hyphal superficiel sont de diamètres irréguliers et variables, habituellement élevés. Elles sont courtes en raison des septa fréquents, cylindriques à gonflées ou irrégulièrement arrondies se rétrécissant au niveau des septa, les parois sont épaisses, parfois rugueuse, elles sont intégrées dans une couche fine de matrice gélatineuse de coloration brun rougeâtre qui remplit certains espaces entre les cellules. Les couches médianes formées par un pseudoparenchyme compact, le motif en forme d'étoile est bien prononcé et les cellules sont de plus en plus angulaires. Les couches internes du manteau présentent toujours un pseudoparenchyme très compact avec des cellules plus géométriques que celles des couches précédentes presque isodiamétriques, distribuées en étoiles.

- des éléments émanants

les hyphes qui sont étroitement liées à la surface du manteau, sont articulées ceci signifie qu'elles sont extrêmement septées sans boucles, cellules courtes et plus gonflées, les diamètres des hyphes sont élevés mais pas uniformes, ils sont légèrement réduits au niveau des septa, parois cellulaires très épaisses, couleur brun clair à foncé rougeâtre, surface lisse, ramifications dichotomiques souvent distantes du septum, Extrémités distales cylindrique simples à l'exception de certaines. Les anastomoses ne sont pas observées.

Deux formes différentes de mycélium extramatriciel se distinguent :

- le mycélium filamenteux qui résultent de l'éclatement du manteau apical, formé par des hyphes septées à cellules allongées en raison des septa éloignés, assez épaisses, parois cellulaires épaisses jaunâtres à incolores, surface parfois lisse complètement recouverte de particules de sol et de spores et parfois complètement recouverte d'incrustations verruqueuses, ces hyphes sont parfois ramifiées et sont anastomosées présentant des anastomoses ouvertes (type D) distinctes avec un pont hyphal long. Extrémités distales cylindrique simples ou gonflée. Apparition de pores au centre de quelques cloisons des hyphes incrustées, ce sont les septa de dolipore caractéristiques des Basidiomycètes.

- hyphes droites très ramifiées dichotomiquement ou le plus souvent en angle droits formant un réseau dense cotonneux ou laineux, septées sans boucles, à terminaisons fermées fusiformes, cellules plus ou moins allongées, diamètre très faibles (très fines), parois épaisses, cytoplasme de couleur ocre jaunâtre clair avec des parois jaunâtres à verdâtres, surface lisse.

Les cystides sont infréquentes, ont des structures différentes : en forme de bouteille à cou courbé (type C), de forme claviforme large ou ampullacée, septum à la base du gonflement, assez brunâtres.

8. Description de l'ECM 8

8.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – d de la planche 8

Le système mycorhizien est simple, monopodial-penné à pyramidal. La surface du manteau est granulaire recouvertes d'un mycélium extramatriciel laineux, assez dense, couleur crème à ocre à bronze, la couleur du manteau est ocre-orangé à brun-muscade. Les extrémités non ramifiées sont droites ou courbées (en forme de massue) avec des extrémités distales cylindriques ou quelques fois légèrement fuselées, légèrement plus foncées et luisantes. Les parties les plus anciennes de la mycorhize prennent une coloration plus foncée. Les rhizomorphes sont absents.

8.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures e – v de la planche 8

- du manteau en vue de plan

Le manteau est pseudoparenchymateux sur toutes les couches, Les couches externes montrent une masse gélatineuse brun jaunâtre qui s'insère entre les cellules angulaires à légèrement arrondies où domine le motif "en étoile" ou "en rosette". Les cellules du manteau externe sont maintenues vers l'extérieur par un réseau hyphal lâchement arrangé en forme d'étoile (manteau type P), avec des hyphes assez larges qui sont connectées par des hyphes cylindriques allongées beaucoup moins larges ; des cellules enflées ramifiées sur tous les côtés très remarquables, forment extraordinairement le centre des étoiles hyphales.

Ce réseau hyphal superficiel peut contenir deux sub-couches distinctes : la sous-couche externe précédemment décrite et la sous-couche interne plus compacte avec des cellules ovales gonflées, arrondies ou de formes irrégulières qui évoluent progressivement vers le pseudoparenchyme. Les cellules du vrai manteau et les hyphes du plectenchyme externe sont plasmatiquement et membraneusement brun jaunâtre, sans boucles, à parois peu épaisses, les hyphes sont fortement ramifiées. Les couches médianes disposent de cellules angulaires irrégulières, le motif d'étoile tend à disparaître et évoluent vers des cellules plus irrégulières qui forment les couches internes du manteau, à parois gélatineuses épaisses. On note la présence d'hyphes sinueuses qui évoluent parallèlement formant des anneaux.

- des éléments émanants

Les hyphes émanantes sont assez épaisses, légèrement tortueuses et frisées, très septées sans boucles de connexion, cytoplasme très pigmenté et granulé de couleur brun foncé à brun terne, parois jaunâtres à marron, assez épaisses à surfaces lisses. Les hyphes sont très ramifiées le plus souvent en forme d'y ou en angle droit, à extrémités distales parfois occluses et enflées et parfois cylindriques simples, anastomoses fréquentes ouvertes à pont court ou long (type D). Cependant, les hyphes qui surmontent la surface du manteau présentent une morphologie particulière : diamètre élevé, septa et parois assez fins à surface lisse, extrêmement septées sans boucles et fortement ramifiées par dichotomie ou trichotomie, cellules plus courtes de formes ovales gonflées, cylindriques ou triangulaires, et parfois irrégulières, elles donnent l'aspect d'une pomme de la main en raison des ramifications multiples, cellules rétrécies au niveau des cloisons, anastomoses rares fermées par un simple septum (type B). Rhizomorphes et cystides absents.

9. Description de l'ECM 9

9.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – f de la planche 9

Le système mycorhizien est simple ou monopodial-pyramidal, lisse sans hyphes émanantes notables ni rhizomorphes, souvent nombreuses particules de sol sont attachées à sa surface. Les extrémités non ramifiées sont droites ou courbées et les extrémités distales sont fuselées, d'un jaune clair à l'état jeune, à ocre jaunâtre à brunes avec l'âge, les pointes plus âgées sont brun foncé à noirâtres, luisantes. La surface des extrémités non ramifiées est réticulée et montre un aspect maillé comme un filet, surface du manteau transparente, cellules corticales visibles.

9.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures g – n de la planche 9

- du manteau en vue de plan

Les cellules du manteau sont plasmatiquement incolores à ocre jaunâtre très terne, à parois minces à moyennement épaisses, jaunâtres qui apparaissent foncées. La surface du manteau est recouverte de particules de sol. Les couches externes du manteau sont pseudoparenchymateuses, avec des cellules de formes et de tailles irrégulières et variables à dominance angulaire à quelques unes légèrement arrondies (type L selon Agerer, 1987-2006), septa aussi épais que les parois cellulaires, boucles absentes. Les couches médianes présentent des cellules angulaires à arrondies, plus larges que celles des couches précédentes. Les couches internes du manteau présentent un type transitionnel entre le pseudoparenchyme et le réseau de Hartig dont les cellules apparaissent de tailles plus petites, de formes irrégulières angulaires à lobées (c-à-d avec des excroissances comme des lobes), à parois droites ou ondulées à festonnées, certaines parois cellulaires sont rougeâtres partiellement épaissies, cellules corticales facilement visibles.

- **des éléments émanants**

Les hyphes émanantes sont très rarement présentes, incolores, septa sans boucles, peuvent montrer des extrémités distale enflées. Rhizomorphes et cystides absents.

10. Description de l'ECM 10

10.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – e de la planche 10

Le système mycorhizien est très souvent simple, parfois monopodial-penné à irrégulièrement penné. Surface du manteau souvent lisse sinon légèrement grenue, recouverte partiellement de particules de sol et de mycélium extramatriciel cotonneux pas dense. Les extrémités des ectomycorhizes simples (non ramifiées), sont obtuses avec des pointes fusiformes, elles peuvent être droites à légèrement sinueuses avec des pointes cylindriques à légèrement fusiformes (en forme de massue). Dans le cas des ectomycorhizes ramifiées, les extrémités non ramifiées sont fréquemment courtes, droites à sinueuses et les extrémités distales sont rarement cylindriques, quelques fois gonflés et souvent légèrement fuselées. La couleur des extrémités non ramifiées est jaune clair blanchâtre à jeune âge, ocre brunâtre (chamois) à maturité et les pointes sont luisantes, prennent une coloration sombre avec l'âge.

10.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures f – i de la planche 10

- **du manteau en vue de plan**

Toutes les couches du manteau sont pseudoparenchymateuses avec des cellules angulaires à légèrement arrondies, de formes et de tailles variables, parois minces et lisses, cytoplasme et membrane jaunâtres. La surface du manteau est partiellement recouverte de particules de sol, certaines parcelles de la surfaces sont revêtues d'hyphes larges lâchement arrangées (manteau type L/P), ces dernières sont septées sans boucles, ramifiées en forme d'y et sinueuses, certaines cellules distales sont enflées. Les hyphes sont intégrées dans une matrice gélatineuse dans certaines portions uniquement.

- **des éléments émanants**

Les hyphes émanantes presque incolores à jaunâtre clair, ramifiées dichotomiquement, présentent des septa sans boucles, leurs cellules sont cylindriques à parois lisses sans verrues, les septa et les parois d'une même épaisseur. Rhizomorphes et cystides absents.

11. Description de l'ECM 11

11.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – c de la planche 11

Le système mycorhizien est de taille importante, monopodial-pyramidal à irrégulièrement penné. La surface du manteau est lisse à granulaires souvent recouverte de particules de sol. Les extrémités non ramifiées sont droites ou légèrement courbées et les extrémités distales sont cylindriques. Surface jaune clair à dorée à l'état jeune et ocre-orangé avec l'âge, pointes légèrement plus foncées et luisantes. Rhizomorphes absents, mycélium frangeant assez dense se localisant surtout autour des apex.

11.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures d – g de la planche 11

- **du manteau en vue de plan**

Le manteau externe est plectenchymateux formé d'un réseau dense et grossier d'hyphes aléatoirement distribuées sans motif d'organisation régulier perceptible. Cellules hyphales variables en formes et en tailles, certaines sont allongées, d'autres plus courtes gonflées à formes irrégulières, d'autres géométriques et d'autres presque épidermoïdes, elles sont incolores ou légèrement jaunâtres à ocre. On observe occasionnellement des hyphes qui évoluent parallèlement en cercle débouchant sur une organisation pseudoparenchymateuse (type H) qui constitue le manteau médian avec des cellules irrégulièrement épidermoïdes mélangées occasionnellement à des cellules angulaires.

- **des éléments émanants**

Les hyphes émanantes sont incolores, septées sans boucles, les cystides sont absentes.

12. Description de l'ECM 12

12.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – i de la planche 12

Système mycorhizien monopodial-pyramidal, brun foncé à noirâtre au niveau des portions matures et brun ocre à l'état jeune, peut atteindre jusqu'à 18 mm de long, souvent recouvert de mycélium fin de couleur jaune doré à jaune bronze qui retient des particules de sol. Les extrémités non ramifiées sont presque toujours droites, peu fréquemment courbées, les extrémités distales sont cylindriques et ne sont pas gonflées. La surface du manteau est distincte, granuleuse rappelant l'aspect de *C. geophilum*, la surface des extrémités distales non ramifiées est à courtes épines (cystides) particulièrement quand il s'agit d'ectomycorhizes plus jeunes. Les rhizomorphes sont très fréquents connectés à la partie proximale, couleur jaune doré à jaune cuivre, extrêmement ramifiés dichotomiquement, section transversale arrondie et parfois aléatoire quand ils sont lâches, marge chevelue ou lisse par endroit particulièrement à l'état jeune.

12.2 Caractères anatomique

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures j – u de la planche 12

- **du manteau en vue de plan**

Les couches du manteau diffèrent par l'organisation des hyphes qui varient dans la forme et la taille, de couleur brunâtre. Les couches externes du manteau sont constituées d'un pseudoparenchyme avec des cellules angulaires organisées "en étoile" ou "en rosette", cytoplasme brunâtre, parois jaunâtres à brunâtres, épaisses et lisses, les boucles ne sont pas observées. Ces couches externes sont dans certaines parties du manteau surmontées d'une couche plectenchymateuse portant quelques cystides et de nombreuses hyphes émanantes (manteau type H/P). Les hyphes de ce plectenchyme superficiel sont lâchement arrangées, ramifiées en y, présentent des anastomoses ouvertes avec ou sans pont, croissent parallèlement parfois droites et parfois sinueuses formant des anneaux, évoluent graduellement vers une organisation en profondeur plus compacte et pseudoparenchymateuse. Les couches internes du manteau sont plectenchymateuses compactes sans motif de distribution particulier, hyphes filamenteuses très ramifiées en y, bulbeuses au niveau des septa, avec des cellules allongées cylindriques à légèrement enflées, brun clair à parois jaunâtres lisses.

- **des éléments émanants**

Les hyphes émanantes ne sont pas très abondantes, courbées, cylindriques, fines et septées sans boucles, à surface lisse. Leurs extrémités apicales sont fermées et enflées ou fusiformes. Les cystides sont présentes au niveau des parties apicales plus jeunes, très fines et fusiformes.

Les rhizomorphes peuvent atteindre de gros diamètres, ils sont différenciés avec des hyphes épaisses septées légèrement bouclées distribuées au hasard (type D), ils peuvent également présenter 2 à 3 hyphes centrales formant le noyau du rhizomorphe, septées bouclées plus épaisses, bulbeuses au niveau des septa (type E). Les hyphes périphériques des Rh ont des diamètres uniformes extrêmement fins, droites ou en forme hélicoïdales, avec septa simples très éloignés, elles ne sont pas ramifiées, couleur brun jaunâtre à rougeâtre. Les rhizomorphes les plus jeunes sont lâchement organisés avec 6 à 8 hyphes indifférenciées ou légèrement différenciées. Ils sont lisses contrairement aux plus âgés.

13. Description de l'ECM 13

13.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a et b de la planche 13

Système mycorhizien simple ou monopodial-penné. Les extrémités non ramifiées sont droites et les extrémités distales sont fuselées. La surface du manteau est entourée d'un mycélium blanchâtre cotonneux dense formé d'hyphes très fines, auxquelles s'attachent des débris de substrat, manteau couleur beige à brun terne, les pointes sont marron foncé et

luisantes. Les Rhizomorphes et les sclérotas sont absents. La caractérisation anatomique n'a pas été réalisée en raison de la rareté du morphotype en question et sa morphologie grêle et souple qui rendent la réalisation de la coupe du manteau très difficile

14. Description de l'ECM 14

14.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a et b de la planche 14.

Le système mycorhizien est souvent dichotomique. Les extrémités non ramifiées sont droites à courbées et les extrémités distales sont cylindriques et fuselées avec l'âge. La surface du manteau est granulaire entourée en parties par du mycélium rare lâchement cotonneux, les parties proximales sont marron foncé à noirâtre tandis que les parties distales sont marron clair jaunâtre à orange.

14.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures c – h de la planche 14

- du manteau en vue de plan

Les couches externes du manteau (section du fragment proximale marron de l'ectomycorhize) sont plectenchymateuses, un réseau dense d'hyphes fortement ramifiées et entremêlées sans motif de distribution perceptible (type B). Les hyphes de cette couches présentent des formes différentes, souvent fines allongées et parfois sinueuses à irrégulières, quelque peu enflées à légèrement lobées, elles sont presque totalement pourvues d'un contenu brunâtre, à parois très épaisses jaunâtres à brunâtres, surface lisse, on observe des septa et rarement les boucles, anastomoses avec pont ouvert. On note la présence de rares nids de cellules pseudoparenchymateuses (des portions de cellules légèrement enflées et nettement lobées et avec des angles droits). Les couches externes du manteau provenant des fragments apicales brun clair jaunâtre à orangé sont pseudoparenchymateuses (type L), cellules hyphales plus larges nettement angulaires, avec un contenu jaunâtre clair à incolore, parois jaunâtres d'une épaisseur moyenne.

- des éléments émanants

Les hyphes émanants du manteau sont rares, sinueuses, cylindriques, légèrement brunâtres, septées avec des boucles de connexion, légèrement enflées sur les deux côtés du septum, à ramification dichotomique.

15. Description de l'ECM 15

15.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – e de la planche 15

Le système mycorhizien est simple à monopodial-penné, la surface du manteau est grenue ou légèrement fibreuse. Les extrémités non ramifiées sont droites à courbées et les extrémités distales sont cylindriques, rarement gonflées et parfois légèrement fuselées, beige clair blanchâtre ou grisâtre (couleur chamois) avec des pointes plus foncées nuancées de mauve, souvent avec des particules de substrat attachées à la surface du manteau. Rhizomorphes peu abondants, originaires de la partie proximale de la mycorhize, couleur crème jaunâtre, ramifications dichotomiques, section transversale circulaire, marge légèrement chevelue avec seulement quelques hyphes émanantes.

15.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures f – s de la planche 15

- Du manteau en vue de plan

D'une manière générale, le manteau est plectenchymateux à quelque peu pseudoparenchymateux quand il s'agit des couches internes les plus profondes, les hyphes sont incolores de surfaces lisses et de membranes jaunâtres dans toutes les couches. La surface du manteau est caractérisée par un réseau lâche hyalin d'hyphes fines difficilement perceptibles, recouvertes de débris de sol adhérent et des cristaux ; juste en dessous les couches externes plectenchymateuses, sont formées d'un dense réseau d'hyphes sans motif de distribution discernable (type B), hyphes fines à surface lisse sans verrues, boucles de connexion occasionnellement observées. Les couches médianes sont densément plectenchymateuses, montrant dans certaines zones en plus des cellules hyphales allongées, des cellules enflées, de formes irrégulières à légèrement lobées, intégrées dans une matrice gélatineuse mélangées avec des portions d'hyphes groupées parallèlement,. La surface des couches internes du manteau est caractérisée par un plectenchyme dense, avec des cellules hyphales de formes irrégulières, enflées à arrondies à fortement lobées, parfois enfouites dans une matrice gélatineuse brun jaunâtre ou rougeâtre. Les couches les plus profondes qui sont au contact direct de la surface des cellules corticales montrent, dans

certaines parties du manteau, une organisation transitionnelle entre le plectenchyme (à l'extérieur) et le pseudoparenchyme (à l'intérieur) et ceci avec l'apparition de cellules hyphales légèrement angulaires et obtuses (courtes) en plus de l'apparition du réseau de Hartig autour des cellules corticales.

- **Des éléments émanants**

Les hyphes émanants ne sont pas abondantes aussi bien à la surface du manteau qu'à celle des rhizomorphes, incolores, septées et légèrement en boucles, surfaces lisses sans verrues, les ramifications et les anastomoses ne sont pas observées. Les rhizomorphes souvent compacts, légèrement différenciés (type C) avec des hyphes légèrement élargies au centre ou différenciés (D) avec des hyphes plus élargies qui semblent être distribuées aléatoirement et apparaissent parfois sur la périphérie entremêlées avec les autres hyphes de moindre épaisseur, septées et nombreuses boucles sont visibles, ramifiées, les cellules hyphales sont enflées (bulbeuses) sur les deux côtés du septum et de la boucle, les hyphes sont sinueuses à tortueuses à l'exception de celles du centre qui sont droites septées sans boucles ; celles qui sont carrément à la périphérie sont plus fines, entrelacées et légèrement torsadées, certaines hyphes montrent des pointes distales gonflées. Cystides absentes.

16. Description de l'ECM 16

16.1 Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques essentiels sont illustrés par les figures a – f de la planche 16

Le système mycorhizien est irrégulièrement penné. L'axe principal est droit à légèrement courbé et les ramifications du premier ordre sont souvent tortueuses, les extrémités distales sont pour la plupart fuselées. La surface du manteau est filamenteuse émettant des filaments d'hyphes très fines, elle est beige jaunâtre prenant une coloration chamois grisâtre avec l'âge, les apex sont marron foncé et luisants. Les rhizomorphes sont peu fréquents, originaire de la partie proximale, concolores au manteau quand ils sont épais et crème jaunâtre à blanchâtre quand ils sont fins, à ramifications dichotomiques, section transversale sphérique mais irrégulière quand ils sont lâches, marges chevelues car beaucoup d'hyphes croissent vers l'extérieur. Les hyphes émanants filamenteuses sont assez fréquentes, apparaissent avec l'âge.

16.2 Caractères anatomiques

Les caractères anatomiques essentiels sont illustrés par les figures g – u de la planche 16

- **du manteau en vue de plan**

Le manteau est plectenchymateux dans toutes les couches, ses hyphes sont incolores à brun jaunâtre ou rougeâtre, dépourvues de boucles, à parois généralement minces, cellules légèrement gonflées au niveau des septa, les anastomoses sont occasionnellement observées au niveau des couches superficielles (moins profondes). La surface du manteau est recouverte d'un réseau d'hyphes lâche sans motif de distribution précis. Les couches externes du manteau sont lâchement plectenchymateuses formées d'un réseau d'hyphes plus larges, moins septées, ramifiées en "y" et disposées sans motif discernable avec occasionnellement, quelques arrangements d'hyphes "en anneau" (type B à A). on note l'apparition de certaines anastomoses ouvertes à pont hyphal court. Les couches médianes plectenchymateuses sont formées d'hyphes densément et aléatoirement entremêlées sans organisation particulière sauf quelques motifs type-anneau, hyphes de diamètre très élevé, ramifiées dichotomiquement 120°, cellules hyphales allongées régulières. Les couches internes proches de la surface des cellules corticales sont plectenchymateuses, elles consistent en des hyphes arrangées irrégulièrement et immergées dans une matrice gélatineuse brun jaunâtre à jaunâtre pâle avec des espaces inter-hyphaux qui sont évidents, cellules de formes très irrégulières et différentes, allongées à légèrement enflées à profondément lobées avec des parois tortueuses, leurs surfaces sont lisses. Certaines régions de ces couches montrent la transition vers le réseau de Hartig qui est inséré entre les cellules corticales.

- **des éléments émanants**

Toutes les hyphes émanants du manteau ou celles qui forment les rhizomorphes sont incolores à légèrement jaunâtres, septées sans boucles de connexion, lisses sans verrues, ramifiées dichotomiquement (en Y) ou trichotomiquement rarement en angle droit. Les rhizomorphes matures sont chevelus, tandis que les plus jeunes sont lisses rarement avec des hyphes émanants de leurs surfaces et montrant des extrémités distales gonflées. Les rhizomorphes présentent des ramifications latérales coniques originaires des hyphes du centre, ensuite enveloppées d'hyphes plus fines qui peuvent montrer des pointes enflées. D'une manière générale, les rhizomorphes sont différenciés, les hyphes larges généralement droites apparaissent au centre formant le noyau du rhizomorphe (type E), ou sinueuses à la surface du rhizomorphe (type D), ces hyphes sont fortement bulbeuses au niveau des septa, sans boucles, bifurquées, incolores à légèrement ocre jaunâtre, parois peu épaisses lisses et jaunâtres

Les hyphes périphériques sont minces et isodiamétriques, droites à légèrement courbées, ocre très clair presque incolores, à parois moyennes, septées sans boucles, présentant d'assez grandes distances entre les septa, ce qui rend les cellules assez allongées, les extrémités distales sont occluses et enflées.

Annexe 4

Méthodes de coloration des racines et d'estimation de la colonisation mycorhizienne arbusculaire

- La technique de Phillips et Hayman (1970)

Un échantillon d'environ 1 g de racines excisées (fragments de 2 cm de longueur) est mis dans un tube en matière plastique muni d'une grille en acier inoxydable à sa partie inférieure. Les tubes ainsi préparés sont rangés dans un panier.

La coloration de racines ne se fait que par immersion successive du panier dans différentes solutions comme suit :

- Plonger le panier dans une solution de potasse (KOH à 10 %) chauffé au Bain-marie à 90°C pendant 30min pour vider les cellules de leur contenu, ce qui permet une meilleure observation des champignons intracellulaires.
- Rincer les tubes à l'eau du robinet pour éliminer la potasse.
- Plonger le panier successivement pendant 10 à 20 min dans du peroxyde d'hydrogène (H₂O₂ à 10 vol) puis dans de l'acide chlorhydrique (HCl à 2 %). Les racines devenues blanchâtres sont de nouveau rincées.
- Enfin, les racines sont colorées par immersion du panier dans du noir de chlorazol à 0.2 % (0.1g de chlorazol + 100 ml d'acide lactique + 100 ml de glycérol + 100 ml d'eau distillée) chauffé à 90°C au bain-marie pendant 40 min
- Les racines ainsi colorées, sont conservées dans des piluliers contenant du glycérol.

- La méthode de Trouvelot *et al.*, (1986)

Une trentaine de fragments de chaque échantillon racinaire colorés ont été disposés parallèlement entre lame et lamelle puis examinés au microscope photonique(x10) et annotés selon un barème de classe. Ce barème permet d'estimer le degré de la colonisation mycorhizienne de chaque fragment au moyen de 6 classes noté de 0 à 5 (Fig. 1) et la richesse arbusculaire par 4 classes notées A₀, A₁, A₂, et A₃ (Fig. 2).

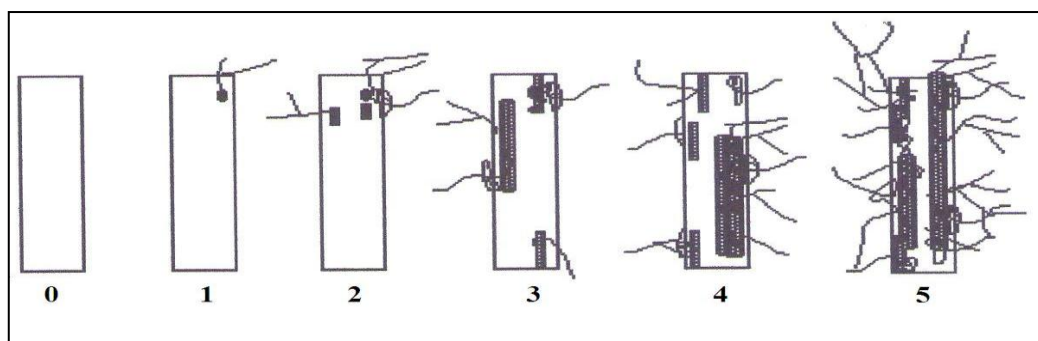


Figure 1. Echelle d'intensité de colonisation du cortex racinaire.

Légende :

Classes :	Valeurs des classes %
0 :	Absence de colonisation
1 :	Existence de traces de colonisation (moins de 1% de la surface est colonisée)
2 :	Moins de 10 % de la surface est colonisée
3 :	de 11 à 50 % de la surface est colonisée
4 :	de 51 à 90 % de la surface est colonisée
5 :	Plus de 90 % de la surface est colonisée

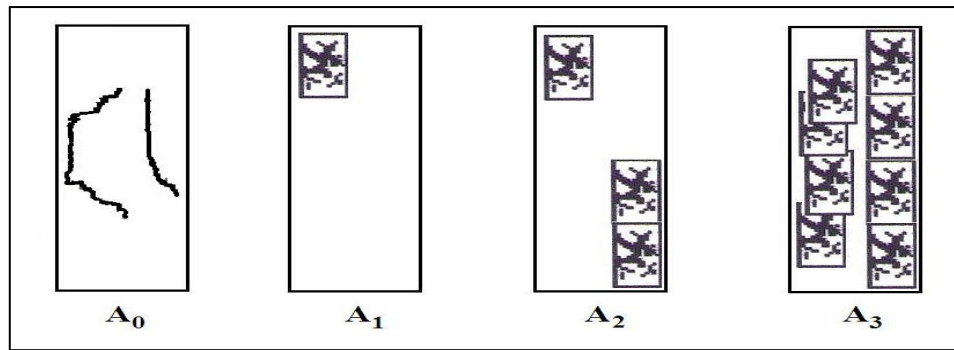


Figure 2. Échelle permettant l'évaluation de la présence des arbuscules

A₀ : pas d'arbuscules

A₁ : peu d'arbuscules 10 %

A₂ : arbuscules fréquents 50 %

A₃ : arbuscules abondants 100 %

Cette méthode calcule cinq (05) paramètres de la colonisation à savoir :

F% : fréquence de la colonisation mycorhizienne (% du nombre de fragments racinaires mycorhizés), elle reflète l'importance de la colonisation du système racinaire.

M% : intensité de colonisation du cortex racinaire (proportion du cortex colonisé estimée par rapport au système racinaire entier et estimée en %).

m% : Intensité de la colonisation développée dans la partie mycorhizée du système racinaire (proportion du cortex colonisé dans la partie endomycorhizée du système racinaire, exprimée en %).

A% : Teneur arbusculaire de la colonisation ramenée au système racinaire entier (proportion du système racinaire renfermant des arbuscules, exprimée en %).

a% : Teneur arbusculaire de l'infection dans la partie mycorhizée du système racinaire (proportion de la colonisation renfermant les arbuscules, exprimée en %).

Le calcul de ces paramètres est réalisé en utilisant les formules de calcul décrites en annexe 4, intégrées dans un programme informatique mis au point par Trouvelot *et al.*, (1986).

Échantillon n° : 1

Grille d'évaluation de la colonisation MA

	0	1				2				3				4				5			
		A ₃	A ₂	A ₁	A ₀	A ₃	A ₂	A ₁	A ₀	A ₃	A ₂	A ₁	A ₀	A ₃	A ₂	A ₁	A ₀	A ₃	A ₂	A ₁	A ₀
1	X																				
2	X																				
3	X																				
4	X																				
5	X																				
6	X																				
7	X																				
8	X																				
9	X																				
10	X																				
11	X																				
12	X																				
13	X																				
14	X																				
15	X																				
16	X																				
17	X																				
18	X																				
19	X																				
20	X																				
21	X																				
22	X																				
23	X																				
24	X																				
25	X																				
26	X																				
27	X																				
28	X																				
29	X																				
30	X																				
TOT	30																				

F% = 0,00

M% =0,00

A% =0,00

m% = 0,00

a% = 0,00

Formules de calculs des paramètres de la colonisation endomycorhizienne arbusculaire définies par Trouvelot et *al.*, 1986

1. La fréquence de mycorhization (F) :

$$F\% = 100 (N - n_0) / N$$

N : nombre de fragments observés

n_0 : nombre de fragments sans traces de mycorhization

2. L'intensité de mycorhization du cortex racinaire (M et m)

$$M\% = (95n_5 + 70n_4 + 30n_3 + 5n_2 + n_1) / N$$

$$m\% = (95n_5 + 70n_4 + 30n_3 + 5n_2 + n_1) / (N - n_0)$$

M : L'intensité de mycorhization du cortex racinaire entier

m : L'intensité de mycorhization de la partie endomycorhizée du système racinaire

n_5, n_4, n_3, n_2, n_1 : sont respectivement les nombres de fragments notés dans les cinq classes de l'échelle d'intensité de colonisation du cortex racinaire.

3. La teneur arbusculaire (A et a)

$$a\% = (100 m A_3 + 50 m A_2 + 10 m A_1) / 100$$

$$A\% = a \times M / 100$$

a : La teneur arbusculaire dans la partie endomycorhizée du système racinaire

A : La teneur arbusculaire dans le cortex racinaire

$m A_3, m A_2, m A_1$: sont les pourcentages de mycorhization de qualité arbusculaire donnée, calculée selon le modèle :

$$m A_1 = (95n_5 A_1 + 70n_4 A_1 + 30n_3 A_1 + 5n_2 A_1) F / M (N - n_0)$$

$n_5 A, n_4 A, n_3 A, n_2 A, n_1 A$: sont respectivement les nombres de fragments notés dans les classes de l'échelle d'évaluation de la présence des vésicules et des arbuscules comme suit :

5 A_1 , 4 A_1 , 3 A_1 , 2 A_1 , 1 A_1