

MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
UNIVERSITE AKLI MOHAND OULHADJ – BOUIRA
FACULTE DES SCIENCES DE LA NATURE ET DE LA VIE ET DES SCIENCES DE LA TERRE
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE



Réf :/UAMOB/F.SNV.ST/DEP.BIO/2022

MEMOIRE DE FIN D'ETUDES
EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME MASTER

Domaine : SNV Filière : Sciences Biologiques
Spécialité : Biotechnologie Microbienne

Présenté par :

Alleche Samy et Mallek Rachid

Thème

***Interactions Mycorrhize-Plantes et la nouvelle
révolution vetre***

Soutenu le :23/09/2022

Devant le jury composé de :

<i>Nom et prénom</i>	<i>Grade</i>	<i>Université</i>	<i>Rôle</i>
DJOUAHRA Dj.	MCB	Univ. De Bouira	Présidente
DJENADI K.	MCB	Univ. De Bouira	Examinatrice
RAI A.	MCB	Univ. De Bouira	Promoteur

Année Universitaire 2021/2022

Remerciements

Nous remercions premièrement ALLAH le tout puissant qui nous a donné la santé, la force, le courage et qui nous a aidé pour finaliser et rédiger ce mémoire de fin d'étude.

Les plus vifs remerciements et la profonde gratitude vont bien évidemment à Mr RAI pour avoir accepté de nous encadrer, son dynamisme, son aide et ses précieux conseils, nous ont permis d'avancer, il a suivi sans relâche et avec beaucoup d'intérêt le déroulement de ce travail.

Nos remerciements vont également à Mme DJOUAHRA Dj pour l'honneur qu'elle nous fait en acceptant de présider le jury qui va juger Ce travail.

Nous adressons nos remerciements à Mme DJENADI K. pour avoir accepté d'examiner ce travail.

Un grand merci à toutes les personnes qui ont contribué et participé, de près ou de loin, à la réalisation de ce mémoire.

Dédicaces

***J'ai l'honneur et l'immense plaisir de dédier ce travail si modeste a vous, lumière de ma vie, le plus beau don de dieu, avec vous je partage le plus sacré lien spirituel et affectif :
mes parents que dieu vous garde***

A ma chère sœur, a qui je tiens énormément pour ton grand cœur et ta générosité, que ce travail soit l'expression de mon grand attachement et ma gratitude pour tout moment de joie partagé ensemble, sache que je suis fière de toi, et que je t'aime et je te respecte énormément, je te souhaite une brillante réussite dans ta vie professionnelle, une bonne santé et une vie inondée de bonheur

A toute la petite et la grande famille

A tous mes cousins et cousines

A tous mes amis

Je cite particulièrement mon cher binôme MELLAK RACHID

A tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail.

ALLECHE Samy

Je dédie ce modeste travail

***A mes chers parents qui je témoigne mon immense respect
mon profond gratitude et reconnaissance pour tous ceux
qu'ils ont fait pour moi, et leurs sacrifices pour ma réussite,
je prie Dieu de les protéger et de leur procurer que du
bonheur.***

A mes frères et sœurs

A toute la petite et la grande famille

A tous mes cousins et cousines

A tous mes amis

Je cite particulièrement mon cher binôme ALLECHE SAMY

***A tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la
réalisation de ce travail.***

MALLEK RACHID

Liste des abréviations :

Chlo : Chlorophylle

KO : Oxyde de Potassium

FAO: Food and Agricultural Organization of the United Nation

FC : Fertilisant Chimique

CMA : Champignons mycorhiziens à arbuscules

CM : Champignons mycorhiziens

ECM : Ectomycorrhizae (Ectomycorhizes)

MAV : Mycorhizes à arbuscule et à vésicule

MA: Mycorhize à arbuscule

PEL : pelotons

V.A : Vésicules et Arbuscules

AMF : ArbuscularMycorrhizalFungi (Champignon Mycorhizien à Arbuscules)

MRE : EricoidMycorrhizae (Mycorhizes Ericoides)

OM : Orchid Mycorrhizae (Mycorhizes des Orchidées)

HI : Intraradical Hyphae (Hyphe Intraradical)

HE : Extraradical Hyphae (Hyphe Extraradical)

Liste des figures

Figure 1: Modes d'exposition de l'homme et des milieux aux pesticides .	7
Figure 2: l'utilisation des pesticides et indicateurs des pesticides	9
Figure 3 : Consommation mondiale des fertilisants minéraux	14
Figure 4 : Schéma des principaux types de mycorhizes représentés sur une coupe transversale de racine	19
Figure 5 : Schéma de la colonisation des champignons ectomycorhiziens et endomycorhiziens à arbuscules	21
Figure 6 : (a) Représentation schématique des mycorhizes arbusculaires; (b) Photo du mycélium intracellulaire et des arbuscules; (c) Photo d'un arbuscule.	23
Figure 7 : Un aperçu des spores des champignons AM. En partant du coin supérieur gauche et en se déplaçant dans le sens des aiguilles d'une montre autour de l'image composite centrale des spores mycorhiziennes, les espèces représentées sont <i>Scutellospora calospora</i> , <i>S.pellucida</i> , <i>S.heterogama</i> , <i>Archaeospora trappei</i> , <i>Gigaspora gigantea</i> , <i>G. rosea</i> , <i>Acaulospora collosica</i> et <i>A. morrowiae</i>	25
Figure 8 : Formation de l'appressorium (Reinhardt, 2007).	28
Figure 9 : Représentation schématique et photographies (après coloration) des différences structures des champignons mycorhiziens à arbuscules.	30
Figure 10 : Représentation schématique de l'acquisition du Pi dans une racine mycorhizée .	32
Figure 11 : Représentation schématique des mécanismes d'acquisition et d'assimilation de l'azote dans la symbiose mycorhizienne à arbuscule	33
Figure 12 : Représentation schématique du volume de sol influencé par les racines et les microorganismes associés et du volume de sol qui environne une racine colonisée par un champignon mycorhizien à arbuscules.	34
Figure 13 : Mécanismes impliqués dans la formation des réseaux mycéliens communs. Anastomose d'hyphes A) colorés au bleu Trypan (échelle = 5 μ m), et B) migration de noyaux visualisée par fluorescence après coloration au 4',6-diamidino-2-phénylindole (échelle = 7 μ m) C) Mycorhization d'une autre plante par le mycélium extra-radiculaire d'un champignon déjà impliqué dans une symbiose.	36
Figure 14 : Représentation schématique des ressources et des signaux transportés par réseau mycélien commun (CMN) et des conditions impliquées dans leur transfert entre plantes.....	37
Figure 15 : Représentation schématique des voies apoplastique et symplasmique impliquées dans le transfert et l'acquisition de sucres par le champignon mycorhizien dans l'arbuscule ..	38

Figure 16 : Modèle illustrant les échanges de carbone et de phosphate dans des racines colonisées par un champignon mycorhizien coopératif 42

Table des matières

Remerciements

Dédicaces

Liste des figures

Introduction..... 1

Chapitre I : Défits agricoles à l'échelle planétaires

I. Les pesticides 3

I.1 Classification des pesticides 3

I.2 Selon la cible 3

I.2.1 Selon la nature chimique 4

I.3 Intérêts de l'utilisation des pesticides 4

I.4 Effets sur la santé humaine 4

I.5 Effets sur la biodiversité 6

I.6 Effets sur le milieu abiotique 6

I.7 Exposition de l'Homme aux pesticides 7

I.8 Voies de pénétration des pesticides dans l'organisme 7

I.9 Utilisation des pesticides 8

II. Les engrais 9

II.1 Les différents types d'engrais 9

II.1.1 Les engrais minéraux 10

II.1.2 Les engrais biologiques 10

II.1.3 Les engrais organiques 10

II.2 Les impacts de fertilisation chimique sur l'environnement 12

II.2.1 Impact de la fertilisation chimique sur le sol 12

II.2.2 Impact de la fertilisation sur l'eau 13

II.2.3 Impact de la fertilisation chimique sur l'air 13

II.3 Les avantages des engrais organiques 13

II.4	La production mondiale des fertilisants.....	14
III.	La sécheresse	15
III.1	Types de sécheresse.....	15
III.1.1	Sécheresses hydrauliques	15
III.1.2	Sécheresses agricoles	15
III.1.3	Sécheresses météorologiques	15
III.1.4	Socio-économique.....	15
III.2	Les conséquences de la sécheresse.....	16
III.3	Impact du changement climatique en Algérie	16

Chapitre II : Les mycorhizes comme alternatives

I.	Mycorhizes	17
I.1	Généralités	17
I.2	Différent types de mycorhizes	20
I.2.1	La symbiose ectomycorhizienne.....	20
I.2.2	Les mycorhizes éricoïdes	21
I.2.3	Les mycorhizes des orchidées.....	21
I.2.4	Les ectendomycorhizes	21
I.2.5	Les endomycorhizes.....	22
I.2.6	Les mycorhizes à arbuscules.....	22
I.3	Structure des mycorhizes arbusculaires.....	24
I.4	Cycle de vie des champignons MA	27
I.4.1	La phase pré-symbiotique.	27
I.4.2	La phase symbiotique	28
I.5	Les avantages de la symbiose mycorhyzienne arbuscule.....	30
I.5.1	Les bénéfices de la symbiose MA pour la plante.....	30
I.6	Réseaux mycéliens communs	36
I.7	La nutrition carbonée du symbiote fongique.....	37

I.7.1	Acquisition du carbone sous forme de sucre par le symbiote fongique.....	37
I.7.2	Régulation des échanges trophiques dans la SMA	39
I.7.3	Régulation de la SMA en fonction de la biodisponibilité en phosphate.....	39
I.7.4	Régulation de la SMA en fonction de la biodisponibilité en azote.....	40
I.7.5	Régulation des échanges trophiques en fonction des partenaires impliqués	40

Conclusion

Références bibliographiques

Résumé

Introduction

Selon l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (**FAO 2017**). La production alimentaire mondiale en 2050 doit être augmentée de 50% par rapport à la demande enregistrée en 2012 afin de satisfaire la croissance démographique globale. La population mondiale en constante augmentation force les agriculteurs à rendre leurs terres de plus en plus productives. A l'heure actuelle, la productivité élevée de l'agriculture intensive est grandement nutritifs nécessaires à la croissance des plantes (**Childers et al. 2001**) pour cela en recours souvent aux engrais chimiques et pesticides qui ont améliorés l'agriculture, mais ils ont des effets néfastes pour l'environnement et aussi sont des sources non renouvelables.

Au cours des dernières décennies, le phénomène de la dégradation des sols agricoles est devenu un problème mondial significatif (**Mekuriaw et al. 2017**). Étant une ressource limitée et finie pour laquelle il faut entre 200 à 1000 années pour la formation d'une couche de 2,5 cm d'épaisseur, son exploitation à des fins agricoles est fragilisé par l'augmentation de la population mondiale et le changement climatique (**Ciampalini et al. 2011 ; Pimentel et al. 1995 cité par Moges et Taye, 2016**). Le développement d'une agriculture biologique (AB) et durable doit se baser sur l'autosuffisance énergétique et biologique du système plutôt que sur les apports externes afin d'entretenir la fertilité de ses sols (**Watson et al. 2002**).

Les taux d'engrais et pesticides utilisés sont appelés à augmenter d'avantage à l'avenir si les mêmes pratiques conventionnelles sont appliquées pour améliorer la production alimentaire afin de satisfaire la population mondiale croissante (**Tilman et al. 2002 ; Cordell et al. 2009**). Il est donc important d'optimiser l'efficacité avec laquelle ils sont utilisés dans la production agricole (**White et Brown, 2010**).

Depuis déjà plusieurs années, de nombreux chercheurs s'intéressent à cette crise et cherchent des solutions pour y faire face et soutenir la sécurité alimentaire mondiale (**childers et autres, 2001**) les chercheurs reconnaissent qu'il n'existe pas de solution unique, mais selon plusieurs d'entre eux, un virage vers une agriculture plus productive et moins dépendante des intrants chimiques ne pourra se faire sans une meilleure gestion des interactions biologiques dans les agrosystèmes.

Dans le sol, il y a de nombreuses interactions des racines des plantes avec d'autres plantes, microbes et nématodes présents dans la rhizosphère. Certaines interactions plantes-plantes et plantes-microorganismes peuvent être positives et négatives. Parmi les interactions plantes-microbes positives, il y a les associations mycorhiziennes (**Bais et al. 2006**).

Les champignons, déjà présents il y a 450 millions d'années, ont permis aux premières formes végétales issues des océans de coloniser le milieu terrestre, en assurant leur nutrition minérale quand elles n'avaient pas encore de racines. Puis au cours de l'évolution, les systèmes racinaires ont évolué avec les champignons et cette association mutualiste s'est organisée et diversifiée sous la forme de mycorhizes (pénétration du mycélium fongique dans les racines), la plante fournissant les composés carbonés et le champignon, l'eau et les éléments minéraux. La mycorhization s'est donc avérée tellement importante pour les plantes qu'elle concerne aujourd'hui 95 % des végétaux. Elle est l'objet d'un nombre croissant d'études révélant son utilité dans la « nouvelle révolution verte » dans laquelle l'agriculture s'engage, pour allier productivité et durabilité des systèmes de production (**André et al. 2015**).

Cette étude constitue une investigation visant à déterminer le possible rôle que peuvent jouer les mycorhizes pour une agriculture durable.

Chapitre I

I. Les pesticides

Le terme « pesticides » est un terme générique applicable à toutes les Substances (molécules) ou produits (formulations) qui éliminent les parasites, qu'ils soient utilisés en agriculture ou ailleurs (ACTA, 2005). Un pesticide est une substance qui est censée prévenir, détruire, repousser ou lutter contre les animaux nuisibles et les maladies causées par des micro-organismes ou des mauvaises herbes indésirables (Boland *et al.* 2004).

I.1 Classification des pesticides

Les pesticides actuellement disponibles sur le marché sont caractérisés par une telle Diversité de structure chimique, de groupes fonctionnels et d'activités que leur classement est Complexe. En général, les pesticides sont classifiés en fonction de leurs cibles, mais également en fonction de la nature chimique de leur substance active principale. (Ming *et al.* 2013).

I.2 Selon la cible

- **Herbicides :**

Les pesticides les plus largement utilisés dans le monde, ils ont pour but d'éliminer les plantes en concurrence avec les plantes à protéger en ralentissant leur croissance. Celle-ci pourquoi, ils servent aussi bien pour l'entretien des routes que pour le jardinage des individus (Mrabet. 2006).

- **Insecticides :**

Les insecticides permettent de protéger les plantes contre les insectes. Ils interviennent par l'élimination ou la prévention de leur reproduction, différents types existent : neurotoxiques, régulateurs de croissance et ceux agissant sur la respiration cellulaire (Mrabet. 2006).

- **Fongicides :**

Fongicides destinés à l'élimination des moisissures et des organismes nuisibles (Champignons...). Le fongicide le plus ancien et le plus répandu est le soufre et ses dérivés, en Plus du cuivre, du triazole et du benzène (Foubert, 2012).

- **Acaricides :**

Les acariens sont toxiques à l'égard des acariens hématophages ou des phytophages (araignées rouges) (**Dajoz. 2006**).

On distingue aussi :

- **Nématicides** (toxiques pour les vers du groupe des nématodes).
- **Rodenticides** (contre les rongeurs).
- **Molluscicides** (contre les mollusques : limaces et escargots).
- **Corvifuges** (contre les corbeaux).

I.2.1 Selon la nature chimique :

Le deuxième système de classification prend en compte les propriétés chimiques des principales substances actives qui constituent les produits phytosanitaires. principaux groupes chimiques comprend les organochlorés, les organophosphates, les carbamates, les pyréthroïdes, les triazines et les urées substituées (**Ming et al., 2013**).

I.3 Intérêts de l'utilisation des pesticides :

- **En agriculture :** les pesticides sont utilisés pour lutter contre les insectes, les Parasites, les champignons et les herbes estimés nuisibles à la production et à la conservation Des cultures et produits agricoles ainsi que pour le traitement des locaux.
- **En industrie :** en vue de la conservation de produits en cours de fabrication (textiles, Papiers), vis-à-vis des moisissures dans les circuits de refroidissement, vis-à-vis des Algues et pour la désinfection des locaux.
- **Dans les constructions :** pour protéger le bois et les matériaux.
- **En médecine :** paludisme, malaria, typhus et autre épidémie. (**Zebboudji. 2005**).

I.4 Effets sur la santé humaine :

L'utilisation de pesticides a, sans aucun doute, contribué au progrès agronomique, mais elle constitue également une menace croissante pour la santé des populations. Les caractéristiques de l'exposition aux pesticides sont de nombreuses voies d'exposition. En fait, ces substances Peuvent pénétrer dans le corps humain par contact avec la peau, ingestion et inhalation (**Pflieger. 2009**).

❖ Perturbation du système endocrinien :

Selon l'Organisation mondiale de la santé (1998), un perturbateur endocrinien est une substance ou un mélange exogène qui altère le fonctionnement du système endocrinien, entraînant un effet néfaste sur la santé de l'organisme intact, par exemple la révision des herbicides (OMS. 1998).

❖ Cancers :

Les enfants exposés à l'environnement ont un risque accru de cancer, selon plusieurs études utilisant des pesticides avant la naissance (pendant la grossesse) ou pendant l'enfance. Une telle exposition peut ainsi, la pollution domestique ou au travail agricole ou à l'habitat des parents ou aliments (Multigner, 2005).

❖ Mal formation :

Au début des années 1990, une étude américaine a rapporté que les femmes qui vivaient dans des zones où l'air était aspergé de malathion, un pesticide organophosphoré, avaient un risque accru de malformations congénitales du tube digestif. Une étude américaine a révélé une augmentation de certaines catégories de malformations congénitales, d'anomalies du système nerveux central liées à l'exposition des parents aux pesticides ou à la proximité de la résidence maternelle (Multigner. 2005).

❖ Effet sur le système immunitaire :

En plus des effets comme la diminution de la production d'anticorps, l'exposition à ces produits augmente le risque de contracter des maladies infectieuses. D'autre part, de nombreux pesticides couramment utilisés peuvent inhiber la réponse normale du système immunitaire de l'organisme aux virus, bactéries, parasites et tumeurs envahissants (Salameh et al. 2006).

❖ Effet neurologique :

Les effets neurologiques chroniques sont plus difficiles à lier à l'utilisation des pesticides, cependant, dans de nombreuses études, chez les agriculteurs, et plus généralement chez ceux qui sont professionnellement exposés aux pesticides, il existe un risque accru de maladie de Parkinson (Cocco et al. 1999).

I.5 Effets sur la biodiversité :

Les pesticides sont un facteur majeur affectant la biodiversité ainsi que la perte d'habitat et le changement climatique. Ils peuvent avoir des effets toxiques à court terme sur les organismes qui entrent en contact direct avec eux, ou des effets sur le long terme en provoquant des changements dans l'habitat et la chaîne alimentaire (**Richard. 2010**).

I.6 Effets sur le milieu abiotique :

-Effet sur l'eau :

Une des conséquences environnementales majeures de l'agriculture intensive actuelle est la dégradation de la qualité des eaux de surfaces et souterraine, les pesticides peuvent facilement pénétrer dans le sol et les sources d'eau (**Mehri. 2008**). La présence des pesticides dans les eaux des rivières présentes un impact direct sur la qualité des sources d'approvisionnement en eau potable, ce qui menace la qualité de ces eaux (**Gagnec. 2003**).

-Effet sur l'air :

Lors d'un épandage aérien, le pesticide déposé sur la plante, le sol ou l'eau. Toutes ses molécules peuvent se retrouver dans des nuages qui poussent par les courants aériens, vont contribuer ultérieurement aux précipitations qui iront contaminer d'autres contrées, c'est ainsi s'explique en bonne partie la présence des POP (polluants organiques persistants) (**Regnault-Roger et al. 2005**).

-Effet sur le sol :

La cause la plus ubiquiste de la contamination des sols résulte d'une pollution diffuse due à l'usage systématique des pesticides en agriculture (**Ramade. 2005**). Les pesticides dans les sols peuvent provenir des activités agricoles mais également des activités d'entretien des espaces verts et jardins ou de désherbage des réseaux routiers et ferrés. (**Chaignon et al. 2003**).

-Effet sur la flore :

Les pesticides sont probablement l'un des facteurs les plus importants influençant l'abondance générale des plantes sur les terres agricoles (**Boatman et al. 2014**). Ils peuvent affecter fortement la survie, le développement et la reproduction des plantes par l'inhibition de la photosynthèse, l'inhibition de la division cellulaire ou la perturbation de la régulation de phytohormones et induire à plus grande échelle des changements dans les communautés

végétales entraînant des impacts écologiques et agronomiques importants (**Helander et al. 2012**).

-Effet sur la faune :

Empoisonner la faune dépend de la toxicité d'un pesticide, de la quantité appliquée, de la fréquence, du temps et méthode de pulvérisation, des conditions météorologiques, de la structure de la végétation et de la nature du sol (**Iserning. 2010**). Les pesticides peuvent être nocifs pour d'autres organismes que ceux contre lesquels ils sont visés (**Barnett et al. 2003**).

I.7 Exposition de l'Homme aux pesticides :

L'exposition de l'Homme aux pesticides s'effectue à travers le sol, l'eau, l'air ainsi que les aliments (**Atmo, 2008**).

La figure ci-dessous résume les modes d'exposition de l'homme aux pesticides.

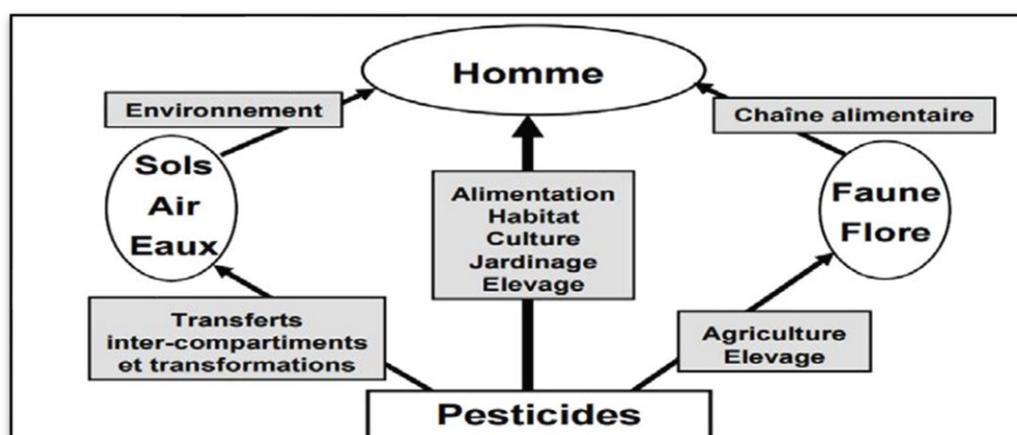


Figure 1. Modes d'exposition de l'homme et des milieux aux pesticides (**Merhi 2008**).

I.8 Voies de pénétration des pesticides dans l'organisme :

On distingue trois principales voies de pénétration des pesticides dans l'organisme humain (**Ming et al. 2013**).

❖ La voie cutanée

La peau fournit généralement une barrière relativement imperméable aux produits chimiques. Cependant, à l'exception des effets cutanés et oculaires possibles, la plupart des pesticides peuvent être absorbés par toute la surface du corps suffisamment pour provoquer des effets systémiques aigus et chroniques. Les pesticides sont plus facilement absorbés par

certaines parties du corps, telles que le cuir chevelu, le front, les yeux et les organes génitaux (Samuel et Saint-Laurent, 2001).

❖ Voie respiratoire

Le contact respiratoire est la voie d'empoisonnement la plus rapide et la plus directe. Les pesticides, généralement appliqués sous forme d'aérosol, de brouillard ou de gaz, sont facilement inhalés. Ces produits peuvent également s'accrocher aux particules de poussière en suspension dans l'air et parfois même à la fumée de cigarette. Le risque d'exposition par cette voie est généralement plus élevé lorsque le travail est effectué dans des espaces clos tels que des serres ou des tunnels de croissance (Samuel et Saint-Laurent, 2001).

❖ Voie digestive (voie orale)

Selon Piche (2008), les intoxications les plus sévères se produisent lorsque le pesticide est accidentellement ingéré. L'absorption accidentelle se produit principalement par la contamination des mains ou d'aliments, d'où l'importance de se laver les mains après avoir manipulé des pesticides ou avoir été en contact avec une surface contaminée.

I.9 Utilisation des pesticides :

Au cours des dernières années, le monde a constaté une amélioration significative dans le secteur agricole, y compris la production alimentaire, grâce à l'utilisation des pesticides (Camard et Magdelaine, 2010). La figure 02 montre de grandes disparités entre les taux d'épandage de pesticides au sein des régions : par exemple, la Chine, le Japon et la République de Corée ont des taux d'épandage supérieurs à 10 kg/ha, tandis que presque tous les autres pays asiatiques ont des taux d'épandage inférieurs à 1 kg/ha. L'Europe présente également un fossée similaire entre les pays nordiques et d'Europe de l'Est qui utilisent peu de pesticides à l'hectare et le reste du continent, où l'utilisation de pesticides à l'hectare est en Général supérieure à la moyenne mondiale de 2,6 kg/ha (FAO, 2021).

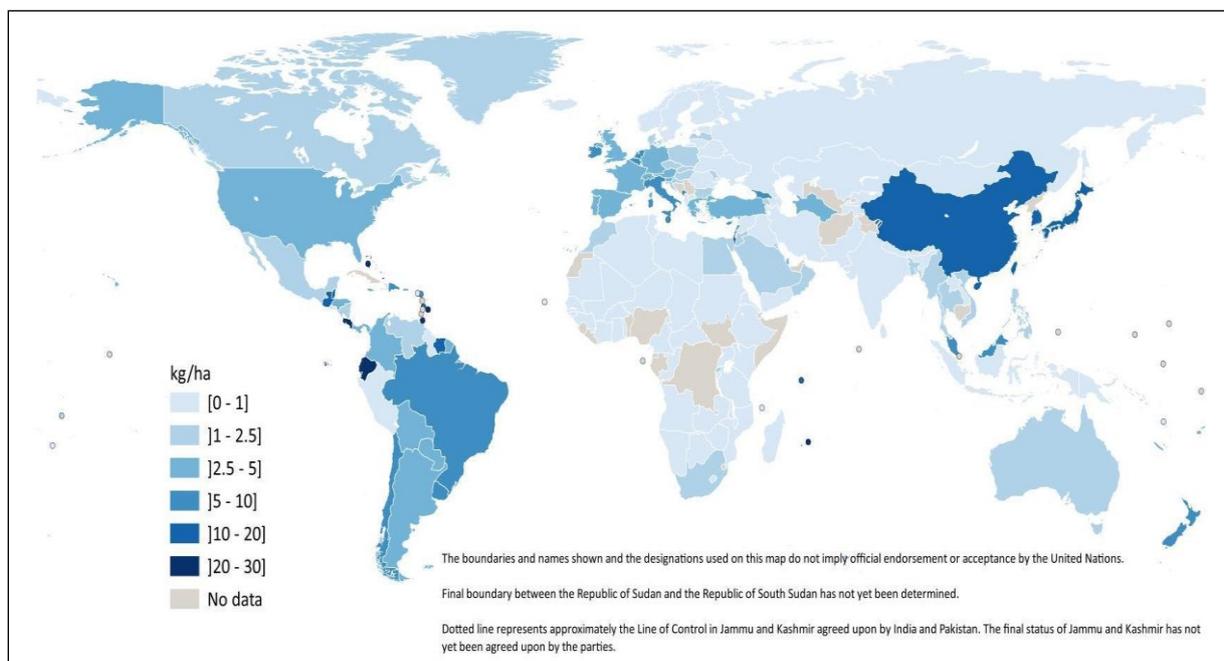


Figure 2: l'utilisation des pesticides et indicateurs des pesticides (FAOSTA, 2021).

*En Algérie

Avec environ 30 000 tonnes/an, l'Algérie est aussi classée parmi les pays gros consommateurs de pesticides (**Bordjiba et Kétif, 2009**). De plus, et malgré une réglementation en vigueur depuis 2009, des pesticides jugés dangereux et interdits dans d'autres pays, sont toujours présents en Algérie (**Merhi, 2008**).

II. Les engrais :

D'après Eliard (**1987**), un engrais est une substance destinée à apporter un ou plusieurs éléments minéraux indispensables aux plantes par l'intermédiaire de sol.

Les engrais sont des produits de nature minérale ou organique que l'on apporte au sol pour fournir aux végétaux des éléments minéraux plus ou moins rapidement disponibles. Les principaux engrais apportent de l'azote, du phosphore et du potassium. Ces trois éléments sont appelés éléments fertilisants majeurs (**Layzell, 1990 ; Hageman, 1984**).

II.1 Les différents types d'engrais :

Il existe trois (3) types d'engrais :

- les engrais chimiques ou minéraux.
- les engrais organiques.

- les engrais biologiques.

II.1.1 Les engrais minéraux

Ces engrais peuvent être obtenus par synthèse de l'azote de l'air et de gaz naturel pour les engrais azotés ou par extinction de minéral (roches sédimentaire ou salines) pour les engrais phosphatés ou potassiques. Le plus important caractère conçu pour ce type d'engrais est sa solubilité facile et rapide au contact de l'eau pour une meilleure assimilation par la plante dès leur épandage (**Farre. 2004**).

II.1.2 Les engrais biologiques

L'agriculture biologique assure la production d'aliment avec des méthodes de cultures respectueuses à l'environnement en excluant des pesticides et des engrais chimique de Synthèse (**Silguy. 1997**), les fermes bio n'utilisent aucun engrais synthétique ou de pesticides. Ils essayent de travailler en harmonie avec les systèmes naturels et font attention au sol, aux réserves d'eaux, à la vie sauvage et aux gens (**USDA-ORGANIC. 2006**).

II.1.3 Les engrais organiques

Les engrais organiques sont obtenus par transportation de déchets végétaux et surtout animaux. Ils apportent sous forme organique les éléments majeurs (azote, phosphate, potassium) des éléments secondaires et la plupart des oligo-éléments.

II.1.3.1 L'Azote

L'Azote est l'un des nutritifs majeurs utilisés pour les plantes. C'est le quatrième Constituant des plantes incorporées dans l'élaboration de molécules importantes comme les protéines, les nucléotides, les acides nucléiques et la chlorophylle (**Gros. 1969 ; Epstein. 1972**)

Il favorise l'utilisation des hydrates de carbone, stimule le développement et L'activité racinaire, favorisant ainsi l'absorption des autres éléments minéraux et la croissance des plantes (**Stevenson. 1984**). Il est aussi essentiel pour la synthèse des enzymes de la photosynthèse (**Lamaze et al. 1990**).

- **Rôle d'Azote :**

L'azote a plusieurs rôles qui sont :

Croissance et développement de la tomate (**Snoussi. 1984**).

Multiplication des chloroplastes et synthèse de la chlorophylle.

Synthèse des sucres et des réserves azotées dans les fruits (**Chaux et Foury. 1994**)

L'azote est le constituant principal des protéines (chaîne d'acides aminés).

Retarde la maturité et donc prolonge l'accumulation des réserves (**Diehl. 1975**).

- **Excès en azote**

L'excès d'azote a plusieurs effets négatifs sur les végétaux.

Le développement du feuillage au détriment de la floraison et de la fructification.

Mauvaise résistance aux maladies (**Anonyme. 2017**).

Forte sensibilité des cultures aux parasites (puceron) (**Christiane et al. 1999**).

De plus des apports trop élevés entraînent des risques d'accidents végétatifs et des pollutions de l'environnement (**Chablier et al. 2006**).

II.1.3.2 Le phosphore

Le phosphore entre dans la composition de nombreuses molécules essentielles des processus vitaux tels que la multiplication des cellules, la respiration et la photosynthèse. Le phosphore favorise la vigueur au démarrage et la croissance du jeune système racinaire (**Planquette. 2017**).

- **Le rôle de phosphore**

Le phosphore contribue à la rigidité des tissus et favorise la résistance à la verse, il permet une augmentation de la résistance au froid et aux maladies, il est essentiel à la formation des grains, et améliore la réponse de plusieurs cultures à la fertilisation azotée (**Castillon and Massé. 2005 ; Fardeau. 2005 ; Matthieu. 2010**).

- **Excès de phosphore**

L'excès en phosphore est sans inconvénient majeur pour les récoltes, les excès signalés résident soit dans le déséquilibre (Azote, phosphore) ou dans l'insolubilisation du fer dans le sol suite à un apport excessif du phosphore sous sa forme soluble (**Diehl. 1975**).

II.1.3.3 Le potassium

Le potassium est indispensable à la vie, il participe directement à la formation et à la croissance de la cellule. Il est nécessaire dans la synthèse des protéines et l'utilisation des glucides. (Gros. 1967 ; UNIFA. 2005) le potassium participe à la synthèse des protéines et accroît la résistance de la plante aux parasites. Ces éléments se trouvent à l'état naturel sous formes de phosphate, nitrates et différents sels de potassium. Ils ne sont généralement pas directement utilisables comme engrais, c'est la raison pour laquelle l'industrie prépare toute une gamme d'engrais chimiques (Gabriel, 2009).

- Le rôle de potassium

Contrairement au rôle de l'azote et du phosphore, celui du potassium reste souvent difficile à cerner (Chaux et Foury. 1994). D'après (Morard.1974), les travaux récents basés sur la comparaison des plantes carencées ou non en potassium montrent que le potassium intervient dans presque tous les phénomènes physiologiques des végétaux.

- Excès de potassium

Un apport excessif en potassium serait impliqué dans l'apparition du collet vert, ainsi l'absorption du potassium par les racines se trouve réduite par le stress salin et hydrique (Grassely. 2000). Selon Alaoui, (2007) les apports massifs en potassium sur des teneurs du sol en potassium trop élevées peuvent induire des carences en magnésium et en calcium.

II.2 Les impacts de fertilisation chimique sur l'environnement

II.2.1 Impact de la fertilisation chimique sur le sol

L'épuisement et la dégradation des sols sont de sérieux problèmes, car ils entraînent une baisse des rendements des cultures (Kouyaté et al. 2007). Pernes-Debuyser et Tessier (2002) rapportent que les engrais ammoniacaux conduisent à des parcelles très acides, à faible Capacité d'échange cationique, qui est essentiellement saturée par l'aluminium échangeable. Provoquant une diminution progressive de la somme des bases échangeables et de la capacité D'échange cationique, accompagnée d'une baisse du pH, une diminution des teneurs de Matière organique, d'azote total, de phosphore total et de potassium, ainsi qu'une baisse de Production. La fertilisation améliore la teneur en matière organique du sol mais son effet est faible. Par ailleurs, elle tend à l'appauvrir en P, K et Mg extractibles. L'effet acidifiant des

engrais est remarquable étant donné que le sol d'une culture fertilisée perd plus de cations que celui cultivé sans engrais (**Mills et Fey. 2003**).

II.2.2 Impact de la fertilisation sur l'eau

Malgré l'existence des programmes d'assainissement agricole, diverses études, Majoritairement gouvernementales, font le constat que la contamination des eaux de surface et souterraines par les nitrates s'accroît dans les régions d'agriculture intensive (**Painchaud. 1997**).

Le phosphore (ou les fertilisants) est le principal élément stimulant la croissance du phytoplancton et des plantes aquatiques en eau douce. Les apports en phosphore constituent donc la cause directe de l'eutrophisation des cours d'eau, c'est-à-dire de la croissance excessive de plantes aquatiques qui peut mener à un déficit en oxygène nuisible aux autres espèces (**Painchaud. 1997 ; Parent. 1990**). Ce déficit en oxygène peut causer la mortalité de plusieurs espèces animales et végétales.

L'utilisation de grandes quantités de phosphore sous forme de fumiers et d'engrais minéraux entraîne à long terme la saturation des sols et provoque l'enrichissement des eaux de surface des bassins agricoles (**Simard et al. 1995**).

II.2.3 Impact de la fertilisation chimique sur l'air

L'impact de l'utilisation d'engrais sur le changement climatique tient à l'émission des engrais azotés dans l'air se traduisent par de l'ammoniac, précurseur des particules fines et ultrafines dans l'atmosphère, oxydes d'azote (NOx) et de protoxyde d'azote (N₂O) en provoquant des pluies acides. Ces émissions sont liées à l'application d'engrais minéraux (**Marcus et Simon. 2015**). Les engrais minéraux ont également un effet indirect sur le changement climatique du fait de l'énergie nécessaire à leur synthèse et leur transport (**Marcus et Simon. 2015**).

II.3 Les avantages des engrais organiques :

Les engrais organiques (**CPVQ, 1993 - la voie agricole. 2003**) :

- protègent la surface du sol et améliorent la structure du sol.
- assimilent les éléments nutritifs du sol autrement lessivé qui seront disponible pour la culture suivante.

- fournissent l'azote (cas des légumineuses).
- accroissent l'activité microbienne du sol l'action mécanique de leurs racines améliore l'aération du sol.

II.4 La production mondiale des fertilisants

La production mondiale des fertilisants a fortement augmenté au cours des 30 dernières années. De 110 Millions de tonnes (MT) par an, la production mondiale a atteint les 225 MT en 2011, selon l'association internationale de l'industrie des fertilisants. Cette dernière estime, par ailleurs, que la demande globale devrait croître de 2,1 % par an en moyenne au cours des cinq prochaines années (IFA, 2007). Après une contraction de 7,6% en 2008/2009, la consommation mondiale a récupéré près de 5% en 2009/2010. Dans son ensemble, la consommation des fertilisants a augmentée de 40% entre 1980 et 2010. Les fertilisants azotés représentent 60% de la consommation mondiale des fertilisants (Figure 03), suivi par le phosphate 25% et le potassium 15% (MAAF, 2010).

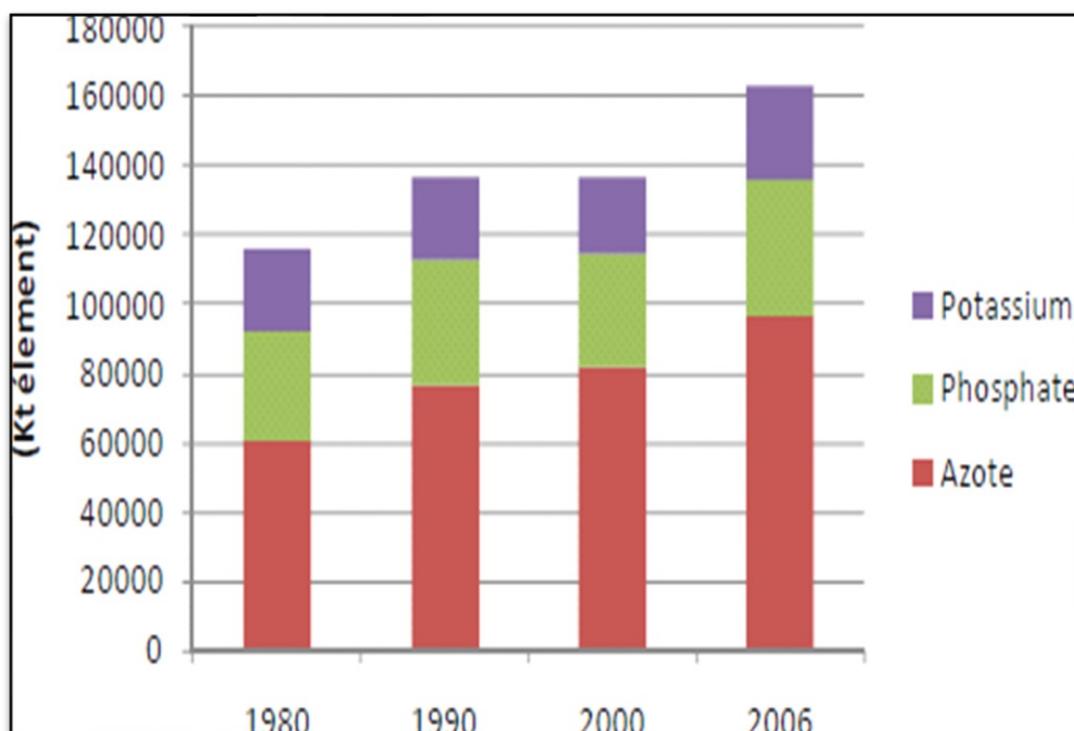


Figure 3 . Consommation mondiale des fertilisants minéraux (IFA, 2007).

III. La sécheresse

La sécheresse est une notion relative, car non seulement ses manifestations sont diverses mais sa définition même varie en fonction de son impact et selon l'approche scientifique (**Reyes-Gómez et al. 2006**). En agriculture, la sécheresse est définie comme un déficit marqué et permanent de la pluie qui affecte les productions agricoles estimées d'après des valeurs moyennes ou attendues (**Gadsden et al. 2003**). D'un point de vue météorologique, la sécheresse est une absence prolongée, un déficit significatif, voire une faible distribution, des précipitations, en relation avec une valeur dite normale (**McKee. et al. 1993**).

III.1 Types de sécheresse

La difficulté de définir la sécheresse pousse les chercheurs à définir des indicateurs de ce phénomène, Il est important de préciser ce que l'on entend par indicateurs de sécheresse. Les indicateurs sont des variables ou des paramètres qui servent à décrire les conditions de Sécheresse. Citons, par exemple, les précipitations, la température, l'écoulement fluvial, le Niveau des nappes et des réservoirs, l'humidité du sol et le manteau neigeux (**OMM. 2016**).

III.1.1 Sécheresses hydrauliques

Diminution de l'écoulement superficiel, assèchement des cours d'eau, des lacs, des chotts voire tarissement des sources et rabattement des nappes (**Boucetta, 2017**).

III.1.2 Sécheresses agricoles

Définit par la présence dans le sol d'une quantité d'eau suffisante pour assurer la croissance des cultures et du fourrage sur une période de temps déterminée (**OMM. 2006**).

III.1.3 Sécheresses météorologiques

La sécheresse météorologique est caractérisée par des précipitations insuffisantes. Il s'agit donc d'une période qui peut varier d'un mois ou à l'autre, voire dans des cas extrêmes, voire de plusieurs années, pendant lesquelles les précipitations sont inférieures à la normale (**Benyahia. 2016**).

III.1.4 Socio-économique

Définir la relation entre l'offre et la demande de matières premières économiques et certains éléments de sécheresse météorologique, hydrologique ou agricole (**Gherbi, 2017**).

III.2 Les conséquences de la sécheresse

D'après Amigues et al. (2006), à l'échelle annuelle, les conséquences d'une sécheresse dépendent de sa période de démarrage (par rapport au stade cultural) et de sa durée d'action. Les effets observés au champ le plus souvent sont :

- une levée incomplète et irrégulière (en vagues) : défaut de peuplement plus grave pour les cultures qui ne se ramifient pas (betterave, tournesol...), hétérogénéité dans les stades Phénologiques jusqu'à la récolte...
- une implantation racinaire médiocre et superficielle : couverture du sol retardée, carences racocées, sensibilité à la sécheresse de fin de cycle.
- un défaut ou un retard de mise en solution des engrais (azotés) et des pertes par volatilisation.
- un défaut de prélèvement du nitrate dans les horizons superficiels, qui sont les plus Concentrés et les plus sensibles à la sécheresse édaphique - une réduction de la surface Foliaire, de la biomasse aérienne et des organes fructifères, en raison d'un défaut de Transpiration et d'une carence azotée.
- une sénescence accélérée et un défaut de remplissage du grain (ou une réduction de calibre des fruits).
- des conséquences variables sur la qualité du grain ou du fruit.

III.3 Impact du changement climatique en Algérie

Parmi les pays du Maghreb, l'Algérie semble être le pays le plus vulnérable vis-à-vis de la sécheresse et du changement climatique. Le pays arrivait difficilement à couvrir les besoins en eau potable de la population, ce qui l'a contraint à s'orienter vers une politique de Dessalement de l'eau de mer (Kettab. 2001). La centaine de barrages qui mobilise les eaux de surface se remplissaient mal et font face à un envasement continu, une évaporation excessive et des fuites non négligeables (Remini et al. 2009 ; Touati. 2010).

Chapitre II

I. Les mycorhizes

I.1 Généralités

La majorité des plantes supérieures terrestres vivent en étroite symbiose avec les champignons (Smith et Read. 2008). Il s'agit d'un phénomène fondamental et universel qui s'élabore au niveau du système racinaire des plantes vasculaires et des bryophytes. Les organes résultant de cette association sont appelés mycorhizes (Smith & Read. 2010). D'origine gréco-latine, le terme mycorhize (« mukês » pour champignon et « rhiza » pour racine) décrit de nombreuses et diverses associations racine-champignon (Parniske. 2008).

Actuellement, on définit donc les mycorhizes comme étant des associations symbiotiques contractées par les racines des végétaux avec certains champignons du sol (Koide and Mosse. 2004). On les trouve dans de nombreux environnements et leur succès écologique reflète une forte diversité des capacités génétiques et physiologiques des champignons endophytes (Bonfante and Anca. 2009). La grande diversité génétique et physiologique des champignons mycorhiziens explique leur ubiquité à tout type de sol (Selosse and Le Tacon. 1998). Environ 6000 espèces dans le Glomeromycotina, Ascomycotina et Basidiomycotina ont été enregistrées comme mycorhiziennes.

Les symbioses mycorhiziennes (353 - 462 Millions d'années) ont jouées un rôle crucial dans l'évolution des plantes terrestres, bien que quelques groupes (*Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Urticaceae*) se soient affranchis tardivement de toute relation avec des champignons symbiotiques (Simon et al. 1993).

L'association racine-champignon est basée sur des profits réciproques et des échanges bilatéraux d'éléments nécessaires au bon développement des deux partenaires (Jakobsen. 1995). Les symbioses mycorhiziennes jouent un rôle essentiel dans l'absorption des nutriments dans les écosystèmes terrestres : en effet, les champignons, grâce à leur structure mycélienne, fournissent des éléments minéraux et de l'eau à la plante, en échange de squelettes carbonés issus de la photosynthèse (Smith et Read. 1997; Karandashov and Bucher. 2005; Parniske. 2008; Smith and Read. 2009). La forme filamenteuse du mycélium du champignon, dix fois plus fine que les plus petites racines, est particulièrement adaptée à l'exploration de grands volumes de substrats. Comme un hyphes de champignon a un rayon dix fois plus petit qu'une radicelle, son rapport surface/volume est cent fois plus grand. Il faut

donc cent fois moins de volume et donc de matériel biologique pour créer une même surface d'absorption. Les mycorhizes permettent l'exploration d'un volume mille fois plus important que les racines (**Raven et al. 2017**).

L'association mycorhizienne est très répandue puisqu'elle concerne plus de 80% des plantes terrestres (que ce soit angiospermes, gymnospermes, ptéridiophytes, lycopodes ou mousses) à l'état naturel (**Hause et Fester. 2005**).

Les différents types de mycorhizes (Figure 1) existant se distinguent à la fois par les groupes taxonomiques des partenaires symbiotiques impliqués et par les structures typiques formées par la symbiose. La position taxonomique de la plante et des partenaires fongiques définit les types de mycorhizes. Ainsi, les structures générées par l'association mycorhizienne peuvent être classées sur la base de critères écologiques, morphologiques et physiologiques. On distingue plusieurs types de mycorhizes : les endomycorhizes, les ectomycorhizes, et les ectendomycorhizes, ainsi que les mycorhizes arbutoïdes, monotropoïdes et orchidoïdes (**Dickie et al. 2006**).

Dans la partie qui suit, nous nous intéresserons particulièrement aux endomycorhizes arbusculaires constituant le type de mycorhizes le plus ancien et ayant coévolué semble-t-il avec les plantes terrestres depuis 460 millions d'années (**Redecker et al. 2000; Simon et al. 1993**).

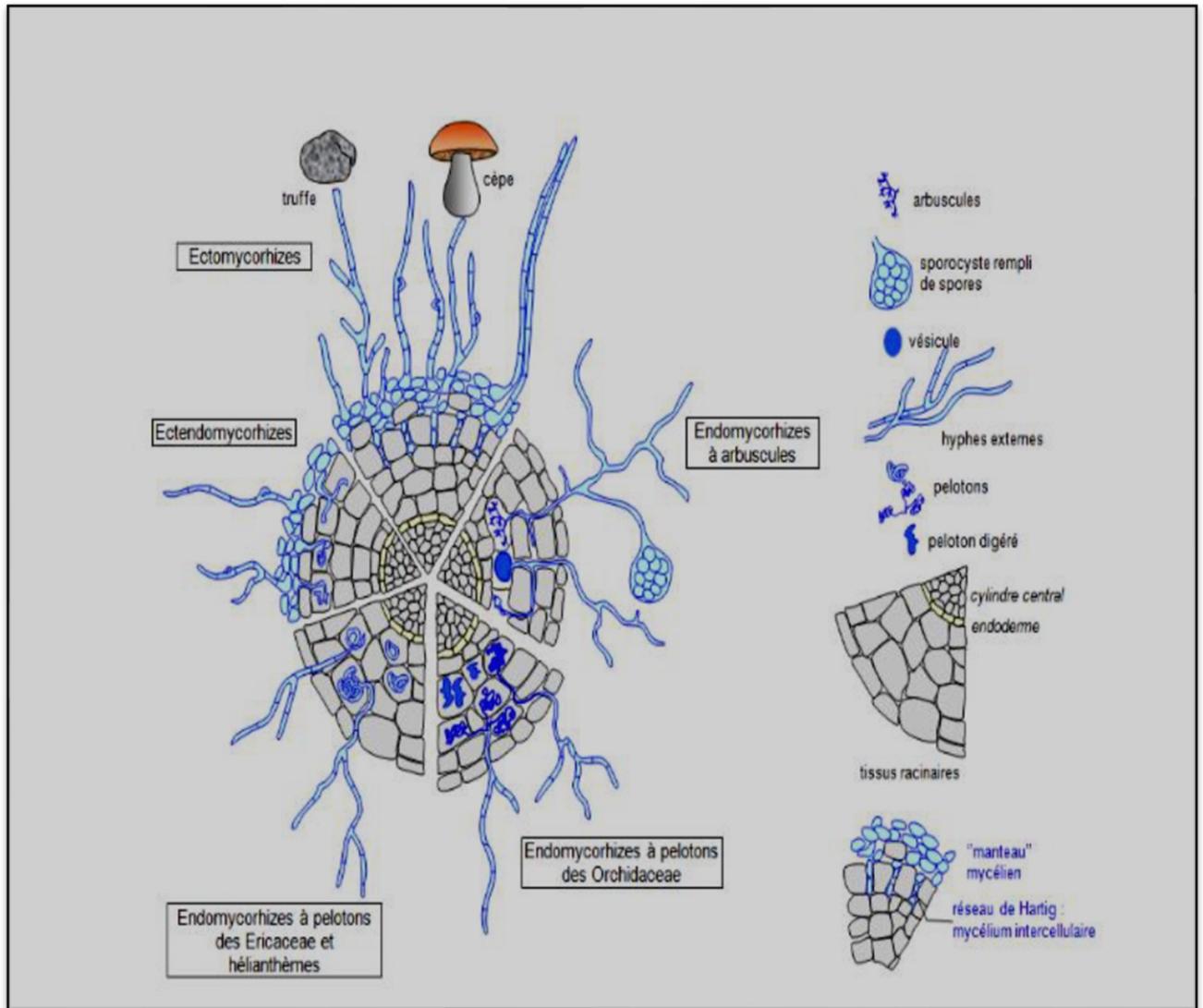


Figure 4. Schéma des principaux types de mycorhizes représentés sur une coupe transversale de racine d'après **Le Tacon (1985)**.

I.2 Différent types de mycorhizes :

I.2.1 La symbiose ectomycorhizienne

Les ectomycorhizes du grec *ektos*, à l'extérieur chez lesquelles les champignons se développent essentiellement autour de la racine, en formant un manchon mycélien ; de ce manteau part un réseau d'hyphes qui se développe entre les cellules corticales de la racine (réseau de Hartig) sans jamais entrer à l'intérieur de ces dernières. Ce type d'association est représenté surtout chez les essences forestières des régions tempérées et de la forêt boréale, mais il a été décrit aussi chez quelques espèces tropicales de la famille des Dipterocarpaceae, Euphorbiaceae, Cesalpiniaceae, Myrtaceae et Fagaceae (**Redhead. 1980**).

La symbiose ectomycorhizienne (Figure 05) se traduit par la formation d'ectomycorhize (ECM), organe mixte, et par l'apparition de fructifications appelées sporophores visibles à proximité de la plante hôte (**Bâ et al. 2011**). Le champignon forme un manteau qui enveloppe les racines, et présente un réseau d'hyphes, appelé réseau de Hartig, lieu d'échange entre les deux symbiotes. Qui pénètre entre les cellules épidermiques et corticales racinaires sans jamais traverser leur paroi (**Dickie et al. 2006**).

Les arbres sont majoritairement impliqués dans cette symbiose, mais on trouve aussi des arbustes, des lianes et des herbacées. La diversité des champignons ectomycorhiziens est évaluée de 20.000 à 25.000 espèces appartenant majoritairement à des Basidiomycètes et Ascomycètes et plus rarement à des Gloméromycètes (**Bâ et al. 2011 ; Maiti. 2012**). Néanmoins les ectomycorhizes ne concernent qu'environ 5% des espèces et plus particulièrement les plantes ligneuses formant du bois, comme les arbres et arbustes. On s'intéresse donc à celles-ci plus en foresterie qu'en agriculture ou horticulture, elles permettent de faciliter l'absorption d'eau et la nutrition de la plante hôte (**Bonfante et Genre. 2010**).

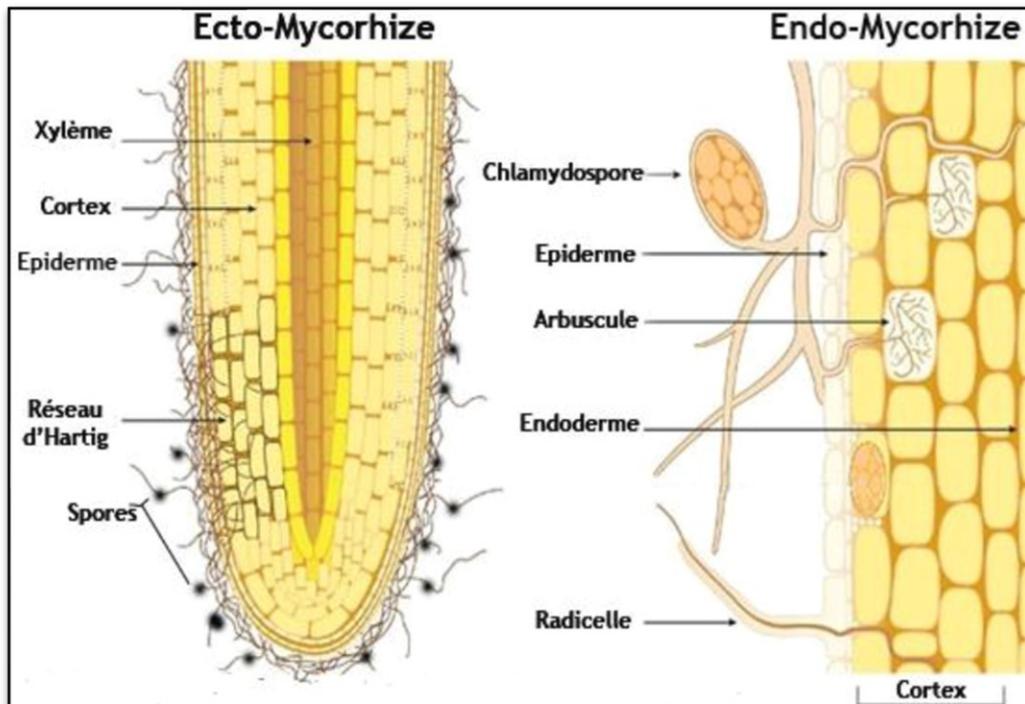


Figure 5 . Schéma de la colonisation des champignons ectomycorhiziens et endomycorhiziens à arbuscules (**Modifiée de Bonfante et Genre. 2010**).

I.2.2 Les mycorhizes éricoïdes

Les mycorhizes éricoïdes sont exclusivement formés par les plantes appartenant à l'ordre des éricales (Ericaceae, Epacridaceae, et Empetraceae). Le champignon pénètre l'épiderme et forme des pelotons mycéliens. Les champignons impliqués sont principalement des ascomycètes et quelques Basidiomycètes (**Perotto et al. 2002**). Les plantes formant des mycorhizes éricoïdes se rencontrent surtout dans des milieux sujets à l'entourbement (**Fortin et al. 2016**).

I.2.3 Les mycorhizes des orchidées

Ces mycorhizes sont uniques du fait qu'elles surviennent seulement chez la famille des Orchidacées (**Peterson et al. 2004**). Leur principale caractéristique est la formation de pelotons d'hyphes cloisonnés dans les cellules corticales (**Paek et Murthy. 2013**). Les champignons impliqués sont principalement les Basidiomycètes (**Berch et al., 2009**). Il en existe plus de 100 espèces (**Raven et al., 2000**).

I.2.4 Les ectendomycorhizes

Les ectendomycorhizes sont des formes intermédiaires qui possèdent à la fois les caractéristiques des ectomycorhizes, c'est-à-dire, un réseau de Hartig bien développé et un manteau fongique plus ou moins épais, ou absent dans quelques cas, et les caractéristiques des endomycorhizes soit la pénétration à l'intérieur des cellules corticales par les hyphes (**Yu et al. 2001**). Ces derniers, présentent à l'intérieur des cellules différents degrés de prolifération.

Ils sont soit très courts (mycorhizes monotropoïdes), ou sous forme de pelotons (mycorhizes arbutoïdes) (**Peterson et al. 2004**).

I.2.5 Les endomycorhizes

A l'inverse des ectomycorhizes, les hyphes des endomycorhizes pénètrent à l'intérieur des cellules où leur prolifération conduit à la formation d'arbuscules ou de pelotons. Le réseau de Hartig et le manteau fongique sont absents, seul un lâche réseau d'hyphes extraracinaire entoure les racines (**Fortin et al. 2008 ; Bonfante et Anca. 2009**). Il existe trois types de symbioses endomycorhiziennes : le mycorhize à arbuscule, le mycorhize éricoïde qui se forme entre les plantes de la famille des Ericacées, et le mycorhize orchidoïde strictement limitée à la famille des Orchidacées.

La symbiose mycorhizienne à arbuscule (SMA) est la symbiose endomycorhizienne la plus répandue. Elle se caractérise par la mise en place d'une structure extrêmement ramifiée d'échanges bidirectionnels : l'arbuscule (**Karandashov et Bucher. 2005; Parniske. 2008; Bonfante et Genre. 2010**). Les champignons mycorhiziens à arbuscule (CMA) dépendent entièrement de leur hôte pour leur nutrition carbonée, ce sont des biotrophes obligatoires (**Bago et al. 2000**).

Les CMA sont des champignons telluriques appartenant à un groupe très homogène et regroupés dans la classe des Gloméromycètes, le sous-phylum des Glomeromycotina (**Spatafora et al. 2016**) et le phylum des Mucoromycota (**Bonfante et Venice. 2020**). Ces champignons sont présents dans la plupart des sols. Ils réalisent des symbioses avec plus de 80% des espèces végétales terrestres, incluant une grande diversité d'espèces dicotylédones, monocotylédones, gymnospermes, ptéridophytes, lycopodes ou encore bryophytes (**Kistner et Parniske. 2002; Schüßler et Walker. 2010**).

I.2.6 Les mycorhizes à arbuscules.

Les mycorhizes à arbuscules font partie des endomycorhizes, le type de mycorhizes le plus ancien et le plus répandu. Ils impliquent plus de 200 espèces de champignons microscopiques qui appartiennent au phylum des Glomeromycota (**Schüßler et al. 2001**). Ces champignons forment des symbioses avec les racines d'environ 80 % de plantes vasculaires de la planète (**Smith et al. 2003; Fortin et al. 2008**). Les fougères, les lycopodes, plusieurs des conifères, les monocotylédones, les dicotylédones et la majorité des plantes à fleurs sont tous pourvus de mycorhizes arbusculaires (**Fortin et al., 2008**).

Les champignons mycorhiziens arbusculaires (CMA) sont des symbiotes obligatoires, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent pas se développer en l'absence d'une plante hôte. Pour établir la mycorhization, les champignons mycorhiziens à arbuscules doivent coloniser le système racinaire d'une plante par son mycélium. Chez les mycorhizes à arbuscules, le partage des nutriments entre la plante et le champignon se produit au niveau d'une structure unique, nommée arbuscule. Cet organe très ramifié en forme de petit arbuste est développé par le champignon à l'intérieur des cellules corticales des racines de la plante. L'importante surface de ces structures facilite les échanges de nutriments. Rattaché aux arbuscules, un important

réseau mycélien extra-racinaire colonise le sol. Le champignon développe également au niveau de la racine des structures de réserve appelées vésicules et produit des spores au niveau du mycélium (figure 5). Les hyphes (à l'extérieur et à l'intérieur des racines), les vésicules et les spores permettent aux champignons de survivre en l'absence de la plante hôte et de se reproduire (Hopkins. 2003; Smith et Read. 2008). Par conséquent, toutes ces structures sont considérées comme des propagules pouvant former de nouveaux mycorhizes.

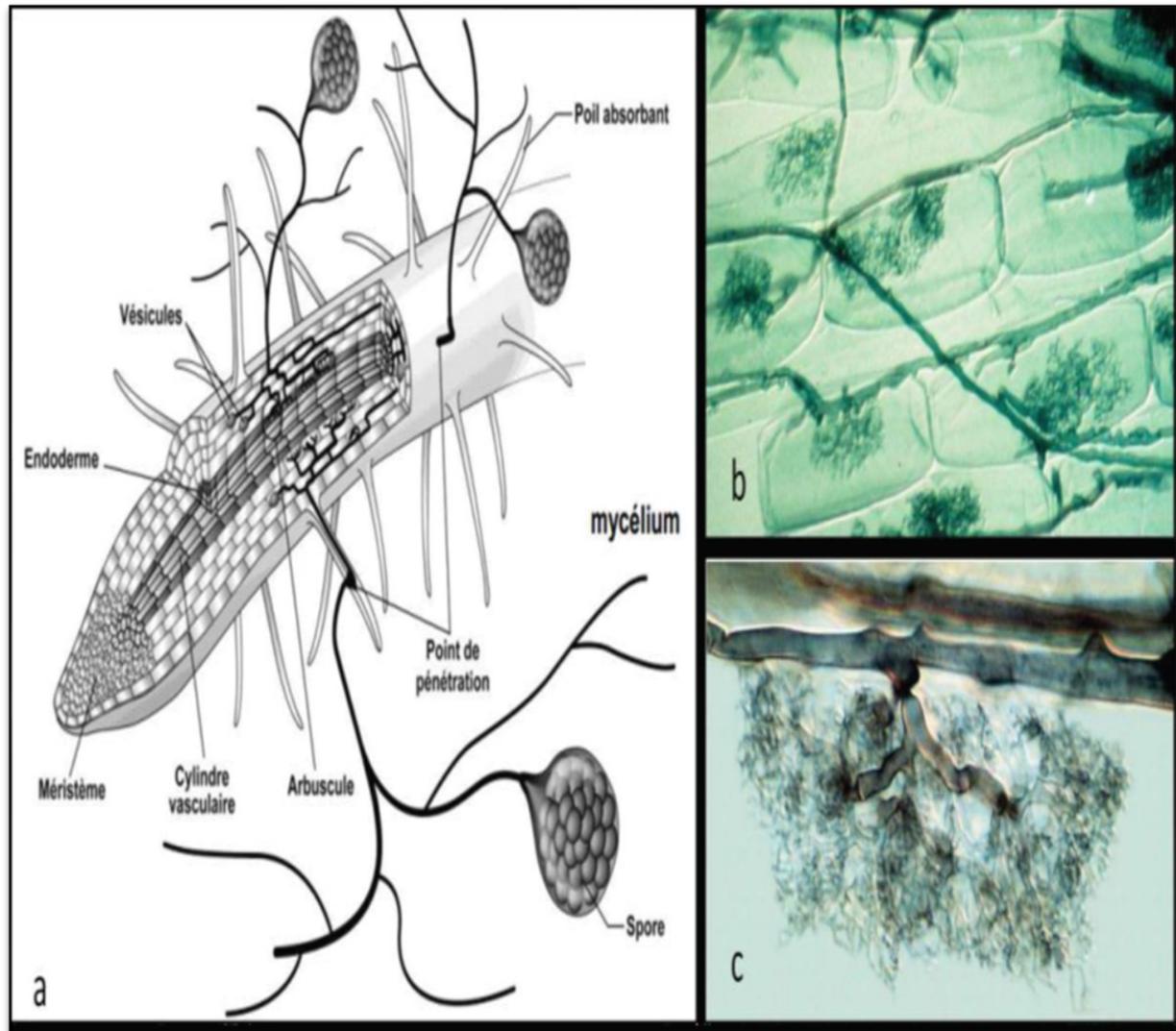


Figure 6 . (a) Représentation schématique des mycorhizes arbusculaires; (b) Photo du mycélium intracellulaire et des arbuscules; (c) Photo d'un arbuscule (compilation d'après Fortin et al. 2008).

Leur croissance est essentiellement hypogée, mais certains champignons mycorhiziens arbusculaires formant des sporocarpes, fructifient à la surface du sol (Redecker et Schüßler. 2014). La reproduction des CMA est asexuée et est assurée par les spores. Cependant, quelques groupes se reproduisent par les hyphes ou les fragments racinaires déjà colonisés. On utilise le terme propagule pour désigner ces structures puisque elles servent toutes à la propagation de l'espèce (Fortin et al. 2008). Leurs spores multinuclées et riches en globules lipidiques et protéiques sont relativement grandes. Elles se rencontrent séparées ou dans des

sporocarpes (Redecker et Schüßler. 2014) avec un diamètre compris entre 22 et 1050µm (Souza. 2015).

I.3 Structure des mycorhizes arbusculaires

Les principales structures sont : les spores, les hyphes, l'appressorium, les vésicules et les arbuscules.

a. Les spores

Les spores sont produites sur le mycélium externe des mycorhizes arbusculaires, à l'extrémité des hyphes (Garbaye. 2013). Elles ont une structure unicellulaire de forme généralement globoïde à paroi épaisse formée de plusieurs couches de différentes textures reliées au réseau filamenteux par une hyphe suspenseur de morphologie variée. Les caractères morphologiques étant réduits et varient souvent selon la maturité des spores étudiées (Blaszkowski. 2008). Elles sont composées d'une paroi extérieure, une paroi intérieure et de structures de pré-germination (Souza. 2015).

Chez beaucoup d'espèces, la paroi des spores est simple et ne diffère pas fondamentalement des parois des hyphes (chlamydospores globoïdes), cependant, chez d'autres genres, les spores ont plusieurs parois, développent des boucliers de germination complexes, et ne sont presque pas homologues avec les spores globoïdes (Pöggeler et Wöstemeyer. 2011).

Leurs tailles varient de 22 à 1050 µm de diamètre. Ce sont les plus larges spores produites dans le royaume Fungi (Souza. 2015). Elles contiennent des réserves nutritives lipidiques sous forme de gouttes huileuses et un grand nombre de noyaux (de 800 à 35000 noyaux haploïdes par spore) (Garbaye. 2013).

Les spores sont transportées via plusieurs vecteurs, dont le vent, les rongeurs (Allen et al. 1993), les vers de terre, les microarthropodes (Klironomos et Moutoglis. 1999) et même en dispersion anthropique (Schwartz et al. 2006).

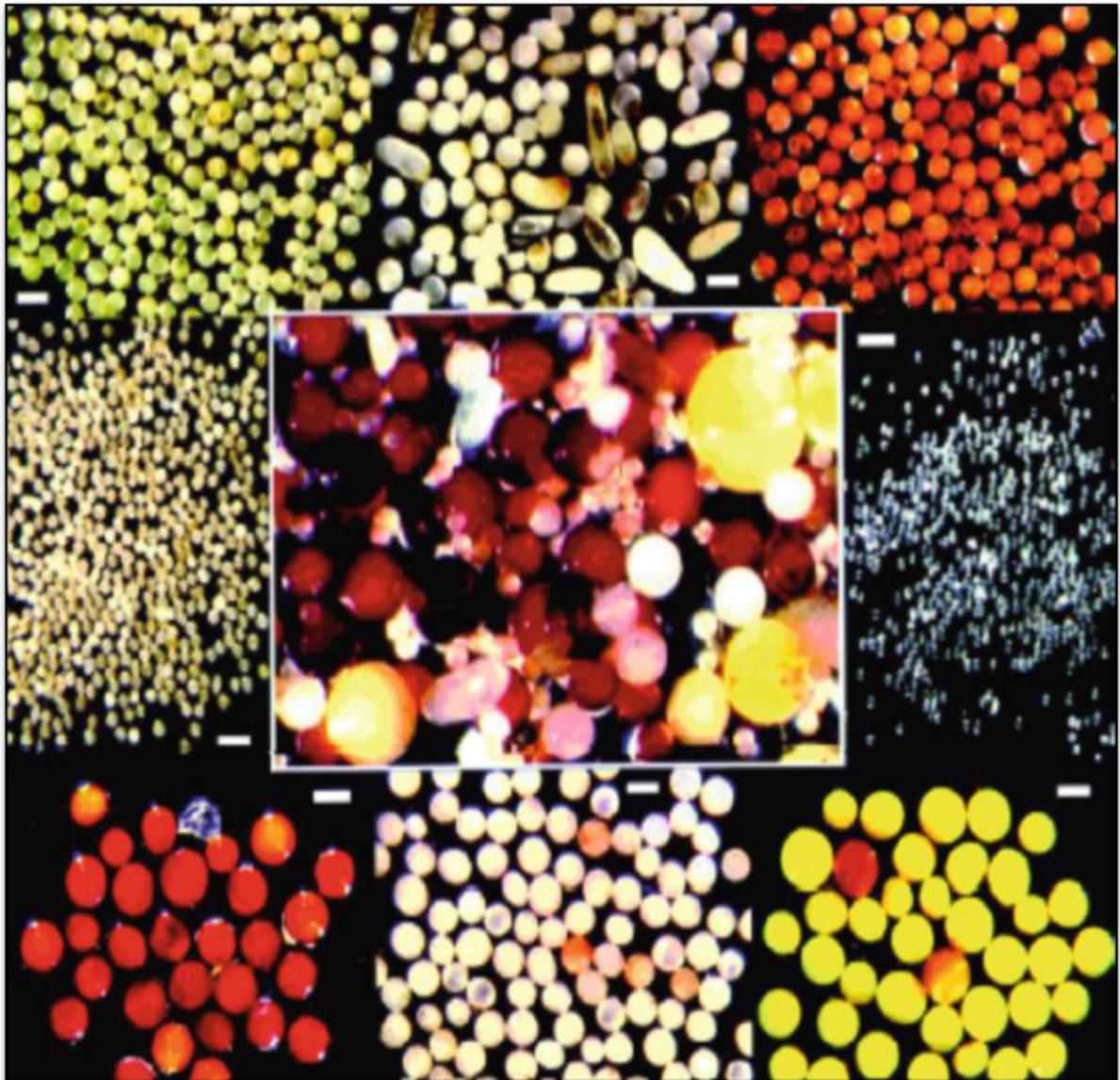


Figure 7. Un aperçu des spores des champignons AM. En partant du coin supérieur gauche et en se déplaçant dans le sens des aiguilles d'une montre autour de l'image composite centrale des spores mycorhiziennes, les espèces représentées sont *Scutellospora calospora*, *S.pellucida*, *S.heterogama*, *Archaeospora trappei*, *Gigaspora gigantea*, *G. rosea*, *Acaulospora collosica* et *A. morrowiae* (Bever et al. 2001; Shah. 2014).

b. L'hyphe

Les hyphes sont des filaments mycéliens intra ou extra-racinaires permettant aux champignons d'explorer le sol et de coloniser la plante hôte. La pénétration du mycélium dans les cellules du cortex racinaire se fait par l'intermédiaire de l'haustorium (suçoir), gonfle en formant des vésicules ou se ramifie en donnant une forme arborescente (Luttge et al. 2002).

Le mycélium intracellulaire est en relation avec des hyphes externes à la racine qui diffusent dans le sol. Elles augmentent ainsi considérablement le volume de sol exploré par la racine.

c. L'appressorium

Les hyphes adhèrent ensuite à la racine et différencient au contact du rhizoderme une structure spécialisée appelée : appressorium. Ce dernier constitue un renflement elliptique de 15 à 80 μm du filament mycélien (**Glenn et al. 1985**) dont la paroi imprégnée de mélanine s'épaissit localement et assure le maintien d'une pression osmotique très élevée (**Duhoux et Nicole. 2004**). La formation de cet organe est considérée comme l'évènement le plus décisif dans la reconnaissance et la colonisation de la plante-hôte (**Giovanetti et Sbrana. 1998**). Il est formé en présence des racines de l'hôte après 36 heures d'interactions entre la plante et le champignon. Ensuite, la pénétration du champignon est caractérisée par la production localisée d'hydrolases qui vont dégrader la paroi de la plante et provoquer, sous l'influence de la pression hydrostatique élevée, la progression d'un filament intrusif (**Duhoux et Nicole. 2004**).

d. Les vésicules

Certaines hyphes perforent la paroi cellulaire et pénètrent à l'intérieur de la cellule, se dilatent à leur extrémité pour former d'énormes ampoules inter ou intracellulaires, en général dans les couches superficielles de la racine (épiderme et exoderme) (**Dexheimer. 1997; Duhoux et Nicole. 2004**). Ce sont des structures ovales ou lobées irrégulièrement, aux parois fines et contenant des lipides, produites sur les hyphes dans le cortex racinaire et servent d'organe de stockage au champignon (**Kapoor et al. 2012 ; Ravichandra. 2014**). Lorsqu'elles sont âgées, elles servent de structure de reproduction (**Teotia et al. 2017**).

e. Les arbuscules

L'hyphe de pénétration se ramifie un grand nombre de fois pour réaliser une structure rappelant un petit arbre ou un tronc (**Dexheimer. 1997**), ce sont les arbuscules. Il s'agit de suçoirs très ramifiées enveloppées par une membrane péri-arbusculaire d'origine végétale, qui entoure une paroi fongique très mince, dont la composition est légèrement différente de la cellule. Les cellules envahies contiennent d'avantage de plastes et de mitochondries et leurs noyaux deviennent enflés et multilobés, mais elles reprennent un aspect normal après la sénescence et la disparition de l'arbuscule (**Davet. 1996**). Elles sont de deux types Arum et Paris dépendant du génome de la plante (**Giovanetti et Sbrana. 1998**).

L'arbuscule a pour rôle d'augmenter de 2 à 3 fois la surface de contact entre la cellule et l'hyphe. Il exerce une influence sur la cellule-hôte dont le volume du cytoplasme peut augmenter de 20 à 25 % (**Hopkins. 2003**). On attribue à cette interface un rôle dans le transfert du phosphore et du carbone entre les deux partenaires (**Gobat et al. 2003**). La croissance intracellulaire de l'arbuscule est généralement importante alors que les cellules de la plante hôte apparaissent (**Teotia et al. 2017 ; Drain et al. 2017**).

La durée de vie des arbuscules est courte. Ils deviennent sénescents au bout de 2 à 15 jours, se résorbent progressivement jusqu'à ce qu'il ne reste que le tronc (**Brundrett. 2008**). Cette même cellule peut être à nouveau envahie par un autre arbuscule (**Duhoux et Nicole. 2004**).

I.4 Cycle de vie des champignons MA

Le cycle de développement des CMA se déroule en plusieurs étapes. Lors de la première phase dite asymbiotique, les spores du champignon, dont la taille est comprise entre 40 et 150 μm (Trépanier et al. 2005), ont une capacité de germination et de croissance pendant quelques jours sans pratiquement entamer leurs réserves énergétiques (Bécard et al. 2004 ; Bécard et Piché. 1989). Cette capacité permet au champignon de maximiser ses chances de rencontrer un partenaire symbiotique et ainsi de poursuivre son cycle de vie (Bago, Pfeffer et Shachar-Hill. 2000). Cette croissance asymbiotique s'arrête si le champignon ne rencontre pas de racines hôtes (Bécard et Piché 1989). En présence d'une plante hôte, le champignon entre dans la phase présymbiotique puis symbiotique.

I.4.1 La phase pré-symbiotique.

La phase pré-symbiotique est une phase de reconnaissance mutuelle, pendant laquelle des signaux moléculaires sont échangés entre les deux partenaires sans qu'il y ait de contact direct entre les deux organismes.

Elle débute par un échange réciproque de signaux diffusibles entre la racine d'une plante hôte et le CMA. Des molécules contenues dans les exsudats racinaires induisent la ramification des hyphes germinatifs du CMA (Buée et al. 2000; Giovannetti et al. 1993). Ces signaux par analogie avec les facteurs Nod ont été appelé facteurs Myc. Dans un travail publié récemment (Maillet et al. 2011) Les strigolactones, une classe de phytohormones dérivées du métabolisme des caroténoïdes, stimulent la croissance et la ramification des hyphes des CMA et sont également impliquées dans la germination des graines de certaines plantes parasites dont le genre *Striga* (Akiyama. Matsuzaki and Hayashi 2005; Besserer et al. 2006). D'autres molécules sécrétées par la plante pourraient aussi être perçues par le champignon mycorhizien, mais leur rôle exact reste à préciser (Lenoir et al. 2017). Des flavonoïdes sont aussi impliqués dans la germination des spores et la ramification des hyphes mais leurs effets semblent contrastés en fonction des conditions (Steinkellner et al. 2007).

Une fois les strigolactones perçues par le champignon MA, on va remarquer une réactivation du métabolisme fongique. On observe des modifications de la forme et de l'activité des mitochondries conduisant à une plus forte respiration (Besserer et al. 2006). Le métabolisme oxydatif et la synthèse d'ATP sont activés en quelques minutes (Besserer et al. 2008).

Les strigolactones sont actives à de très faibles concentrations : elles peuvent induire la ramification du champignon MA à des concentrations de l'ordre de 10-13MU, suggérant l'existence d'un système de reconnaissance très sensible (**Besserer et al. 2006**).

I.4.2 La phase symbiotique

La phase symbiotique de l'interaction commence au moment où le champignon MA entre en contact avec la racine de l'hôte. Cette première étape débute par la formation d'un hyphopode (Fig.8), qui permet au champignon MA d'adhérer à la surface de l'épiderme racinaire (**Bonfante et Genre. 2010**).

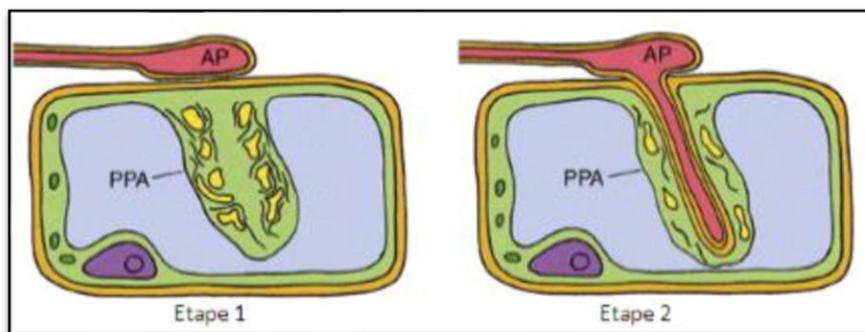


Figure 8. Formation de l'appressorium (**Reinhardt. 2007**).

Le développement de ces champignons n'est pas confiné à la seule racine (**Fortin et al. 2016 ; Bothe et al. 2010**). La relation étroite des CMA avec leurs plantes hôtes se reflète par leur statut biotrophe obligatoire. En l'absence d'un hôte, leur croissance est limitée à une durée relativement courte (20 à 30 jours), après quoi de nombreuses modifications de morphologie fongique qui se traduisent par un arrêt de la croissance des hyphes. La présence de la racine permet donc le développement de mycélium végétatif (**Rai. 2006**). Suite à la formation de l'hyphopode de nombreux gènes sont activés dont des gènes impliqués dans le remodelage de la paroi. On observe une restructuration du cytoplasme de la cellule sous-jacente, indispensable au succès de la pénétration du champignon MA : l'appareil de pré-pénétration (PPA). La formation de cette structure est associée à une migration du noyau qui semble guider le PPA à travers la cellule. Le champignon s'introduit alors à travers le PPA afin d'atteindre le cortex interne où s'établira la symbiose (**Genre et al. 2005 ; Genre et al. 2008**).

Le PPA est un pont apoplasmique endocellulaire à travers lequel le champignon peut traverser les différentes couches cellulaires jusqu'aux cellules corticales (**Genre et al. 2008**). Une fois dans la cellule corticale, les hyphes se ramifient par dichotomie, ce qui produit des hyphes ayant un diamètre de plus en plus petit ; à partir d'un hyphe initial de 10 µm de

diamètre, les dernières ramifications peuvent atteindre moins de 1 μm de diamètre. L'ensemble de ces ramifications prend une forme d'arbuste : les arbuscules, lieux des échanges symbiotiques (**Parniske. 2008**). Simultanément, un réarrangement cellulaire conduit à la migration du noyau depuis le centre vers la périphérie de la cellule et au rassemblement de l'appareil de Golgi, des mitochondries, du réticulum endoplasmique à proximité de l'arbuscule et à la fragmentation de la vacuole (**Lenoir et al. 2017; Bapaume et Reinhardt. 2012**).

Au niveau de l'arbuscule, le mycorhize se caractérise par un complexe membranaire intra-cellulaire constitué de la membrane plasmique du champignon, de la paroi fongique, d'un espace dérivé de l'apoplaste de la plante, appelé espace périarbusculaire, et de la membrane plasmique végétale modifiée dénommée alors membrane périarbusculaire.

Les principaux échanges de nutriments entre le champignon et la plante interviennent au niveau de l'arbuscule par le biais de transporteurs localisés au niveau du plasmalemme fongique et de la membrane périarbusculaires de la plante hôte.

La mise en place des arbuscules se déroule en 2 à 4 jours et survivent de 7 à 10 jours suivant l'association symbiotique pour ensuite se dégrader (**Parniske. 2008; Pumplin et Harrison. 2009**).

Un grand nombre d'espèces de CMA produisent des structures de réserves lipidiques, appelés vésicules, à l'intérieur ou à l'extérieur des racines. Ces vésicules peuvent devenir des propagules capables de coloniser une plante hôte (**Biermann et Linderman. 1983; Declerck. Strullu et Plenchette. 1998**).

Parallèlement à son développement intra-radicalaire, le mycélium se développe à l'extérieur de la racine pour à la fois prélever des minéraux et de l'eau dans le sol, et former une nouvelle génération de spores (**Olsson et Hammer. 2014**).

La croissance coenocytique du mycélium externe, c'est-à-dire sans cellules cloisonnées, peut atteindre plusieurs km par gramme de sol ce qui augmente considérablement le volume prospecté (**Leake et al. 2004**).

Le mycelium extra-radicalaire (ERM) comprend plusieurs sortes d'hyphes. Les plus fins (diamètre de 1 à 5 μm) sont responsables de l'acquisition des nutriments via la différenciation de "branched absorbing structures" (BAS) dont la ramification augmente la surface de contact

avec l'environnement (**Bago et al. 2004**). Les hyphes les plus épais d'un diamètre de 5 à 20 μm constituent le squelette du mycélium. Ils sont impliqués dans l'extension extra-radulaire du champignon et dénommés "runner hyphae" (**Friese et Allen. 1991; Fig. 9**).

Le cycle de vie fongique est terminé après la formation de chlamydozoospores asexués sur le mycélium (**Requena et Breuninger. 2004**).

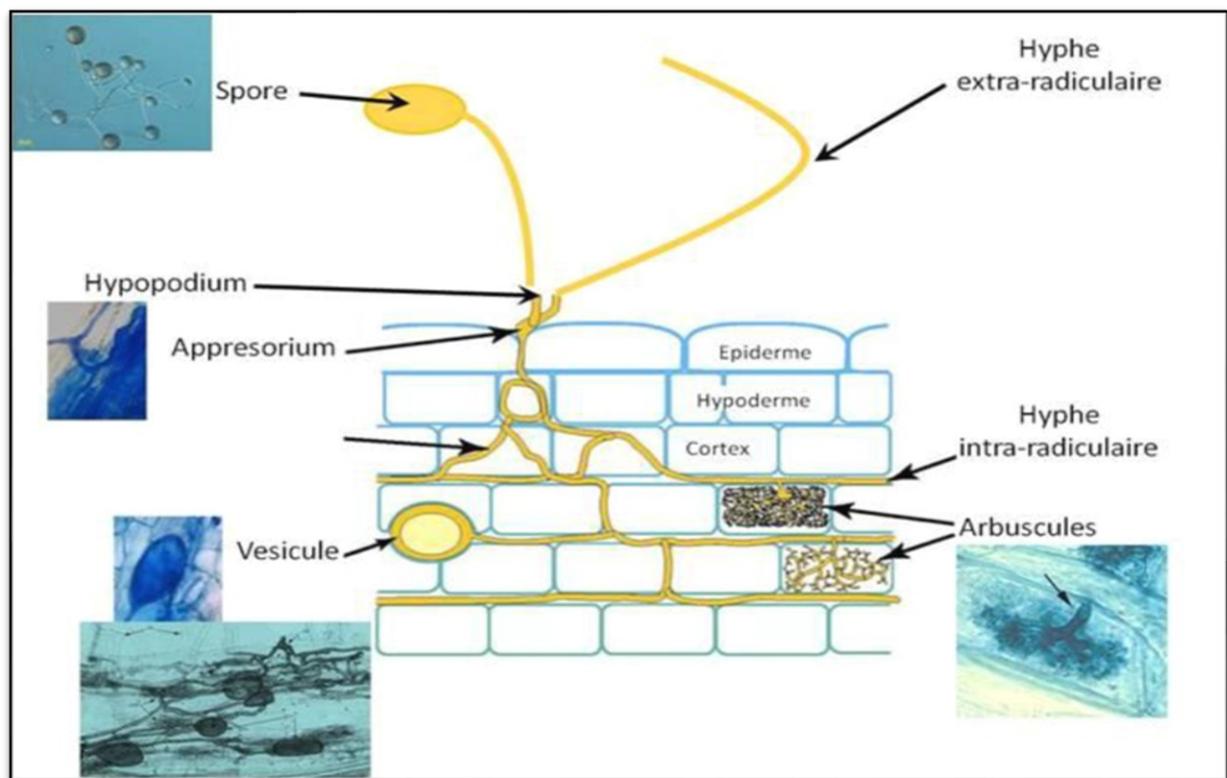


Figure 9. Représentation schématique et photographies (après coloration) des différences structures des champignons mycorhiziens à arbuscules (**Berutti et al. 2014**).

I.5 Les avantages de la symbiose mycorhyzienne arbuscule

I.5.1 Les bénéfices de la symbiose MA pour la plante

De nombreux travaux ont étudié l'impact de la mycorhization sur la plante hôte dans différentes conditions de culture et de stress afin de préciser les bénéfices apportés par la symbiose MA (**Read. 1991**) a écrit qu'indépendamment du type de mycorhizes, si la symbiose mycorhizienne est autant répandue dans le monde végétal, c'est parce qu'elle est bénéfique à la plante sous plusieurs aspects.

I.5.1.1 Acquisition du phosphate par la voie symbiotique

Le phosphore assimilable par les plantes est le phosphate inorganique (Pi) sous forme d'ions orthophosphate (H_2PO_4^- et HPO_4^{2-}) qui sont absorbés au niveau des poils absorbants des racines (**Marschner. 1996**). Le Pi présent en très faible concentration dans les sols (comprises entre 5 et 10 μM) est très peu mobile (**Javot. Pumplin and Harrison. 2007**).

La formation d'une association symbiotique avec les CMA constitue une stratégie alternative pour les plantes mycotrophes. Comme nous l'avons vu précédemment, cette association permet d'augmenter le volume de sol exploré et donc de dépasser la zone d'appauvrissement grâce au mycélium extra-racinaire (**Javot et al. 2007**).

Le mycelium sécrète des phosphatases, de l'acide citrique et des sidérophores qui augmentent la biodisponibilité du phosphate (**Joner et Johansen. 2000; Sato et al. 2019**). La haute affinité des transporteurs fongiques de phosphate, localisés au niveau des hyphes extra-radiculaires, permet l'acquisition du Pi par le champignon même lorsqu'il est présent en très faible concentration dans l'environnement (**Harrison et Buuren. 1995; Fiorilli et al. 2013; Maldonado-Mendoza et al. 2001**).

De cette manière, les plantes possèdent deux chemins potentiels pour leur nutrition phosphatée (Fig. 10) l'absorption directe au niveau des poils absorbants, et l'acquisition du phosphate importé par le champignon au niveau des arbuscules (**Harrison et Buuren. 1995; Maldonado-Mendoza et al. 2001; Fiorilli et al. 2013**).

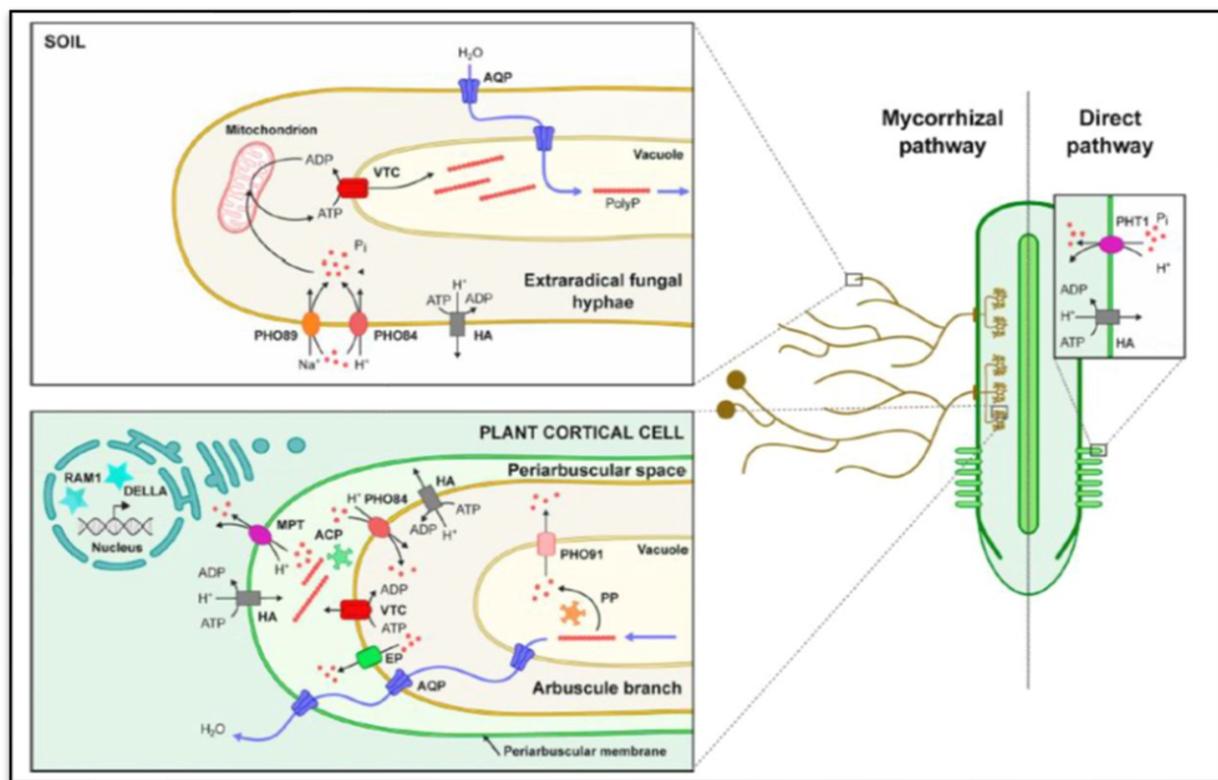


Figure 10. Représentation schématique de l'acquisition du Pi dans une racine mycorhizée (Ferrol, Azcón-Aguilar and Pérez-Tienda, 2019).

Le prélèvement du phosphate par le mycelium extra-radical se fait contre un gradient de concentration. Le processus d'absorption étant énergie dépendant, le phosphore entre dans le cytoplasme via les transporteurs à haute affinité du type $\text{Pi}:\text{H}^+$ symport. Les H^+ -ATPases présentes au niveau des membranes plasmiques permettent de répondre aux besoins énergétiques et génèrent les gradients électrochimiques nécessaires aux transports à travers les membranes (Rosewarne et al. 2007).

Les ions phosphates absorbés par les CMA ont trois allocations possibles : une partie est utilisée par le champignon, une autre partie est cédée à la plante via l'interface arbusculaire, et le reste est mis en réserve dans les vacuoles du CMA sous forme de polyphosphates (Gavériaux, 2012). Les CMA semblent donc potentiellement bénéfiques à la plante hôte en augmentant le prélèvement des ions phosphates pour la plante (Gosling et al. 2006).

I.5.1.2 Acquisition de l'azote par la voie symbiotique

L'azote est présent dans les sols sous forme de composés organiques (peptides et acides aminés) et inorganiques (nitrites, nitrates et ammonium). Le nitrate (NO_3^-) constitue la source d'azote inorganique majoritaire dans les sols (**Marschner. 1996**).

Chargé négativement, il n'est pas retenu par le complexe argilo-humique du sol, qui porte aussi une puissante charge négative. Le mycelium du CMA est capable de prélever l'azote sous forme inorganique avec une nette préférence pour l'ammonium (NH_4^+) car la réduction du nitrate (NO_3^-) en NH_4^+ induit un coût énergétique plus important (**Bücking et al. 2016**).

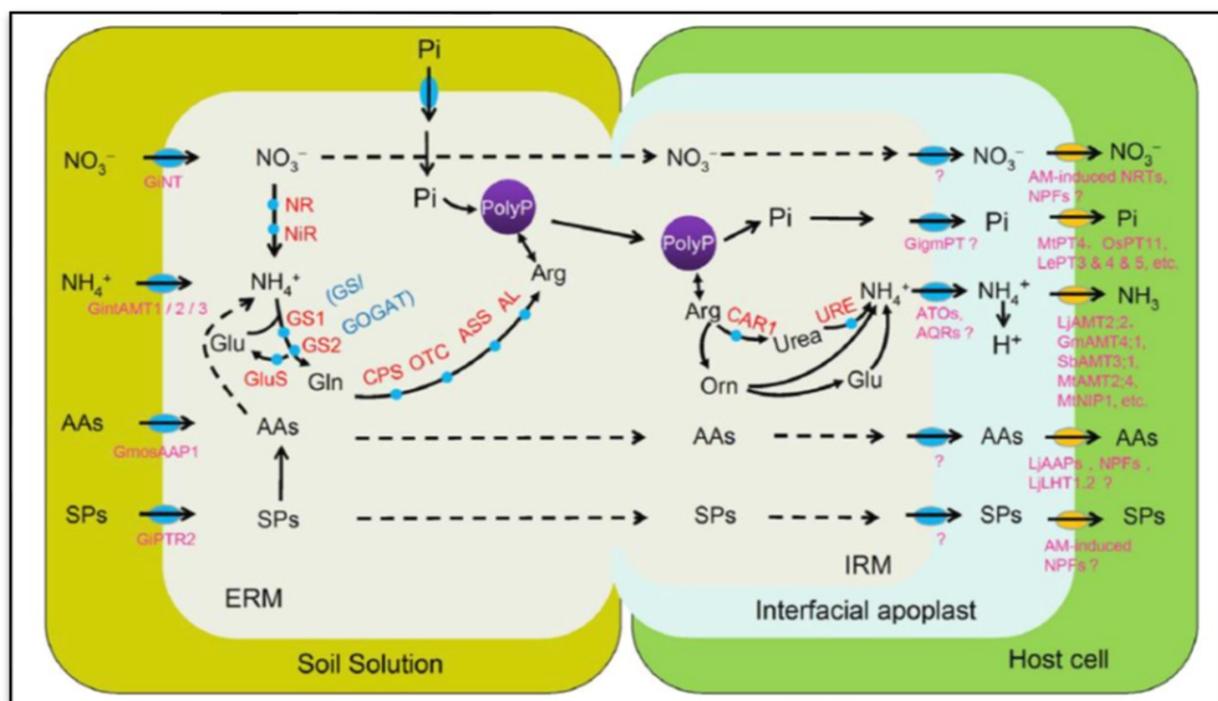


Figure 11. Représentation schématique des mécanismes d'acquisition et d'assimilation de l'azote dans la symbiose mycorhizienne à arbuscule (**Chen et al. 2018**).

I.5.1.3 Tolérance au stress hydrique

La mycorhization permet aussi d'augmenter la tolérance des plantes à divers stress et notamment le stress hydrique. On observe chez les plants mycorhizés un potentiel hydrique plus élevé, expliqué notamment par la meilleure nutrition minérale mentionnée plus haut et par la synthèse de proline au niveau du système racinaire (**Augé. 2001**). La symbiose MA semble ainsi influencer sur l'ajustement osmotique et le maintien d'un gradient de potentiel

hydrique favorable à l'acquisition d'eau par la plante (**Rivera-Becerril et al. 2002 ; Porcel et Ruiz-Lozano. 2004**).

Les stomates peuvent ainsi rester ouverts plus longtemps permettant une meilleure vigueur de la plante. En outre, le développement du système racinaire et la présence d'un réseau mycélien étendu au delà de la rhizosphère, permet à la plante d'accroître considérablement le volume de sol exploré pour le prélèvement d'eau.

Par ailleurs, on a également pu observer une meilleure tolérance des plantes mycorhizées au stress salin et au stress cadmium (**Feng et al. 2002 ; Rivera-Becerril et al. 2002**).

Chez certaines plantes de déserts (exemple les Acacias), les hyphes extra-racinaires peuvent aller extraire l'eau à plusieurs dizaines de mètres de profondeur (**Lambers et al. 2008**).

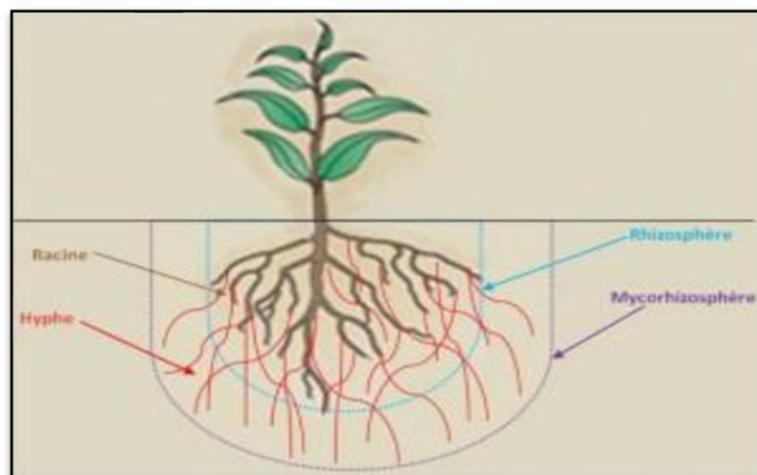


Figure 12. Représentation schématique du volume de sol influencé par les racines et les microorganismes associés et du volume de sol qui environne une racine colonisée par un champignon mycorhizien à arbuscules (**Berutti et al. 2014**).

I.5.1.4 Protection contre les agents nuisibles

Un apport bénéfique de la mycorhization a pu être observé lors de diverses interactions avec des pathogènes. On observe par exemple une diminution des attaques des racines par des nématodes. Les mécanismes de cette résistance ne sont pas encore entièrement élucidés mais il semblerait que les exsudats de plants mycorhizés soient moins attractifs pour les nématodes (**Hol et Cook. 2005 ; Vos et al. 2011**).

Des résistances à divers pathogènes du sol tels que *Aphanomyces*, *Verticillium* ou encore *Phytophthora* ont été observées (**Harrier et Watson. 2004**).

Différents mécanismes jouent un rôle dans ce gain de résistance chez les plants mycorhizés : l'amélioration de la nutrition, la compétition pour le site de colonisation, la compétition pour les photosynthétats, des changements de la microflore du sol. On observe ainsi, au niveau de la racine, l'accumulation d'espèces réactives de l'oxygène et une production plus rapide et plus intense de certaines enzymes intervenant dans les mécanismes de défenses chez les plantes telles que des chitinases et des glucanases (**Pozo et Azcon-Aguilera. 2007**).

Les plants mycorhizés présentent également une meilleure résistance à certains pathogènes foliaires. En effet, il a été observé que la mycorhization de plants de tomates rendait les plants plus résistants au champignon pathogène *Botrytis cinerea* (**Fiorilli et al. 2011**). Cette meilleure résistance semble liée à l'activation, par le champignon MA, des voies de défenses systémiques : on observe chez les plants mycorhizés une augmentation transitoire de la production de SA pouvant participer à la mise en place de ces mécanismes de défense. En outre, on observe une augmentation du niveau basal de la production de JA chez les plants mycorhizés par rapport aux plants non mycorhizés. Ainsi, cette accumulation de JA induirait, elle aussi, l'activation des voies de défenses systémiques (**Truman et al. 2007**). Il en résulterait une expression plus rapide des gènes de défense chez les plants mycorhizés en cas d'infection par un pathogène (**Garca-Garrido et Ocampo. 2002 ; Liu et al. 2007 ; Campos-Soriano et al. 2010**).

Chez le tournesol, la symbiose MA a montré un effet protecteur contre le pathogène *Plasmopara helianthi*, montrant une réduction de l'infection et de la sporulation du pathogène ainsi qu'une meilleure vigueur de la plante mycorhizée (**Tosi et al. 1993**).

Comme indiqué précédemment, un autre bénéfice de la symbiose MA dans un contexte de stress biotique serait la meilleure résistance à certaines plantes parasites (**Lenzemo et al. 2001, 2007 ; Fernández-Aparicio et al. 2010b**).

I.5.1.5 Acquisition d'oligoélément :

Marschner et Dell (1994) et Clark et Zeto (2000) ont trouvé que les CMA peuvent améliorer la nutrition des plantes en potassium, calcium et magnésium.

I.6 Réseaux mycéliens communs

Les CMA présentent une faible spécificité vis-à-vis de leurs hôtes. On recense environ 270 espèces de CMA sur base de critères morphologiques pour 200 000 espèces végétales mycotrophes (**Parihar et al. 2020**). La faible spécificité d'hôte permet la formation de réseaux mycéliens communs (RMC) entre des individus qui coexistent même s'ils n'appartiennent pas à la même espèce (**Walder et al. 2012**). La mise en place de ce réseau peut résulter de la fusion par anastomose d'hyphes de champignons, génétiquement proches, en symbiose avec des plantes différentes (**Giovannetti et al. 1993**), qui permet la mise en commun du matériel cytoplasmique et nucléaire des deux hyphes.

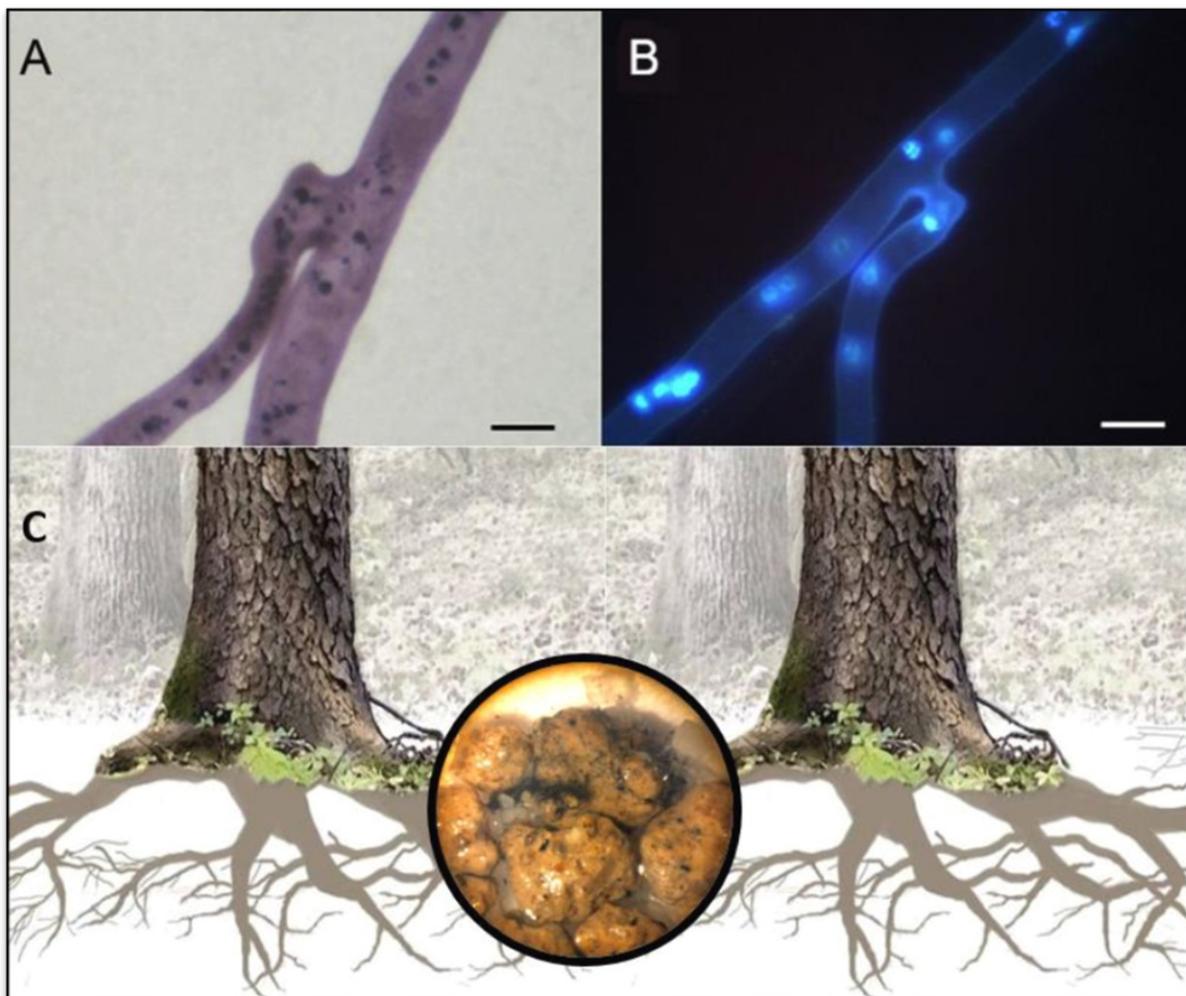


Figure 13 . Mécanismes impliqués dans la formation des réseaux mycéliens communs. Anastomose d'hyphes A) colorés au bleu Trypan (échelle = 5 µm), et B) migration de noyaux visualisée par fluorescence après coloration au 4',6-diamidino-2-phénylindole (échelle = 7 µm), C) Mycorhization d'une autre plante par le mycélium extra-radiculaire d'un champignon déjà impliqué dans une symbiose (**Novais et al. 2017**).

En connectant physiquement les racines des plantes, les RMC permettent le transfert longue distance de nutriments et de signaux phytochimiques. Ainsi, les RMC participent à l'adaptation des végétaux aux conditions environnementales (**Gorzela et al. 2015**).

La transmission des ressources et la communication entre plantes confèrent aux RMC un rôle pilier dans le fonctionnement et la productivité des agrosystèmes malgré une répartition potentiellement asymétrique des éléments échangés entre les plantes à travers le réseau, ou entre les plantes et le champignon (**Lallemand et al. 2018**).

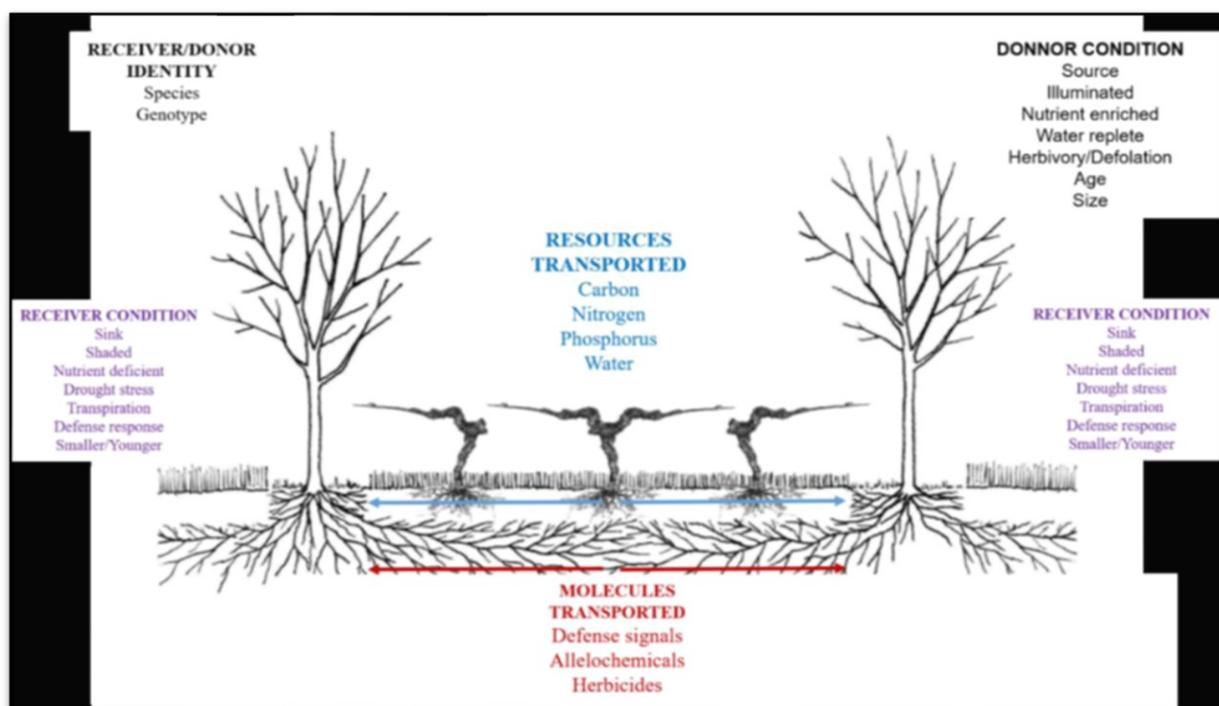


Figure 14. Représentation schématique des ressources et des signaux transportés par réseau mycélien commun (CMN) et des conditions impliquées dans leur transfert entre plantes (modifié à partir de David Dellas, *Arbre et Paysage* 32).

Le réseau hyphale agit comme une extension des racines de la plante hôte, améliorant son efficacité d'explorer le sol (**Gilroy et Jones. 2000**). La longueur des hyphes peut atteindre 111 m.cm⁻³ de sol augmentant ainsi la surface d'échange entre la plante et son environnement. (**Miller et al. 1995**).

I.7 La nutrition carbonée du symbiote fongique

I.7.1 Acquisition du carbone sous forme de sucre par le symbiote fongique

Les CMA peuvent acquérir jusqu'à 20% du carbone fixé via la photosynthèse (**Bago, Pfeffer et Shachar-Hill. 2000**). Chez les plantes, le saccharose (Suc), assurant le transfert

longue distance de sucre du mésophile aux organes puits, est considéré comme le sucre majeur transféré à l'interface plante-champignon (**Bücking et Shachar-Hill. 2005**). C'est pourquoi, lors de la mise en place de la symbiose, l'activité photosynthétique augmente ainsi que l'expression dans les feuilles et les racines des plantes mycorhizées de transporteurs de saccharose (SUTs) qui dirigent les flux en direction du puits symbiotique (**Boldt et al. 2011**).

Une fois le saccharose dans les cellules racinaires colonisées par le CMA, le phloème est déchargé par la voie symplastique de manière passive à travers les plasmodesmes cellulaires ou par la voie apoplastique au moyen des transporteurs de type SUT (**Doidy et al. 2012**). Suc synthases cytosoliques (SUSY), pour produire de l'UDP-glucose et du fructose, et par les invertases cytosoliques (c-INV) ou apoplastiques (C-INV) pour produire du fructose et du glucose (**Schaarschmidt et al. 2007**).

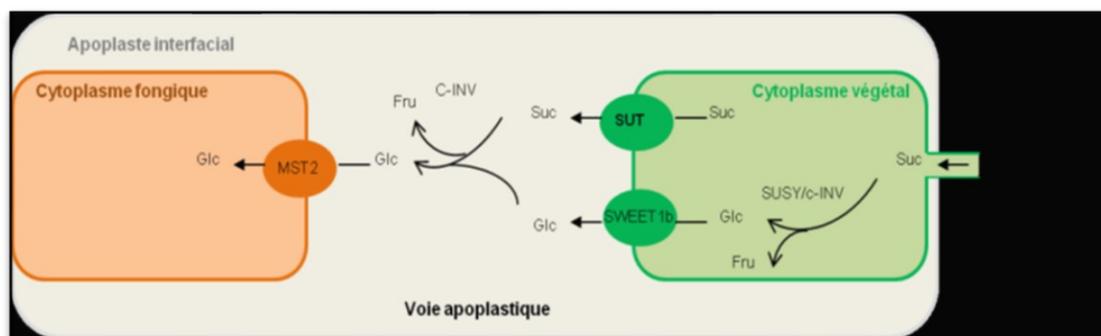


Figure 15. Représentation schématique des voies apoplastique et symplasmique impliquées dans le transfert et l'acquisition de sucres par le champignon mycorhizien dans l'arbuscule (**Schaarschmidt et al. 2007**).

La détermination du rôle des structures intra-radicales fongiques sont incapables d'acquérir du saccharose (**Andrea Schubert et Allara. 2004**). La dégradation du saccharose intervient donc au niveau du cytoplasme et de l'espace périarbusculaire et les produits d'hydrolyse sont destinés au champignon. A cet effet, le saccharose est catabolisé par des transporteurs SWEET (Sugars Will Eventually be Exported Transporter) impliqués dans l'import et l'export des mono- et disaccharides dans la nutrition du symbiote est plus récente.

Les CMA ont la capacité d'acquérir plusieurs types de sucres au niveau des hyphes intra- et extra-radicales via des transporteurs de monosaccharides (MST). Chez *R. irregularis*, RiMST2 est impliqué dans le transport de glucose, de fructose, de xylose, de mannose, de galactose, et des acides glucuronique et galacturonique.

I.7.2 Régulation des échanges trophiques dans la SMA

Comme les CMA sont des biotrophes obligatoires, le carbone fourni par la plante est un bénéfice trophique indéniable pour le mycosymbiote (**Konvalinková and Jansa. 2016**). Chez la plante mycorhizée, une relation mutualiste suppose que les bénéfices nutritionnels acquis dépassent l'investissement carboné accordé à la nutrition du champignon (**Friede et al. 2016**). Lorsque les plantes sont carencées, elles allouent du carbone au CMA, qui en retour leur apporte des minéraux peu mobiles dans le sol (**Johnson. Graham and Smith 1997**). Si ces nutriments sont disponibles sans l'aide d'association mycorhizienne, la plante peut cesser de fournir des photosynthétats au symbiote afin de préserver ses réserves énergétiques (**Blanke et al. 2005**). Les CMA sont donc limités en apport de carbone, et la colonisation des racines est inhibée (**Treseder et Allen. 2002**).

I.7.3 Régulation de la SMA en fonction de la biodisponibilité en phosphate

Il est reconnu depuis de nombreuses années qu'une fertilisation phosphatée de l'ordre de 100 mg ou plus de Pi/kg de sol est défavorable à la symbiose MA (**Graham. 1981**). Une fertilisation élevée en Pi conduit à une réduction significative du nombre d'arbuscules (**Rausch et al. 2001; Bonneau et al. 2013**) du fait de la répression chez la plante de l'expression des gènes des transporteurs de Pi inductibles par la SMA (**Breullin et al. 2010**).

Le développement des arbuscules est alors interrompu avant la ramification des hyphes dans les cellules corticales (**Kobae et al. 2010**). Ceci s'explique principalement par le fait qu'une concentration élevée de Pi dans la racine (**Sanders. 1975**) induit une réduction du flux de carbone vers le champignon après plusieurs semaines d'interaction symbiotique (**Olsson et Hammer 2014**).

L'acquisition par la plante de Pi provenant des arbuscules est en effet nécessaire à un flux de carbone depuis la plante vers le CMA (**Kiers et al. 2011**). L'apport de saccharose à l'hôte végétal stimule l'acquisition et le transfert de Pi à la plante où l'expression du transporteur d'hexoses MST2 chez le champignon est corrélée à celle de MtPT4 chez *M. truncatula* (**Bücking et Shachar-Hill 2005; Helber et al. 2011**). Il a donc été proposé que le transfert de carbone génère un signal contrôlant l'apport de phosphate par le champignon (**Javot et al. 2007; Breullin et al. 2010; Gutjahr et Parniske. 2013; W. Wang et al. 2017**).

Suivant l'hypothèse la plus répandue, l'apport en saccharose réduirait l'incorporation de Pi dans les chaînes PolyP. Il en résulterait une augmentation de la quantité cytoplasmique et apoplastique de Pi dans l'IRM suivant le gradient de concentration (**Bücking et Shachar-Hill. 2005; Fellbaum et al. 2012**). De plus, la dégradation des chaînes de PolyP dans l'IRM et l'efflux de Pi sont stimulés par l'apport en saccharose de la plante (**Solaiman et Saito. 2001**).

I.7.4 Régulation de la SMA en fonction de la biodisponibilité en azote

La réponse de la SMA à la fertilisation azotée dépend des conditions nutritionnelles environnementales, en particulier du ratio N:P dans la solution du sol. D'après la loi du minimum selon laquelle la croissance végétale est contrôlée par le nutriment le plus limitant dans l'environnement (**van der Ploeg et al. 1999**), la biodisponibilité relative de l'azote et du phosphate dans le sol détermine donc l'avantage nutritionnel conféré par la symbiose. La fertilisation azotée est bénéfique à la plante uniquement si le phosphate est limitant (**Johnson et al. 2005**).

De nombreuses études indiquent qu'une fertilisation en azote inorganique de l'ordre d'au moins 100 mg de Ni/kg de sol réduit la colonisation racinaire des CMA (**Blanke et al. 2005**), et limite la quantité de carbone allouée au champignon (**Olsson et al. 2006; Fellbaum et al. 2012**).

De façon analogue au Pi, le transport d'azote symbiotique est stimulé par un apport de carbone à la plante (**Fellbaum et al. 2012**).

I.7.5 Régulation des échanges trophiques en fonction des partenaires impliqués

Selon **Kivlin et al. (2011)**, les écosystèmes naturels peuvent héberger jusqu'à trente espèces différentes de CMA. Certains écotypes mycorhiziens peuvent être plus ou moins efficaces selon la plante hôte considérée (**Sanders. 2002**). Le niveau de coopération des champignons mycorhiziens est estimé en coût de carbone pour l'hôte par unité de Pi transféré. Ce ratio varie en fonction des espèces et des isolats (**Feddermann et al. 2010**) et dépend en particulier des capacités différentes des CMA à développer un mycélium extra-radiculaire et à coloniser l'espace intra-radiculaire (**Chagnon et al. 2013**).

Selon le modèle proposé par (**Kiers et al. 2011**) présenté en Fig19 les espèces les plus coopératives (e.g. *R. irregularis*) investissent le carbone fourni par la plante dans la synthèse

de chitine pour la croissance du mycélium extra-radicalaire, ce qui permet l'acquisition de Pi dans le sol puis le transfert de polyP aux hyphes intra-radicalaires. Dans l'IRM, le polyP est clivé en chaînes plus courtes (PPi) en générant du Pi et son efflux à l'interface des arbuscules. Ces processus sont stimulés par l'apport carboné de la plante. A l'inverse, chez les espèces les moins coopératives, les photosynthétats sous forme de TAG sont stockés via le développement de vésicules (e.g. *G. aggregatum*) ou de spores (e.g. *G. custos*) et la conversion du polyP en PPi est faible dans l'IRM. En cultivant in vitro des racines de *M. truncatula* avec une ou plusieurs espèces de champignons (*R. irregularis* et/ou *G. aggregatum*) et en mesurant les flux de saccharose de la plante au champignon, **Kiers et al. (2011)** ont montré que la plante alloue significativement plus de carbone au champignon le plus coopératif.

La plante peut donc détecter et discriminer les partenaires fongiques, puis récompenser avec plus de carbone celui d'entre eux qui fournit le plus de phosphate.

De même, le partenaire fongique peut discriminer les hôtes végétaux en fonction des ressources carbonées allouées. En cultivant in vitro chaque champignon en présence de deux systèmes racinaires où l'apport de saccharose varie de 0 à 25 mM, il a été mis évidence que l'espèce coopérative *R. irregularis* alloue préférentiellement du Pi à la plante qui lui fournit le plus de carbone (**Kiers et al. 2011**). Une tendance similaire est observée dans le cas de *G. aggregatum*. Cependant la quantité de Pi transférée à la plante est significativement réduite comparativement à *R. irregularis* car le polyP, inaccessible à la plante, est faiblement dégradé dans l'IRM de *G. aggregatum*. Dans l'ensemble, ces résultats indiquent un contrôle bidirectionnel dans l'échange de nutriments entre partenaires mycorhiziens.

Des études en condition ex vitro utilisant un système split-root dans lequel chacune des deux parties du système racinaire est cultivée en présence d'un CMA plus ou moins efficient (i.e. *R. irregularis* > *F. mosseae*) ont permis d'obtenir des résultats complémentaires. Dans ce cas, *F. mosseae*, champignon le moins coopératif, alloue significativement plus de 33P à la plante en présence de *R. irregularis* qu'en son absence (**Argüello et al. 2016**). Cette augmentation s'accompagne d'une réduction en coût 14C par unité de 33P pour *F. mosseae*. Ainsi, la diversité des CMA permettrait de promouvoir la coopération entre les partenaires symbiotiques.

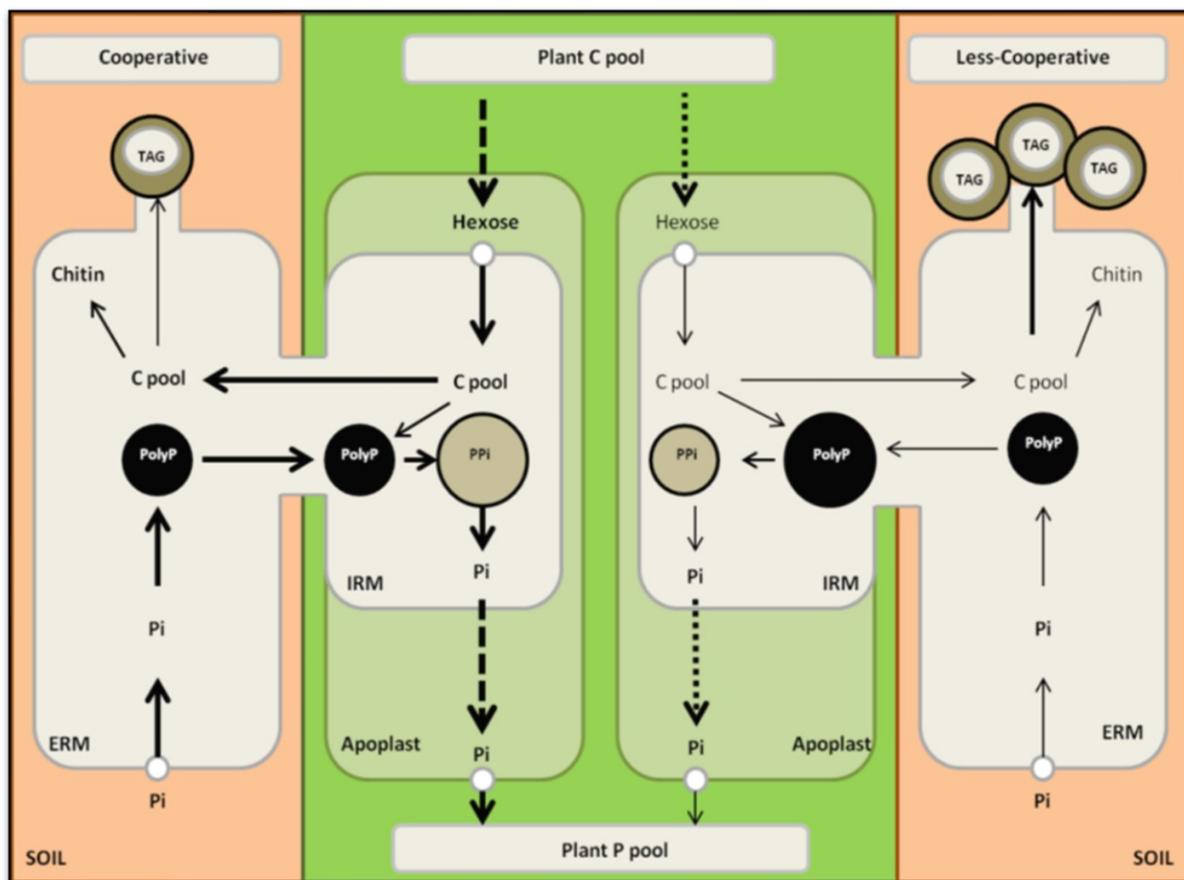


Figure 16 . Modèle illustrant les échanges de carbone et de phosphate dans des racines colonisées par un champignon mycorhizien coopératif (partie gauche du schéma) ou moins coopératif (partie droite du schéma) dans lequel l'épaisseur des flèches est proportionnelle aux flux représentés. L'hôte alloue préférentiellement du carbone au champignon coopératif qui investit ces ressources carbonées dans l'extension des hyphes (synthèse de chitine), ce qui permet un transfert de Pi sous forme de longues chaînes de polyphosphate (PolyP). La dégradation du polyP en chaînes plus courtes (PPI) et en phosphate inorganique (Pi) dans le mycélium intra-radiculaire (IRM) est facilitée par l'apport de carbone. L'accroissement du pool de Pi dans l'IRM facilite son efflux dans l'apoplaste et son transfert à l'hôte. Le champignon moins coopératif investit plus les ressources carbonées de l'hôte sous forme de triacylglycérides (TAG) dans la formation de spores et de vésicules, ce qui limite l'extension du mycélium extraradiculaire (ERM) et l'acquisition de Pi. Le phosphate est stocké dans l'IRM sous forme de polyP et la conversion en PPI et Pi est faible. Le pool de Pi dans le cytoplasme fongique est réduit et son efflux dans l'apoplaste est médié par un gradient de concentration entre le champignon et l'hôte (**Kiers et al. 2011**).

Conclusion

La situation alarmant aujourd'hui dans le monde, nous insister et oblige à réfléchir sérieusement à adopter d'autres optique et des solution innovantes afin de remédier les fait et d'éviter les catastrophes qui nous entoure , alimenter tout le monde c'est une question de survie ou de mort , mais avec ses effets néfaste l'agriculture moderne, menace et mis la vie terrestre en périle, et qui extincte non seulement des espèces mais des écosystèmes entières, ça nous mène à pense sérieusement non seulement à satissefie les besoin alimentaire de peuple mais aussi à préservé l'environnement.

Pour réussir cette « mission de cycle » tous le monde doit participés et Cooper avec les acteurs de premier rang.

Parmi plusieurs solutions en a les champignons mycoriziennes qui font des associations symbiotique avec les plantes, tout en leur assurant une meilleure alimentation minérale, approvisionnement en eaux, et même assurer leur protection contre les agents pathogène et parasites.

La tache attribue et estimé pour les mycorhizes dans l'agriculteur moderne c'est la diminution de taux d'engrais chimique et les produits phytosanitaire utilisé dans l'agriculteur , et aussi préserver l'eau en optimisant leur absorption par la plante, et aussi augmenter la résistance des plantes à la sècheresse.

Les champion mycorizienne vont jouer un rôle primordial dans l'agriculteur et l'atténuation de réchauffement climatique dans les prochaines années à venir.

Perspectives :

y-a-il des maladies qui touchent les mycorhizes et peuvent perturber toute une exploitation agricole ?

Références bibliographiques

- Allen, M.F., Allen, E.B., Dahm, C.N., & Edwards, F.S. (1993).** Preservation of biological diversity in mycorrhizal fungi: importance and human impacts. In: International symposium on human impacts on self-recruiting populations, pp : 81–108. G., Sundnes (eds.). The Royal Norwegian Academy of Sciences, Trondheim, Norvège.
- Augé, R.M. (2001).** Water relations, drought, and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11: 3–42.
- Augé, R.M., Toler, H.D., & Saxton, A.M. (2014).** Arbuscular mycorrhizal symbiosis and osmotic adjustment in response to NaCl stress: a meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*, 5: 562–574.
- Argüello, Alicia, Michael J. O'Brien, Marcel G.A. van der Heijden, Andres Wiemken, Bernhard Schmid, and Pascal A. Niklaus. 2016.** 'Options of Partners Improve Carbon for Phosphorus Trade in the Arbuscular Mycorrhizal Mutualism'. Edited by Hafiz Maherali. *Ecology Letters* 19 (6): 648–56. <https://doi.org/10.1111/ele.12601>.
- Auge, R, G Beauchesne, J Boccon-Gibod, and H Vidalie. 1989.** La culture in vitro et ses applications horticoles. Paris: Bailliere.
- Akiyama, K. (2007).** Chemical identification and functional analysis of apocarotenoids involved in the development of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*. 71, 1405–1414.
- Azcón-Aguilar, C., A. Barceló, Mt Vidal, and G. de la Viña. 1992.** 'Further Studies on the Influence of Mycorrhizae on Growth and Development of Micropropagated Avocado Plants'. *Agronomie* 12 (10): 837–40. <https://doi.org/10.1051/agro:19921017>.
- Auge, R, G Beauchesne, J Boccon-Gibod, and H Vidalie. 1989.** La culture in vitro et ses applications horticoles. Paris: Bailliere.
- Augé, R.M. (2001).** Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11, 3–42.
- Argüello, Alicia, Michael J. O'Brien, Marcel G.A. van der Heijden, Andres Wiemken, Bernhard Schmid, and Pascal A. Niklaus. 2016.** 'Options of Partners Improve Carbon for Phosphorus Trade in the Arbuscular Mycorrhizal Mutualism'. Edited by Hafiz Maherali. *Ecology Letters* 19 (6): 648–56. <https://doi.org/10.1111/ele.12601>.
- ACTA. 2005.** Index phytosanitaires ACTA. 41ème. Association de Coordination Technique Agricole. France, 820 p.
- Amigues, J.P., Debaeke, P., Itier, B., Lemaire, G., Seguin, B., Tardieu, F., Thomas, A. 2006.** Sécheresse et agriculture. Réduire la vulnérabilité de l'agriculture à un risque accru de manque d'eau. Expertise scientifique collective, Rapport, INRA (Fr).
- Atmo P.C. (2008) :** Observatoire régionale de l'environnement Poitou Charente. les

Pesticides quelques repères.

- Besserer, A., Becard, G., Jauneau, A., Roux, C., and Séjalon-Delmas, N. (2008).** GR24, a Synthetic Analog of Strigolactones, Stimulates the Mitosis and Growth of the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Gigaspora rosea* by Boosting Its Energy Metabolism. *Plant Physiology* 148, 402–413.
- Besserer, A., Puech-Pagès, V., Kiefer, P., Gomez-Roldan, V., Jauneau, A., Roy, S., Portais, J.-C., Roux, C., Bécard, G., and Séjalon-Delmas, N. (2006).** Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS Biology* 4, e226.
- Bonfante, Paola, and Natalia Requena. 2011.** ‘Dating in the Dark: How Roots Respond to Fungal Signals to Establish Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis’. *Current Opinion in Plant Biology* 14 (4): 451–57. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.014>.
- Bonfante, Paola, and Francesco Venice. 2020.** ‘Mucoromycota: Going to the Roots of Plant-Interacting Fungi’. *Fungal Biology Reviews* 34 (2): 100–113. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2019.12.003>.
- Bago, Berta, Philip E. Pfeffer, and Yair Shachar-Hill. 2000.** ‘Carbon Metabolism and Transport in Arbuscular Mycorrhizas’. *Plant Physiology* 124 (3): 949–58. <https://doi.org/10.1104/pp.124.3.949>.
- Bago, Custodia Cano, Concepción Azcón-Aguilar, Julie Samson, Andrew P. Coughlan, and Yves Piché. 2004.** ‘Differential Morphogenesis of the Extraradical Mycelium of an Arbuscular Mycorrhizal Fungus Grown Monoxenically on Spatially Heterogeneous Culture Media’. *Mycologia* 96 (3): 452–62. <https://doi.org/10.1080/15572536.2005.11832944>.
- Bonfante, Paola, and Iulia-Andra Anca. 2009.** ‘Plants, Mycorrhizal Fungi, and Bacteria: A Network of Interactions’. *Annual Review of Microbiology* 63 (1): 363–83. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.091208.073504>.
- Bonfante, Paola, and Andrea Genre. 2010.** ‘Mechanisms Underlying Beneficial Plant–Fungus Interactions in Mycorrhizal Symbiosis’. *Nature Communications* 1 (1): 48. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>.
- Blanke, Verena, Carsten Renker, Markus Wagner, Kerstin Füllner, Matthias Held, Arnd J. Kuhn, and François Buscot. 2005.** ‘Nitrogen Supply Affects Arbuscular Mycorrhizal Colonization of *Artemisia Vulgaris* in a Phosphate-Polluted Field Site’. *New Phytologist* 166 (3): 981–92. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01374.x>.
- Bâ, A.M., Duponnois, R., Diabaté, M. & Dreyfus, B. (2011).** Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l’Ouest. Méthodes d’étude,

diversité, écologie, utilisation en foresterie et comestibilité. Collections Actiques IRD, IRD éditions.

- Bonfante, P., & Genre, A. (2010).** Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 1: 48.
- Bais, H.P., Weir T.L., Perry L.G., Gilroy S., & Vivanco J.M. (2006).** The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57: 233–266.
- Berch, S.M., Monreal, M.A., & Kernaghan, G. (2009).** Mycorrhizas in Canadian forests and agricultural ecosystems. In: *Advances in Mycorrhizal Science and Technology*, pp: 1-14.
- Bonfante, P., and Anca, I.-A. (2009).** Plants, Mycorrhizal Fungi, and Bacteria: A Network of Interactions. *Annual Review of Microbiology* 63, 363–383.
- Bonfante, P., and Genre, A. (2010).** Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications* 1, 1–11.
- Bonfante, P., and Requena, N. (2011).** Dating in the dark: how roots respond to fungal signals to establish arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology* 14, 451–457.
- Balergue, C., Puech-Pagès, V., Bécard, G., and Rochange, S.F. (2011).** The regulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis by phosphate in pea involves early and systemic signalling events. *Journal of Experimental Botany* 62, 1049–1060.
- Bécard, G., and Fortin, J.A. (1988b).** Early events of vesicular–arbuscular mycorrhiza formation on Ri T-DNA transformed roots. *New Phytologist* 108, 211–218.
- Bécard, G., and Piché, Y. (1989a).** Fungal growth stimulation by CO₂ and root exudates in vesicular–arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Applied and Environmental Microbiology* 55, 2320–2325.
- Bécard, G., and Piché, Y. (1989b).** New aspects on the acquisition of biotrophic status by vesicular–arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. *New Phytologist* 112, 77–83.
- Bécard, G., and Piché, Y. (1990).** Physiological factors determining vesicular–arbuscular mycorrhizal formation in host and nonhost Ri T-DNA transformed roots. *Canadian Journal of Botany* 68, 1260–1264.
- Bago, B., Pfeffer, P.E., and Shachar-Hill, Y. (2000).** Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas. *Plant Physiology* 124, 949–958.
- Buée, M., Rossignol, M., Jauneau, A., Ranjeva, R., and Bécard, G. (2000).** The pre-symbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor

partially purified from plant root exudates. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 13, 693–698.

Besserer, A., Becard, G., Jauneau, A., Roux, C., and Séjalon-Delmas, N. (2008). GR24, a Synthetic Analog of Strigolactones, Stimulates the Mitosis and Growth of the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Gigaspora rosea* by Boosting Its Energy Metabolism. *Plant Physiology* 148, 402–413.

Besserer, A., Puech-Pagès, V., Kiefer, P., Gomez-Roldan, V., Jauneau, A., Roy, S., Portais, J.-C., Roux, C., Bécard, G., and Séjalon-Delmas, N. (2006). Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS Biology* 4, e226.

Bonfante, P., & Genre, A. (2010). Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 1: 48.

Bothe, H., Regvar, M., & Turnau, K. (2010). Arbuscular mycorrhiza, heavy metal, and salt tolerance. In: *Soil Heavy Metals*, pp: 87–112. I., Sherameti, & A., Varma (eds.). Springer Science & Business Media.

Blaszkowski (2006). Life cycle, significance and structures of arbuscular mycorrhizal, 13 October 2003.

Bücking, Heike, Elliot Liepold, and Prashant Ambilwade. 2012. ‘The Role of the Mycorrhizal Symbiosis in Nutrient Uptake of Plants and the Regulatory Mechanisms Underlying These Transport Processes’. In *Plant Science*, edited by Nabin Kumar Dhal. InTech. <https://doi.org/10.5772/52570>.

Bücking, Heike, Jerry A. Mensah, and Carl R. Fellbaum. 2016. ‘Common Mycorrhizal Networks and Their Effect on the Bargaining Power of the Fungal Partner in the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis’. *Communicative & Integrative Biology* 9 (1): e1107684. <https://doi.org/10.1080/19420889.2015.1107684>.

Bücking, Heike, and Yair Shachar-Hill. 2005. ‘Phosphate Uptake, Transport and Transfer by the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Glomus intraradices* Is Stimulated by Increased Carbohydrate Availability’. *New Phytologist* 165 (3): 899–912. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01274.x>.

Buee, M., M. Rossignol, A. Jauneau, R. Ranjeva, and G. Bécard. 2000. ‘The Pre-Symbiotic Growth of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Is Induced by a Branching Factor Partially Purified from Plant Root Exudates’. *Molecular Plant-Microbe Interactions*® 13 (6): 693–98. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2000.13.6.693>.

Bravo, Armando, Mathias Brands, Vera Wewer, Peter Dörmann, and Maria J. Harrison. 2017. ‘Arbuscular Mycorrhiza-Specific Enzymes FatM and RAM2 Fine-Tune Lipid Biosynthesis to Promote Development of Arbuscular Mycorrhiza’. *New Phytologist* 214 (4): 1631–45. <https://doi.org/10.1111/nph.14533>.

- Bravo, Armando, Thomas York, Nathan Pumplin, Lukas A. Mueller, and Maria J. Harrison. 2016.** ‘Genes Conserved for Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis Identified through Phylogenomics’. *Nature Plants* 2 (2): 15208. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.208>.
- Bonfante, Paola, and Natalia Requena. 2011.** ‘Dating in the Dark: How Roots Respond to Fungal Signals to Establish Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis’. *Current Opinion in Plant Biology* 14 (4): 451–57. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.014>.
- Bonfante, Paola, and Francesco Venice. 2020.** ‘Mucoromycota: Going to the Roots of Plant-Interacting Fungi’. *Fungal Biology Reviews* 34 (2): 100–113. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2019.12.003>.
- Bonfante, Paola, and Iulia-Andra Anca. 2009.** ‘Plants, Mycorrhizal Fungi, and Bacteria: A Network of Interactions’. *Annual Review of Microbiology* 63 (1): 363–83. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.091208.073504>.
- Bonfante, Paola, and Andrea Genre. 2010.** ‘Mechanisms Underlying Beneficial Plant–Fungus Interactions in Mycorrhizal Symbiosis’. *Nature Communications* 1 (1): 48. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>.
- Brundrett, M. (2008).** Mycorrhizal associations. The Web Ressource. Version 2. <http://www.mycorrhiza.info/info.html>.
- Biermann, Brenda, and R. G. Linderman. 1983.** ‘Use of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Roots, Intraradical Vesicles and Extraradical Vesicles as Inoculum *’. *New Phytologist* 95 (1): 97–105. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1983.tb03472.x>.
- Bapaume, Laure, and Didier Reinhardt. 2012.** ‘How Membranes Shape Plant Symbioses: Signaling and Transport in Nodulation and Arbuscular Mycorrhiza’. *Frontiers in Plant Science* 3. <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00223>.
- Bago B, Azcon-Aguilar C, Goulet A et al. (1998)** Branched absorbing structures (BAS): a feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 139:375-388. doi:10.1046/j.1469-8137.1998.00199.x
- Bago, Berta, Philip E. Pfeffer, and Yair Shachar-Hill. 2000.** ‘Carbon Metabolism and Transport in Arbuscular Mycorrhizas’. *Plant Physiology* 124 (3): 949–58. <https://doi.org/10.1104/pp.124.3.949>.
- Bago, Custodia Cano, Concepción Azcón-Aguilar, Julie Samson, Andrew P. Coughlan, and Yves Piché. 2004.** ‘Differential Morphogenesis of the Extraradical Mycelium of an Arbuscular Mycorrhizal Fungus Grown Monoxenically on Spatially Heterogeneous Culture Media’. *Mycologia* 96 (3): 452–62. <https://doi.org/10.1080/15572536.2005.11832944>.
- Bucking, Heike, Elliot Liepold, and Prashant Ambilwade. 2012.** ‘The Role of the Mycorrhizal Symbiosis in Nutrient Uptake of Plants and the Regulatory Mechanisms

Underlying These Transport Processes’. In *Plant Science*, edited by Nabin Kumar Dhal. InTech. <https://doi.org/10.5772/52570>.

Bücking, Heike, Jerry A. Mensah, and Carl R. Fellbaum. 2016. ‘Common Mycorrhizal Networks and Their Effect on the Bargaining Power of the Fungal Partner in the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis’. *Communicative & Integrative Biology* 9 (1): e1107684. <https://doi.org/10.1080/19420889.2015.1107684>.

Bücking, Heike, and Yair Shachar-Hill. 2005. ‘Phosphate Uptake, Transport and Transfer by the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Glomus Intraradices* Is Stimulated by Increased Carbohydrate Availability’. *New Phytologist* 165 (3): 899–912. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01274.x>.

Bucking, Heike, Elliot Liepold, and Prashant Ambilwade. 2012. ‘The Role of the Mycorrhizal Symbiosis in Nutrient Uptake of Plants and the Regulatory Mechanisms Underlying These Transport Processes’. In *Plant Science*, edited by Nabin Kumar Dhal. InTech. <https://doi.org/10.5772/52570>.

Bücking, Heike, Jerry A. Mensah, and Carl R. Fellbaum. 2016. ‘Common Mycorrhizal Networks and Their Effect on the Bargaining Power of the Fungal Partner in the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis’. *Communicative & Integrative Biology* 9 (1): e1107684. <https://doi.org/10.1080/19420889.2015.1107684>.

Bücking, Heike, and Yair Shachar-Hill. 2005. ‘Phosphate Uptake, Transport and Transfer by the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Glomus Intraradices* Is Stimulated by Increased Carbohydrate Availability’. *New Phytologist* 165 (3): 899–912. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01274.x>.

Boldt, Katja, Yvonne Pörs, Bastian Haupt, Michael Bitterlich, Christina Kühn, Bernhard Grimm, and Philipp Franken. 2011. ‘Photochemical Processes, Carbon Assimilation and RNA Accumulation of Sucrose Transporter Genes in Tomato Arbuscular Mycorrhiza’. *Journal of Plant Physiology* 168 (11): 1256–63. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.01.026>.

Bolte, A., and I. Villanueva. 2006. ‘Interspecific Competition Impacts on the Morphology and Distribution of Fine Roots in European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) and Norway Spruce (*Picea Abies* (L.) Karst.)’. *European Journal of Forest Research* 125 (1): 15–26. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0075-5>.

Bonneau, Laurent, Stéphanie Huguet, Daniel Wipf, Nicolas Pauly, and Hoai-Nam Truong. 2013. ‘Combined Phosphate and Nitrogen Limitation Generates a Nutrient Stress Transcriptome Favorable for Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in *Medicago Truncatula*’. *New Phytologist* 199 (1): 188–202. <https://doi.org/10.1111/nph.12234>.

Breullin, Florence, Jonathan Schramm, Mohammad Hajirezaei, Amir Ahkami, Patrick Favre, Uwe Druege, Bettina Hause, et al. 2010. ‘Phosphate Systemically Inhibits Development of Arbuscular Mycorrhiza in *Petunia Hybrida* and Represses Genes Involved in Mycorrhizal Functioning: Phosphate and *Petunia* Mycorrhiza Development

and Functioning'. *The Plant Journal* 64 (6): 1002–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04385.x>.

Breullin-Sessoms, Florence, Daniela S. Floss, S. Karen Gomez, Nathan Pumplin, Yi Ding, Veronique Levesque-Tremblay, Roslyn D. Noar, et al. 2015. ‘Suppression of Arbuscule Degeneration in Medicago Truncatula Phosphate Transporter4 Mutants Is Dependent on the Ammonium Transporter 2 Family Protein AMT2;3’. *The Plant Cell* 27 (4): 1352–66. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.131144>.

Blanke, Verena, Carsten Renker, Markus Wagner, Kerstin Füllner, Matthias Held, Arnd J. Kuhn, and François Buscot. 2005. ‘Nitrogen Supply Affects Arbuscular Mycorrhizal Colonization of Artemisia Vulgaris in a Phosphate-Polluted Field Site’. *New Phytologist* 166 (3): 981–92. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01374.x>.

B.ZEBOUDJI, mémoire de magister Ecole National Polytechniques. Alger(2005)

Bordjiba O., Ketif A. (2009). Effet de Trois Pesticides (Hexaconazole, Bromuconazole et Fluazifop-p butyl) sur quelques Métabolites Physio-Biochimiques du Blé dur : Triticum durum.Desf. *European Journal of Scientific Research* ISSN. pp.260-268

Barnett E A, Fletcher M R, Hunter K, Sharp E A (2003). Pesticide poisoning of animals 2003: Investigations of suspected incidents in the United Kingdom Central. ScienceLaboratory, Department for Environment, Food and Rural Affairs, Sand Hutton, York. 52 p

Bordjiba O., Ketif A. (2009). Effet de Trois Pesticides (Hexaconazole,Bromuconazole et Fluazifop-p butyl) sur quelques Métabolites Physio-Biochimiques du Blé dur : Triticum durum.Desf. *European Journal of Scientific Research* ISSN.pp.260-268.

Boatman N D, Parry H R, Bishop and D J, Andrew cuthbertson GS (2014). Impacts of Agricultural Change on Farmland Biodiversity in the UK. *Environmental Science and Technology*.

Bosse-Platière A., 2008 - Carence en azote, phosphore et potassium. Ed. Terre vivante. L'Ecologie Pratique. p1. France.

Boucetta D., 2017. Effets des changements climatiques sur les cultures pratiquées et les ressources en eau dans la région de Biskra,31p.

Campos-Soriano, L., García-Garrido, J.M., and Segundo, B.S. (2010). Activation of basal defense mechanisms of rice plants by *Glomus intraradices* does not affect the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 188, 597–614.

Campos-Soriano, L., García-Martínez, J., and Segundo, B.S. (2012). The arbuscular mycorrhizal symbiosis promotes the systemic induction of regulatory defence-related genes in rice leaves and confers resistance to pathogen infection. *Molecular Plant Pathology* 13, 579–592.

- Ciampalini, R., Billi, P., Ferrari, G., Borselli, L., Follain S. (2011).** Soil erosion induced by land use changes as determined by plough marks and field evidence in the Aksum area (Ethiopia). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 146 (2012) 197-208pp.
- Chagnon, Pierre-Luc, Robert L. Bradley, Hafiz Maherali, and John N. Klironomos. 2013.** ‘A Trait-Based Framework to Understand Life History of Mycorrhizal Fungi’. *Trends in Plant Science* 18 (9): 484–91. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.001>.
- Chen, Aiqun, Mian Gu, Shubin Sun, Lingling Zhu, Shuai Hong, and Guohua Xu. 2011.** ‘Identification of Two Conserved Cis-Acting Elements, MYCS and P1BS, Involved in the Regulation of Mycorrhiza-Activated Phosphate Transporters in Eudicot Species’. *New Phytologist* 189 (4): 1157–69. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03556.x>.
- Chen, Aiqun, Mian Gu, Shuangshuang Wang, Jiadong Chen, and Guohua Xu. 2018.** ‘Transport Properties and Regulatory Roles of Nitrogen in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis’. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 74 (February): 80–88. <https://doi.org/10.1016/j.semcd.2017.06.015>.
- Chen, Fei, Junhao Chen, Zhengjia Wang, Jiawei Zhang, Xiaojiang Li, Meigui Lin, Yunfeng Song, and Liangsheng Zhang. 2019.** ‘Genomics: Cracking the Mysteries of Walnuts’. *Journal of Genetics* 98 (2).
- Camard JP., Magdelaine C. (2010).** Produits phytosanitaires risques pour l’environnement et santé : connaissances des usages en zone non agricole. Institut d’aménagement et d’urbanisme, observation regional de santé d’ile-de-France (IAU/ORS).58P
- Cocco T., Paola D M.et Lorusso M. (1999).**arachidonic acid interaction with the mitochondrial electron transport chain promotes reactive oxygene species generation.*free radical biologie and medcine.*27 (1-2) :51-59.
- Camard JP., Magdelaine C. (2010).** Produits phytosanitaires risques pour l’environnement et santé : connaissances des usages en zone non agricole. Institut d’aménagement et d’urbanisme, observation regional de santé d’ile-de-France (IAU/ORS).58P.
- Chaignon V., Sanchez-Neira I., Herrmann P., Jaillard B., et Hinsinger P. (2003).** Copper bioavailability and extractability as related to chemical properties of contaminated soils from a vine-growing area. *Environ Pollut.* 123(2): 229-238.
- Castillon P, Massé J.** Richesse du sol : une notion relative. Dans « Fertilisation P-K : raisonner pour agir ».2005. ARVALIS Institut du Végétal, p. 10-11.
- CPVQ, 1993** - Rotation des cultures et engrais verts. Feuille technique. Numéro de commande 02-9304.
- C., Hennion B., Javoy M., Justes E., Laville J., Quillec S., Perus J-M., Porteneuve C., Poissonnier J., Robin P., Thicoipé J-P et Villeneuve F., 1999.** Azote : culture légumières et fraisier environnement et qualité. Edition centre technique interprofessionnel des fruits et légumes(C.T.I.F.L). Paris. 223p.

- Dickie, I.A. (2006).** Mycorrhiza of ecosystems. In: Encyclopedia of Soil Science, Volume 2, pp : 1111–1118. R., Lal (eds.). CRC Press.
- Doidy, Joan, Emily Grace, Christina Kühn, Françoise Simon-Plas, Leonardo Casieri, and Daniel Wipf. 2012.** ‘Sugar Transporters in Plants and in Their Interactions with Fungi’. *Trends in Plant Science* 17 (7): 413–22. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.03.009>.
- Dar, G.H. (2010).** Soil microbiology and biochemistry. New India Publishing.
- Duhoux, E. & Nicole, M. (2004).** Biologie végétale. Association et interactions chez les plantes. IRD. Ed., 166 p.
- Duhoux, E. & Nicole, M. (2004).** Biologie végétale. Association et interactions chez les plantes. IRD. Ed., 166 p.
- Declerck, Stéphane, Désiré G. Strullu, and Christian Plenchette. 1998.** ‘Monoxenic Culture of the Intraradical Forms of *Glomus* Sp. Isolated from a Tropical Ecosystem: A Proposed Methodology for Germplasm Collection’. *Mycologia* 90 (4): 579–85. <https://doi.org/10.1080/00275514.1998.12026946>.
- Drain, Alice, Carole Pfister, Nathalie Leborgne-Castel, Sebastien Roy, Pierre-Emmanuel Courty, and Daniel Wipf. 2017.** ‘Mécanismes cellulaires et moléculaires et ingénierie écologique des mycorhizes à arbuscules’. In *Les sols et la vie souterraine : des enjeux majeurs en agroécologie*, 19.
- Declerck, Stéphane, Désiré G. Strullu, and Christian Plenchette. 1998.** ‘Monoxenic Culture of the Intraradical Forms of *Glomus* Sp. Isolated from a Tropical Ecosystem: A Proposed Methodology for Germplasm Collection’. *Mycologia* 90 (4): 579–85. <https://doi.org/10.1080/00275514.1998.12026946>.
- Dexheimer, J. (1997).** Etude structurale et fonctionnelle des interfaces entre le champignon et la plante hôte. *Rev. For. Fr.* XLIX, 43-56.
- Dexheimer, J. (1997).** Etude structurale et fonctionnelle des interfaces entre le champignon et la plante hôte. *Rev. For. Fr.* XLIX, 43-56.
- Davet, P. (1996).** Vie microbienne du sol et production végétale. Edition INRA. Paris, 380 p.
- Drain, A., Pfister, C., Zerbib, J., Leborgne-Castel, N., Roy, S., Courty, P.E., & Wipf, D. (2017).** Mécanismes cellulaires et moléculaires et ingénierie écologique des mycorhizes à arbuscules. In : *Les sols et la vie souterraine : Des enjeux majeurs en agroécologie*, pp : 237–252. J.F., Briat, & D., Job (eds.). Editions Quae.
- Diehel R., 1975.** Agriculture générale. Ed. J.B. Baillier.249p.
- Elalaoui A-C.2007.**Transfert de technologie en agriculture. Fertilisationminérale des cultures les éléments fertilisation majeur (Azote, potassium,phosphore).N°155.4p.

- FOUBERT A.** (2012) : Biodiversité : Victimes silencieuses des pesticides, Section française de l'organisation mondiale de protection de la nature WWF, 80 P.
- FARRE, 2004** - Les Différents types d'engrais Action. FARRE. 1 p.
- Fardeau JC.** Dynamique du phosphore et du potassium dans le système sol-plante. Dans « Fertilisation P-K : raisonner pour agir ». ARVALIS Institut du Végétal. 2005. p 12- 19
- Foth H.D, 1990** - Fundamentals of soil science. Henry, D. Foth., Ed. John Wiley et Son New York. 336p.
- Friede, Martina, Stephan Unger, Christine Hellmann, and Wolfram Beyschlag. 2016.** 'Conditions Promoting Mycorrhizal Parasitism Are of Minor Importance for Competitive Interactions in Two Differentially Mycotrophic Species'. *Frontiers in Plant Science* 7 (September). <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01465>.
- Feddermann, Nadja, Roger Finlay, Thomas Boller, and Malin Elfstrand. 2010.** 'Functional Diversity in Arbuscular Mycorrhiza – the Role of Gene Expression, Phosphorous Nutrition and Symbiotic Efficiency'. *Fungal Ecology* 3 (1): 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2009.07.003>.
- Fiorilli, Valentina, Luisa Lanfranco, and Paola Bonfante. 2013.** 'The Expression of GintPT, the Phosphate Transporter of Rhizophagus Irregularis, Depends on the Symbiotic Status and Phosphate Availability'. *Planta* 237 (5): 1267–77. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1842-z>.
- Feng, G., Zhang, F.S., Li, X.L., Tian, C.Y., Tang, C., and Rengel, Z. (2002).** Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. *Mycorrhiza* 12, 185–190.
- Ferrol, Nuria, Concepción Azcón-Aguilar, and Jacob Pérez-Tienda. 2019.** 'Review: Arbuscular Mycorrhizas as Key Players in Sustainable Plant Phosphorus Acquisition: An Overview on the Mechanisms Involved'. *Plant Science* 280 (March): 441–47. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.11.011>.
- Feddermann, Nadja, Roger Finlay, Thomas Boller, and Malin Elfstrand. 2010.** 'Functional Diversity in Arbuscular Mycorrhiza – the Role of Gene Expression, Phosphorous Nutrition and Symbiotic Efficiency'. *Fungal Ecology* 3 (1): 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2009.07.003>.
- Fortin, J.A., Plenchette, C., & Piché, Y. (2008).** Les mycorhizes : la nouvelle révolution verte. Editions Quae, Versailles, France.
- Fortin, J.A., Plenchette, C., & Piché, Y. (2016).** Les mycorhizes, l'essor de la nouvelle révolution verte. Editions Quae.
- Fortin J. A., Plenchette C. & Piché Y. (2008).** Les mycorhizes. La nouvelle révolution verte. Multi Monde Quac. (Eds.), Quebecs, 131 p.

- Fortin J.A. (2013).** Les mycorhizes en agriculture et horticulture : le model canadien, revue jardins de france de la société nationale d'horticulture de France et de ses sociétés adhérentes, N° 622, pp14-15.
- Fernández-Aparicio, M., Andolfi, A., Cimmino, A., Rubiales, D., and Evidente, A. (2008).** Stimulation of seed germination of *Orobanche* Species by Ophiobolin A and Fusicoccinderivatives. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 56, 8343–8347.
- Fernández-Aparicio, M., Emeran, A.A., and Rubiales, D. (2010a).** Inter-cropping with berseem clover (*Trifolium alexandrinum*) reduces infection by *Orobanche crenata* in legumes. *Crop Protection* 29, 867–871.
- Fernández-Aparicio, M., Flores, F., and Rubiales, D. (2008).** Recognition of root exudates by seeds of broomrape (*Orobanche* and *Phelipanche*) species. *Annals of Botany* 103, 423–431.
- Fernández-Aparicio, M., García-Garrido, J.M., Ocampo, J.A., and Rubiales, D. (2010b).** Colonisation of field pea roots by arbuscular mycorrhizal fungi reduces *Orobanche* and *Phelipanche* species seed germination. *Weed Research* 50, 262–268.
- Fernández-Aparicio, M., Rispaïl, N., Prats, E., Morandi, D., García-Garrido, J.M., Dumas-Gaudot, E., Duc, G., and Rubiales, D. (2010).** Parasitic plant infection is partially controlled through symbiotic pathways. *Weed Research* 50, 76–82.
- Fernández-Aparicio, M., Yoneyama, K., and Rubiales, D. (2010c).** The role of strigolactones in host specificity of *Orobanche* and *Phelipanche* seed germination. *Seed Science Research* 21, 55–61.
- Fernández-Martínez, J., Melero-Vara, J., Muñoz-Ruz, J., Ruso, J., and Domínguez, J. (2000).** Selection of wild and cultivated sunflower for resistance to a new broomrape race that overcomes resistance of the gene. *Crop Science* 40, 550–555.
- Fellbaum, C. R., E. W. Gachomo, Y. Beesetty, S. Choudhari, G. D. Strahan, P. E. Pfeffer, E. T. Kiers, and H. Bucking. 2012.** 'Carbon Availability Triggers Fungal Nitrogen Uptake and Transport in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (7): 2666–71. <https://doi.org/10.1073/pnas.1118650109>.
- Friese, Carl F., and Michael F. Allen. 1991.** 'The Spread of Va Mycorrhizal Fungal Hyphae in the Soil: Inoculum Types and External Hyphal Architecture'. *Mycologia* 83 (4): 409–18. <https://doi.org/10.1080/00275514.1991.12026030>.
- Garbaye J. (2013)** La symbiose mycorhizienne: une association entre les plantes et les champignons. Quae, Versailles
- Giovannetti M. (2008)** Structure, Extent and Functional Significance of Belowground Arbuscular Mycorrhizal Networks. In PDA Varma, ed, Mycorrhiza. Springer Berlin Heidelberg, pp 59–72

- Gutjahr, Caroline, and Martin Parniske. 2013.** ‘Cell and Developmental Biology of Arbuscular Mycorrhiza Symbiosis’. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* 29 (1): 593–617. <https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-101512-122413>.
- Gavériaux J-P. (2012).** Les glomeromycota. Bulletin de la Société Mycologique du Nord de la France, 92 :1-17.
- Gilroy, S., & Jones, D.L. (2000).** Through form to function: root hair development and nutrient uptake. *Trends in Plant Science*. 5, 56–60.
- García-Garrido, J.M., and Ocampo, J.A. (2002).** Regulation of the plant defence response in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Journal of Experimental Botany* 53, 1377–1386.
- Genre, A., Chabaud, M., Faccio, A., Barker, D.G., and Bonfante, P. (2008).** Prepenetration apparatus assembly precedes and predicts the colonization patterns of arbuscular mycorrhizal fungi within the root cortex of both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*. *The Plant Cell* 20, 1407–1420.
- Genre, A., Chabaud, M., Timmers, T., Bonfante, P., and Barker, D.G. (2005).** Arbuscular mycorrhizal fungi elicit a novel intracellular apparatus in *Medicago truncatula* Root epidermal cells before infection. *The Plant Cell* 17, 3489–3499.
- Genre, A., Chabaud, M., Timmers, A.C.J, Bonfante, P., & Barker, D.G. (2005).** Arbuscular Mycorrhizal Fungi Elicit a Novel Intracellular Apparatus in *Medicago truncatula* Root Epidermal Cells before Infection. *The Plant Cell*, 17: 3489–3499.
- Giovannetti, M. & Sbrana, C. (1998).** Meeting a non-host: the behaviour of AM fungi. *Mycorrhiza*, 8:123-130.
- Giovannetti, M. & Sbrana, C. (1998).** Meeting a non-host: the behaviour of AM fungi. *Mycorrhiza*, 8:123-130.
- Garbaye J., (2013).** La symbiose mycorrhizienne, une association entre les plantes et les champignons. Ed. Quae, Versailles, 251 p
- Gobat, J.M.; Aragno, M. & Matthey, W. (2003).** Le sol vivant. Presses Polytechniques Universitaires Romandes, Lausanne, 568 p.
- Gorzalak, Monika A., Amanda K. Asay, Brian J. Pickles, and Suzanne W. Simard. 2015.** ‘Inter-Plant Communication through Mycorrhizal Networks Mediates Complex Adaptive Behaviour in Plant Communities’. *AoB Plants* 7: plv050. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv050>.
- Graham, P.H. 1981.** ‘Some Problems of Nodulation and Symbiotic Nitrogen Fixation in *Phaseolus Vulgaris* L.: A Review’. *Field Crops Research* 4 (January): 93–112. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(81\)90060-5](https://doi.org/10.1016/0378-4290(81)90060-5).

- Genre, A., Chabaud, M., Faccio, A., Barker, D.G., & Bonfante, P. (2008).** Prepenetration apparatus assembly precedes and predicts the colonization patterns of arbuscular mycorrhizal fungi within the root cortex of both *Medicago truncatula* and *Daucus carota*. *The Plant cell*, 20: 1407–20.
- Garbaye, J. (2013).** La symbiose mycorhizienne : Une association entre les plantes et les champignons. Editions Quae.
- Giovannetti, M. & Sbrana, C. (1998).** Meeting a non-host: the behaviour of AM fungi. *Mycorrhiza*, 8:123-130.
- Glenn, J.K. & M.H. Gold. (1985).** Purification and characterization of an extracellular Mn(II)-dependent peroxidase from the lignin-degrading basidiomycete. *Phanerochaete chrysosporium*
- Gobat, J.M.; Aragno, M. & Matthey, W. (2003).** Le sol vivant. Presses Polytechniques Universitaires Romandes, Lausanne, 568 p.
- .GAGNE C. 2003.** L'utilisation des pesticides en milieu agricole. Mémoire présenté à la commission sur l'avenir de l'agriculture et l'agroalimentaire Québécois, 16pp.
- Gros A., 1967 -** Engrais –Guide pratique de la fertilisation. Ed. La maison Rustique-Paris France.430 p.
- Gadsden, H., Rodríguez, JA, Muñoz, C, Núñez, D, Hinojosa, O. 2003.** Monitoring Drought in Chihuahua.UNAM, México. *Voices of Mexico*. ; 63 : 101-8.
- GHERBI, khadidja, 2017.** PREVISION DE LA SECHERESSE PAR LES MODELES STOCHASTIQUE (W.M'SILA) (IRRIGATION ET DRAINAGE). ECOLE NATIONALE SUPERIEURE D'HYDRAULIQUE -ARBAOUI Abdellah-, p04.
- Grasselly D., 2000.** Tomate pour un produit de qualité. Ed. Lavoisier. 222p.
- Hayman, D.S. (1974).** Plant growth responses to vesicular arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist* 73, 71–80.
- Harrier, L.A., and Watson, C.A. (2004).** The potential role of arbuscular mycorrhizal(AM) fungi in the bioprotection of plants against soil-borne pathogens in organic and/or other sustainable farming systems. *Pest Management Science* 60, 149–157.
- Helber, Nicole, Kathrin Wippel, Norbert Sauer, Sara Schaarschmidt, Bettina Hause, and Natalia Requena. 2011.** 'A Versatile Monosaccharide Transporter That Operates in the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Glomus* Sp Is Crucial for the Symbiotic Relationship with Plants'. *The Plant Cell* 23 (10): 3812–23. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.089813>.
- Hol, W.H., and Cook, R. (2005).** An overview of arbuscular mycorrhizal fungi-nematode interactions. *Basic and Applied Ecology* 6, 489–503.

- Hayman, D. S. 1983.** 'The Physiology of Vesicular–Arbuscular Endomycorrhizal Symbiosis'. *Canadian Journal of Botany* 61 (3): 944–63. <https://doi.org/10.1139/b83-105>.
- Hopkins, 2003.** *Physiologie végétale*. Edition de Boeck, 514 p.
- Harrison, Maria J., and Marianne L. van Buuren. 1995.** 'A Phosphate Transporter from the Mycorrhizal Fungus *Glomus Versiforme*'. *Nature* 378 (6557): 626–29. <https://doi.org/10.1038/378626a0>.
- Harrison, Maria J., Gary R. Dewbre, and Jinyuan Liu. 2002.** 'A Phosphate Transporter from *Medicago Truncatula* Involved in the Acquisition of Phosphate Released by Arbuscular Mycorrhizal Fungi'. *The Plant Cell* 14 (10): 2413–29. <https://doi.org/10.1105/tpc.004861>.
- HELANDER M., SALONIEMI I., SAIKKONEN K. 2012.** Glyphosate in northern ecosystems. *Plant Science.Finland. (TRPLSC)*, 979p.
- Hageman R.H., 1984-** Ammonium versus nitrate nutrition of higher plants. In : Nitrogen in grain legumes.*Plant and Soil* 152, 19-23.
- IFA. International Fertilizer Industry Association (IFA).** Sustainable Management of the Nitrogen Cycle in Agriculture and Mitigation of Reactive Nitrogen Side Effects. 2007.
- Isenring R (2010).** Les pesticides et la perte de biodiversité : Comment l'usage intensif des pesticides affecte la faune et la flore sauvage et la diversité des espèces. Europe, 28 p.
- J.BOLAND; I.KOOMEN; J.VAN LIDTH; D.E.JEUDE; J.OUDEJANS.** Les pesticides compositions, utilisation et risques. Edition Agrodoek(2004)
- Javot, Hélène, Nathan Pumplin, and Maria J. Harrison. 2007.** 'Phosphate in the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis: Transport Properties and Regulatory Roles: Phosphate Transport in the AM Symbiosis'. *Plant, Cell & Environment* 30 (3): 310–22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01617.x>.
- Johnson, Philip J. Copeland, R. Kent Crookston, and F. L. Pflieger. 1992.** 'Mycorrhizae: Possible Explanation for Yield Decline with Continuous Corn and Soybean'. *Agronomy Journal* 84 (3): 387–90. <https://doi.org/10.2134/agronj1992.00021962008400030007x>.
- Johnson, Marleen IJdo, David R. Genney, Ian C. Anderson, and Ian J. Alexander. 2005.** 'How Do Plants Regulate the Function, Community Structure, and Diversity of Mycorrhizal Fungi?' *Journal of Experimental Botany* 56 (417): 1751–60. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri192>.
- Johnson, N. C., J. H. Graham, and F. A. Smith. 1997.** 'Functioning of Mycorrhizal Associations along the Mutualism-Parasitism Continuum'. *New Phytologist* 135 (4): 575–85. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x>.

- Jakobsen, I. (1995).** Transport of phosphorus and carbon in arbuscular mycorrhizas .
- Javot, Hélène, Nathan Pumplin, and Maria J. Harrison. 2007.** ‘Phosphate in the Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis: Transport Properties and Regulatory Roles: Phosphate Transport in the AM Symbiosis’. *Plant, Cell & Environment* 30 (3): 310–22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01617.x>.
- Johnson, Philip J. Copeland, R. Kent Crookston, and F. L. Pflieger. 1992.** ‘Mycorrhizae: Possible Explanation for Yield Decline with Continuous Corn and Soybean’. *Agronomy Journal* 84 (3): 387–90. <https://doi.org/10.2134/agronj1992.00021962008400030007x>.
- Johnson, Marleen IJdo, David R. Genney, Ian C. Anderson, and Ian J. Alexander. 2005.** ‘How Do Plants Regulate the Function, Community Structure, and Diversity of Mycorrhizal Fungi?’ *Journal of Experimental Botany* 56 (417): 1751–60. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri192>.
- Johnson, Philip J. Copeland, R. Kent Crookston, and F. L. Pflieger. 1992.** ‘Mycorrhizae: Possible Explanation for Yield Decline with Continuous Corn and Soybean’. *Agronomy Journal* 84 (3): 387–90. <https://doi.org/10.2134/agronj1992.00021962008400030007x>.
- Johnson, Marleen IJdo, David R. Genney, Ian C. Anderson, and Ian J. Alexander. 2005.** ‘How Do Plants Regulate the Function, Community Structure, and Diversity of Mycorrhizal Fungi?’ *Journal of Experimental Botany* 56 (417): 1751–60. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri192>.
- Johnson, N. C., J. H. Graham, and F. A. Smith. 1997.** ‘Functioning of Mycorrhizal Associations along the Mutualism-Parasitism Continuum’. *New Phytologist* 135 (4): 575–85. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x>.
- Joner, Erik J., and Anders Johansen. 2000.** ‘Phosphatase Activity of External Hyphae of Two Arbuscular Mycorrhizal Fungi’. *Mycological Research* 104 (1): 81–86. <https://doi.org/10.1017/S0953756299001240>.
- Johnson, N. C., J. H. Graham, and F. A. Smith. 1997.** ‘Functioning of Mycorrhizal Associations along the Mutualism-Parasitism Continuum’. *New Phytologist* 135 (4): 575–85. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x>.
- Joner, Erik J., and Anders Johansen. 2000.** ‘Phosphatase Activity of External Hyphae of Two Arbuscular Mycorrhizal Fungi’. *Mycological Research* 104 (1): 81–86. <https://doi.org/10.1017/S0953756299001240>.
- Konvalinková, Tereza, and Jan Jansa. 2016.** ‘Lights Off for Arbuscular Mycorrhiza: On Its Symbiotic Functioning under Light Deprivation’. *Frontiers in Plant Science* 7 (June). <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00782>.
- Kiers, E. T., M. Duhamel, Y. Beesetty, J. A. Mensah, O. Franken, E. Verbruggen, C. R. Fellbaum, et al. 2011.** ‘Reciprocal Rewards Stabilize Cooperation in the Mycorrhizal Symbiosis’. *Science* 333 (6044): 880–82. <https://doi.org/10.1126/science.1208473>.

- Kiers, E. T., M. Duhamel, Y. Beesetty, J. A. Mensah, O. Franken, E. Verbruggen, C. R. Fellbaum, et al. 2011.** ‘Reciprocal Rewards Stabilize Cooperation in the Mycorrhizal Symbiosis’. *Science* 333 (6044): 880–82. <https://doi.org/10.1126/science.1208473>.
- Kiers, E. T., M. Duhamel, Y. Beesetty, J. A. Mensah, O. Franken, E. Verbruggen, C. R. Fellbaum, et al. 2011.** ‘Reciprocal Rewards Stabilize Cooperation in the Mycorrhizal Symbiosis’. *Science* 333 (6044): 880–82. <https://doi.org/10.1126/science.1208473>.
- Koide, Roger T., and Barbara Mosse. 2004.** ‘A History of Research on Arbuscular Mycorrhiza’. *Mycorrhiza* 14 (3): 145–63. <https://doi.org/10.1007/s00572-004-0307-4>.
- Karandashov, Vladimir, and Marcel Bucher. 2005.** ‘Symbiotic Phosphate Transport in Arbuscular Mycorrhizas’. *Trends in Plant Science* 10 (1): 22–29. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.12.003>.
- Klironomos, J.N., & Moutoglis, P. (1999).** Colonization of nonmycorrhizal plants by mycorrhizal neighbors as influenced by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biology and Fertility of Soils*, 29: 277–281.
- Kapoor, R., Evelin, H., Mathur, P., & Giri, B. (2012).** Arbuscular mycorrhiza: approaches for abiotic stress tolerance in crop plants for sustainable agriculture. In: *Plant Acclimation to Environmental Stress*, pp : 359–402. N., Tuteja, & G.S., Singh (eds.). Springer Science & Business Media.
- Koide, Roger T., and Barbara Mosse. 2004.** ‘A History of Research on Arbuscular Mycorrhiza’. *Mycorrhiza* 14 (3): 145–63. <https://doi.org/10.1007/s00572-004-0307-4>.
- Kobae, Yoshihiro, Yosuke Tamura, Shoko Takai, Mari Banba, and Shingo Hata. 2010.** ‘Localized Expression of Arbuscular Mycorrhiza-Inducible Ammonium Transporters in Soybean’. *Plant and Cell Physiology* 51 (9): 1411–15. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq099>.
- Kivlin, Stephanie N., Christine V. Hawkes, and Kathleen K. Treseder. 2011.** ‘Global Diversity and Distribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi’. *Soil Biology and Biochemistry* 43 (11): 2294–2303. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.07.012>.
- K.EL MRABET**, thèse de doctorat. Paris(2006)
- Kettab A., (2001).** « Les ressources en eau en Algérie : stratégies, enjeux et vision », *Desalination* 136, 2001, pp.25–33.
- Kouyate A.M., VAN DAMME P., GOYENS S., DE NEV S., HOFMAN G., 2007.** Evaluation de la fertilité des sols à *Detarium microcarpum* Guill. Et perr. *Tropicultura*, 25(2), pp 65- 69.
- Lamaze T.; Khamis S.; Foyer C.; Farineau J.; Valadier M.H. et Morot–Gandty J.F., 1990** – Effet d’une limitation en N sur la photosynthèse chez le maïs In : *Physiologie et production du maïs*. INRA, Paris 113-121.

- Layzell D.B., 1990** - N₂ Fixation, No₃ - reduction and NH₄ assimilation. In Plant physiology, biochemistry and molecular biology, D.T Denis and D.H Turpin .Eds. Longman Scientific et Technical, Singapore 389-413.
- Le Tacon, F. (1985)**. Les mycorhizes : une coopération entre plantes et champignons. La Recherche, 16 : 624–632.
- Lanfranco, Luisa, Paola Bonfante, and Andrea Genre. 2018**. ‘The Mutualistic Interaction between Plants and Arbuscular Mycorrhizal Fungi’, 20.
- Lambert DH, Cole HJ, Baker DE (1980)**. Adaptation of vesicular-arbuscular mycorrhizae to edaphic factors. New Phytologist 85: 513-520.
- Lallemand, Félix, Alicja Robione, Pierre-Emmanuel Courty, and Marc-André Selosse. 2018**. ‘The ¹³C Content of the Orchid *Epipactis Palustris* (L.) Crantz Responds to Light as in Autotrophic Plants’. Botany Letters 165 (2): 265–73. <https://doi.org/10.1080/23818107.2017.1418430>.
- Liu, Fang, Yunjian Xu, Guomin Han, Wei Wang, Xiaoyu Li, and Beijiu Cheng. 2018**. ‘Identification and Functional Characterization of a Maize Phosphate Transporter Induced by Mycorrhiza Formation’. Plant and Cell Physiology 59 (8): 1683–94. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy094>.
- Lenoir, Ingrid, Joël Fontaine, Benoît Tisserant, Frédéric Laruelle, and Anissa Lounès-Hadj Sahraoui. 2017**. ‘Beneficial Contribution of the Arbuscular Mycorrhizal Fungus, *Rhizophagus Irregularis*, in the Protection of *Medicago Truncatula* Roots against Benzo[a]Pyrene Toxicity’. Mycorrhiza 27 (5): 465–76. <https://doi.org/10.1007/s00572-017-0764-1>.
- Leake, Jonathan, David Johnson, Damian Donnelly, Gemma Muckle, Lynne Boddy, and David Read. 2004**. ‘Networks of Power and Influence: The Role of Mycorrhizal Mycelium in Controlling Plant Communities and Agroecosystem Functioning’ 82: 30.
- Liu, J., Maldonado-Mendoza, I., Lopez-Meyer, M., Cheung, F., Town, C.D., and Harrison, M.J. (2007)**. Arbuscular mycorrhizal symbiosis is accompanied by local and systemic alterations in gene expression and an increase in disease resistance in the shoots. The PlantJournal 50, 529–544.
- Lenzemo, V.W., and Kuyper, T.W. (2001)**. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on damage by *Striga hermonthica* on two contrasting cultivars of sorghum, *Sorghum bicolor*. Agriculture, Ecosystems & Environment 87, 29–35.
- Lenzemo, V.W., Kuyper, T.W., Matusova, R., Bouwmeester, H.J., and Van Ast, A. (2007)**. Colonization by arbuscular mycorrhizal fungi of sorghum leads to reduced germination and subsequent attachment and emergence of *Striga hermonthica*. Plant Signaling & Behavior 2, 58–62.

- Liu, Jing, Jining Li, Kyle Wolfe, Brittany Perrotta, and George P. Cobb. 2021.** ‘Mobility of Arsenic in the Growth Media of Rice Plants (*Oryza Sativa* Subsp. *Japonica*. ‘Koshihikari’) with Exposure to Copper Oxide Nanoparticles in a Life-Cycle Greenhouse Study’. *Science of The Total Environment* 774 (June): 145620. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145620>.
- Liu, Xiaozhu, Yan Zhang, Chao Yang, Zhihong Tian, and Jianxiong Li. 2016.** ‘AtSWEET4, a Hexose Facilitator, Mediates Sugar Transport to Axial Sinks and Affects Plant Development’. *Scientific Reports* 6 (1): 24563. <https://doi.org/10.1038/srep24563>.
- Le Tacon, F. (1985).** Les mycorhizes : une coopération entre plantes et champignons. *La Recherche*, 16 : 624–632.
- Luttge U. Kluge M & Bauer G. (2002).** Botanique ; traité fondamental, 3e édition Lavoisier, Tec et Doc, Paris.
- Marcus V. et Simon O., 2015.** Les pollutions par les engrais azotés et les produits phytosanitaires : coûts et solutions. *Études & documents*, n° 136. 30p.
- Mills A.J., Fey M.V., 2003.** Declining soil quality in South Africa: effects of land use on soil organic matter and surface crusting. *South African Journal of science*, 99, pp429-436.
- MAAF. Ministère Français de l’Agriculture, de l’Agroalimentaire et de la Forêt (MAAF).** Les politiques agricoles à travers le monde : quelques exemples. 2010. On line at : www.agriculture.gouv.fr
- McKee, T., Doesken, N., Kleist, J. 1993.** The relationship of drought frequency and duration to time scales. Eight Conference on Applied Climatology, Anaheim (California), 17–22 January
- Merhi M. (2008).** Etude de l'impact de l'exposition à des mélanges de pesticides à faibles doses : caractérisation des effets sur des lignées cellulaires humaines et sur le système hématopoïétique murin. Thèse de doctorat. Université de Toulouse. 13-249 p
- MING Y., BEACH J., JONTHAN W.M., Ambikaipakan S. (2013):** Occupational pesticide exposure and respiratory health .*International journal of environmental research and public health*, 43p.
- MULTIGNER L. 2005.** Effets retardés des pesticides sur la santé humaine. *Environnement risques & santé[en ligne]*. vol 4, p.187-194. Disponible sur: (<https://scholar.google.fr/scholar?hl=fr&q=Effets+retard%C3%A9s+des+pesticides+sur+la+sant%C3%A9+humaine&btnG=&lr>)
- Marschener, H. 1998.** ‘Role of Root Growth, Arbuscular Mycorrhiza, and Root Exudates for the Efficiency in Nutrient Acquisition’. *Field Crops Research* 56 (1–2): 203–7. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00131-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00131-7).

- Marschner, h. 1996.** ‘Mineral Nutrition of Higher Plants.’ *Annals of Botany* 78 (4): 527–28.
<https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0155>.
- Miller, R.M., Jastrow, J.D., & Reinhardt, D.R. (1995).** External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecologia*. 103, 17–23.
- Moges, D. M., Taye, A. A. (2017).** Determinants of farmers’ perception to invest in soil and water conservation technologies in the North-Western Highlands of Ethiopia. *International Soil and Water Conservation Research* 5 (2017) 56-61pp.
- Maiti, D., Toppo N.N., & Variar, M. (2011).** Integration of crop rotation and arbuscular mycorrhiza (AM) inoculum application for enhancing AM activity to improve phosphorus nutrition and yield of upland rice (*Oryza sativa* L.). *Mycorrhiza*, 21: 659–667.
- Maiti, S.K. (2012).** Ecorestoration of the coalmine degraded lands. Springer Science & Business Media.
- Maillet, F., Poinot, V., André, O., Puech-Pagès, V., Haouy, A., Gueunier, M., Cromer, L., Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A., et al. (2011).** Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature* 469, 58–63.
- Maldonado-Mendoza, Ignacio E., Gary R. Dewbre, and Maria J. Harrison. 2001.** ‘A Phosphate Transporter Gene from the Extra-Radical Mycelium of an Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Glomus Intraradices* Is Regulated in Response to Phosphate in the Environment’. *Molecular Plant-Microbe Interactions*® 14 (10): 1140–48.
<https://doi.org/10.1094/MPMI.2001.14.10.1140>.
- Nouaim R., Chaussod R. (1996)** Rôle des mycorhizes dans l’alimentation hydrique et minérale des plantes, notamment des ligneux de zones arides. In CIHEAM, ed, *La mycorhization des plantes forestières en milieu aride et semi-aride et la lutte contre la désertification dans le bassin méditerranéen*, Cahiers Options Méditerranéennes n°20. Pp 9–26.
- Narbonne J.F. (2008).** Pesticides and health. *Sci. Alim.* 28: 213-221.
- Novais, Candido Barreto de, Alessandra Pepe, José Oswaldo Siqueira, Manuela Giovannetti, and Cristiana Sbrana. 2017.** ‘Compatibility and Incompatibility in Hyphal Anastomosis of Arbuscular Mycorrhizal Fungi’. *Scientia Agricola* 74 (5): 411–16. <https://doi.org/10.1590/1678-992x-2016-0243>.
- Nouri, Eva, Florence Breuillin-Sessoms, Urs Feller, and Didier Reinhardt. 2014.** ‘Phosphorus and Nitrogen Regulate Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in *Petunia Hybrida*’. Edited by Bas E. Dutilh. *PLoS ONE* 9 (3): e90841.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090841>.

- OMM (2016)** Organisation météorologique mondiale : Déclaration de l'OMM sur l'état du climat mondial en 2016. Oláh, Boglárka, Christian Brière, Guillaume Bécard, Jean Dénarié, and Clare Gough. 2005. 'Nod Factors and a Diffusible Factor from Arbuscular Mycorrhizal Fungi Stimulate Lateral Root Formation in Medicago Truncatula via the DMI1/DMI2 Signalling Pathway: Nod and Myc Signals Stimulate Root Branching'. *The Plant Journal* 44 (2): 195–207. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02522.x>.
- Olsson, Maria C. Hansson, and Stephen H. Burleigh. 2006.** 'Effect of P Availability on Temporal Dynamics of Carbon Allocation and Glomus Intraradices High-Affinity P Transporter Gene Induction in Arbuscular Mycorrhiza'. *Applied and Environmental Microbiology* 72 (6): 4115–20. <https://doi.org/10.1128/AEM.02154-05>.
- Olsson, Ola, Pål Axel Olsson, and Edith C. Hammer. 2014.** 'Phosphorus and Carbon Availability Regulate Structural Composition and Complexity of AM Fungal Mycelium'. *Mycorrhiza* 24 (6): 443–51. <https://doi.org/10.1007/s00572-014-0557-8>.
- Oláh, Boglárka, Christian Brière, Guillaume Bécard, Jean Dénarié, and Clare Gough. 2005.** 'Nod Factors and a Diffusible Factor from Arbuscular Mycorrhizal Fungi Stimulate Lateral Root Formation in Medicago Truncatula via the DMI1/DMI2 Signalling Pathway: Nod and Myc Signals Stimulate Root Branching'. *The Plant Journal* 44 (2): 195–207. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02522.x>.
- Olsson, Maria C. Hansson, and Stephen H. Burleigh. 2006.** 'Effect of P Availability on Temporal Dynamics of Carbon Allocation and Glomus Intraradices High-Affinity P Transporter Gene Induction in Arbuscular Mycorrhiza'. *Applied and Environmental Microbiology* 72 (6): 4115–20. <https://doi.org/10.1128/AEM.02154-05>.
- Olsson, Ola, Pål Axel Olsson, and Edith C. Hammer. 2014.** 'Phosphorus and Carbon Availability Regulate Structural Composition and Complexity of AM Fungal Mycelium'. *Mycorrhiza* 24 (6): 443–51. <https://doi.org/10.1007/s00572-014-0557-8>.
- Oláh, Boglárka, Christian Brière, Guillaume Bécard, Jean Dénarié, and Clare Gough. 2005.** 'Nod Factors and a Diffusible Factor from Arbuscular Mycorrhizal Fungi Stimulate Lateral Root Formation in Medicago Truncatula via the DMI1/DMI2 Signalling Pathway: Nod and Myc Signals Stimulate Root Branching'. *The Plant Journal* 44 (2): 195–207. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02522.x>.
- Olsson, Maria C. Hansson, and Stephen H. Burleigh. 2006.** 'Effect of P Availability on Temporal Dynamics of Carbon Allocation and Glomus Intraradices High-Affinity P Transporter Gene Induction in Arbuscular Mycorrhiza'. *Applied and Environmental Microbiology* 72 (6): 4115–20. <https://doi.org/10.1128/AEM.02154-05>.
- Olsson, Ola, Pål Axel Olsson, and Edith C. Hammer. 2014.** 'Phosphorus and Carbon Availability Regulate Structural Composition and Complexity of AM Fungal Mycelium'. *Mycorrhiza* 24 (6): 443–51. <https://doi.org/10.1007/s00572-014-0557-8>.

- Painchaud J., 1997.** La qualité de l'eau des rivières du Québec : état et tendances. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction des écosystèmes aquatiques, Québec, 58 p.
- Parent S., 1990.** Dictionnaire des sciences de l'environnement. Ottawa : Éditions Broquet Inc. 748 p.
- Pernes-Debuyser A., Tesser D., 2002.** Influence de matière fertilisante sur les propriétés des sols. Cas des 42 parcelles de l'INRA à Versailles. *Etude de Gestion des sols*, 9(3), pp 177- 186.
- PFLIEGER M. 2009.** Etude de la dégradation photochimique des pesticides adsorbés à la surface de particules atmosphériques. Thèse de doctorat : Biosciences de l'environnement. Université de Provence France, 261p.
- Porcel, R., and Ruiz-Lozano, J.M. (2004).** Arbuscular mycorrhizal influence on leaf water potential, solute accumulation, and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. *Journal of Experimental Botany* 55, 1743–1750.
- Pumplin, N., and Harrison, M.J. (2009).** Live-cell imaging reveals periarbuscular membrane domains and organelle location in *Medicago truncatula* roots during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiology* 151, 809–819.
- Parihar, Manoj, Amitava Rakshit, Vijay Singh Meena, Vijai Kumar Gupta, Kiran Rana, Mahipal Choudhary, Gopal Tiwari, et al. 2020.** 'The Potential of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in C Cycling: A Review'. *Archives of Microbiology* 202 (7): 1581–96. <https://doi.org/10.1007/s00203-020-01915-x>.
- Pöggeler, S., & Wöstemeyer, J. (2011).** Evolution of mutualistic systems and metabolism in fungi. In: *Evolution of Fungi and Fungal-Like Organisms*, pp : 161–185. S., Pöggeler & J., Wöstemeyer (eds.). Springer Science & Business Media.
- Pumplin, N., and Harrison, M.J. (2009).** Live-cell imaging reveals periarbuscular membrane domains and organelle location in *Medicago truncatula* roots during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiology* 151, 809–819.
- Pfeffer, Philip E., Berta Bago, and Yair Shachar-Hill. 2001.** 'Exploring Mycorrhizal Function with NMR Spectroscopy: Research Review'. *New Phytologist* 150 (3): 543–53. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00139.x>.
- Plenchette, C., J. A. Fortin, and V. Furlan. 1983.** 'Growth Responses of Several Plant Species to Mycorrhizae in a Soil of Moderate P-Fertility: I. Mycorrhizal Dependency under Field Conditions'. *Plant and Soil* 70 (2): 199–209. <https://doi.org/10.1007/BF02374780>.

- Parniske, Martin. 2008.** ‘Arbuscular Mycorrhiza: The Mother of Plant Root Endosymbioses’. *Nature Reviews Microbiology* 6 (10): 763–75. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1987>.
- Pumplin, Nathan, and Maria J. Harrison. 2009.** ‘Live-Cell Imaging Reveals Periarbuscular Membrane Domains and Organelle Location in *Medicago truncatula* Roots during Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis’. *Plant Physiology* 151 (2): 809–19. <https://doi.org/10.1104/pp.109.141879>.
- Parniske, Martin. 2008.** ‘Arbuscular Mycorrhiza: The Mother of Plant Root Endosymbioses’. *Nature Reviews Microbiology* 6 (10): 763–75. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1987>.
- Perotto, S., Girlanda, M., & Martino, E. (2002).** Ericoid mycorrhizal fungi: some new perspectives on old acquaintances. *Plant and Soil*, 244 : 41–53.
- Peterson, R.L., Massicotte, H.B., & Melville, L.H. (2004).** *Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology*. CABI Publishing, Ottawa, Canada.
- Paek, K.Y., & Murthy, H.N. (2013).** Temperate oriental Cymbidium species. In: *Orchid Biology VIII: Reviews and Perspectives*, pp: 235-286. T., Kull, & J., Arditti (eds.). Springer Science+Business Media, B.V.
- Remini B., Leduc C., Hallouche W. (2009).** « Evolution des grands barrages en régions arides: quelques exemples algériens », *Sécheresse* 2009 ; 20 (1) : 96-103.
- Reyes-Gómez, V.M., López, D.N, Robles, C.A.M, Pineda, J.A.R, Gadsden, H, Ortíz, M.L, Hinojosa de la Garza, O.R, 2006.** Caractérisation de la sécheresse hydrologique dans le bassin versant du Río Conchos (État de Chihuahua, Mexique). *Sécheresse* ; 17 (4) : 475-84.
- RAMADE F. 2005.** *Éléments d’écologie. Ecologie appliquée*. DUNOD, Paris, 6ème édition, pp 236-280, pp 326-329.
- RICHARD I. 2010.** Les pesticides et la perte de biodiversité : Comment l’usage intensif des pesticides affecte la faune et la flore sauvage et la diversité des espèces Europe, 28 p.
- REGNAULT C., FABRES G., PHILOGENE H. 2005.** Enjeux phytosanitaires pour l’agriculture et l’environnement, pesticides et biopesticides OGM lutte intégrée et biologique Agriculture durable. Paris, 1013p.
- Read, D. J., J. G. Duckett, R. Francis, R. Ligrone, and A. Russell. 2000.** ‘Symbiotic Fungal Associations in “Lower” Land Plants’. Edited by D. Edwards, D. J. Read, and J. G. Duckett. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 355 (1398): 815–31. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0617>.
- Rausch, Christine, Pierre Daram, Silvia Brunner, Jan Jansa, Maryse Laloi, Georg Leggewie, Nikolaus Amrhein, and Marcel Bucher. 2001.** ‘A Phosphate Transporter

- Expressed in Arbuscule-Containing Cells in Potato'. *Nature* 414 (6862): 462–65. <https://doi.org/10.1038/35106601>.
- Redecker, D., & Schüßler, A. (2014).** 9 Glomeromycota. In: Systematics and Evolution, pp :251–269. D.J., McLaughlin, & J.W., Spatafora (eds.). Springer Berlin Heidelberg, Allemagne Requena N, Breuning M (2004). The old arbuscular mycorrhizal symbiosis in the light of the molecular era, in: Esser K, Luttge U, Beyschlag W, Murata J (eds), Progress in Botany, Springer, Berlin, Heidelberg, pp:323-356.
- Read, D. J., J. G. Duckett, R. Francis, R. Ligrone, and A. Russell. 2000.** ‘Symbiotic Fungal Associations in “Lower” Land Plants’. Edited by D. Edwards, D. J. Read, and J. G. Duckett. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 355 (1398): 815–31. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0617>.
- Redecker D, Kodner R, Graham LE (2000)** Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289:1920-1921
- Raven, P.H., Mason, K.A., Johnson, G.B., Losos, J.B., & Singer, S.R. (2017).** Biologie. 4ème édition, De Boeck Supérieur.
- Rai, M. (2006).** Handbook of Microbial Biofertilizers. International Book Distributing Company.
- Raven, P.H., Evert, R.F., & Eichhorn, S.E. (2000).** Biologie végétale. Éditions De Boeck université.
- Raven, P.H., Mason, K.A., Johnson, G.B., Losos, J.B., & Singer, S.R. (2017).** Biologie. 4ème édition, De Boeck Supérieur.
- Ravichandra, N.G. (2014).** Nematode disease complex. In: Horticultural Nematology, pp : 206–238. N.G., Ravichandra (eds.). Springer.
- Reinhardt, D. (2007).** Programming good relations - development of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 10: 98-105.
- Rosewarne, Garry M., F. Andrew Smith, Daniel P. Schachtman, and Sally E. Smith. 2007.** ‘Localization of Proton-ATPase Genes Expressed in Arbuscular Mycorrhizal Tomato Plants’. *Mycorrhiza* 17 (3): 249–58. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0101-6>.
- Rivera-Becerril, F., Calantzis, C., Turnau, K., Caussanel, J.-P., Belimov, A.A., Gianinazzi, S., Strasser, R.J., and Gianinazzi-Pearson, V. (2002).** Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular mycorrhiza in three *Pisum sativum* L. genotypes. *Journal of Experimental Botany* 53, 1177–1185.
- Salameh PR, Waked M, Baldi I, Brochard P, Saleh BA (2006)** Chronic bronchitis and pesticide exposure: a case-control study in Lebanon. *Eur J Epidemiol.* 21(9): 681-688.
- SNOUSSI S.A., 2010 :** Etude de base sur la tomate en Algérie.

- Simon L, Bousquet J, Levesque RC, Lalonde M (1993)** Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363:67-69
- Strullu D.G. & Plenchette C., (1991).** Les mycorhizes en horticulture. *PHM Revue Horticole* 352: 50-55. Yu T.E., J.C., Egger K. N. & Petterson R.L. (2001) a. Ectoendomycorrhizal associations characteristics and functions. *Mycorrhizas*, 11:167-177
- Spatafora, Joseph W., Ying Chang, Gerald L. Benny, Katy Lazarus, Matthew E. Smith, Mary L. Berbee, Gregory Bonito, et al. 2016.** ‘A Phylum-Level Phylogenetic Classification of Zygomycete Fungi Based on Genome-Scale Data’. *Mycologia* 108 (5): 1028–46. <https://doi.org/10.3852/16-042>.
- Sanders, Ian R. 2002.** ‘Ecology and Evolution of Multigenomic Arbuscular Mycorrhizal Fungi’. *The American Naturalist* 160 (S4): S128–41. <https://doi.org/10.1086/342085>.
- Solaiman, M. Z., and M. Saito. 2001.** ‘Phosphate Efflux from Intraradical Hyphae of *Gigaspora Margarita* in Vitro and Its Implication for Phosphorus Translocation’. *New Phytologist* 151 (2): 525–33. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00182.x>.
- Schüßler, Arthur, and Christopher Walker. 2010.** ‘A Species List with New Families and New Genera’, 57.
- Souza, T. (2015).** Handbook of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. Springer.
- Schüßler, A., Schwarzott, D., & Walker, C. (2001).** A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution, *Mycological Research*, 105: 1413–1421.
- Sanders, Ian R. 2002.** ‘Ecology and Evolution of Multigenomic Arbuscular Mycorrhizal Fungi’. *The American Naturalist* 160 (S4): S128–41. <https://doi.org/10.1086/342085>.
- Schüßler, A., & Walker, C. (2010).** The Glomeromycota: A species list with new families and new genera. Libraries at The Royal Botanic Garden Edinburgh, The Royal Botanic Garden Kew, Botanische Staatssammlung Munich, and Oregon State University.
- Schwartz, M.W., Hoeksema, J.D, Gehring, C.A., Johnson, N.C., Klironomos, J.N., Abott, L.K., & Pringle, A. (2006).** The promise and the potential consequences of the global transport of mycorrhizal fungal inoculum. *Ecology Letters*, 9 : 501–515.
- Steinkellner, Siegrid, Venasius Lenzemo, Ingrid Langer, Peter Schweiger, Thanasan Khaosaad, Jean-Patrick Toussaint, and Horst Vierheilig. 2007.** ‘Flavonoids and Strigolactones in Root Exudates as Signals in Symbiotic and Pathogenic Plant-Fungus Interactions’. *Molecules* 12 (7): 1290–1306. <https://doi.org/10.3390/12071290>.
- Schaarschmidt, Sara, Joachim Kopka, Jutta Ludwig-Müller, and Bettina Hause. 2007.** ‘Regulation of Arbuscular Mycorrhization by Apoplastic Invertases: Enhanced Invertase Activity in the Leaf Apoplast Affects the Symbiotic Interaction: Enhanced

Invertase Activity in the Leaf Apoplast Affects AM'. *The Plant Journal* 51 (3): 390–405. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03150.x>.

Smith, S.E. & Read, D.J. (2008). Mycorrhizal Symbiosis, Third Edition .Academic Press.

Smith, S.E. & Read D.J. (1997). Mycorrhizal Symbiosis, Third Edition .Academic Press. San Diego. Calif. U.S.A.

Smith, S.E. & Read, D.J. (2008). Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, Cambridge, Royaume-Uni.

Smith, S.E. & Read, D.J. (2010). Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, Grande Bretagne, Royaume-Uni.

Smith, S.E., Jakobsen, I., Gronlund, M., & Smith, F.A. (2011). Roles of Arbuscular Mycorrhizas in Plant Phosphorus Nutrition: Interactions between Pathways of Phosphorus Uptake in Arbuscular Mycorrhizal Roots Have Important Implications for Understanding and Manipulating Plant Phosphorus Acquisition. *Plant Physiology*, 156: 1050–1057.

Simon L, Bousquet J, Levesque RC, Lalonde M (1993) Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363:67-69

Selosse MA, Le Tacon F (1998) The land flora: a phototroph-fungus partnership? *Trends Ecol Evol* 13:15-20

Simon L, Bousquet J, Levesque RC, Lalonde M (1993) Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363:67-69

Smith SE, Read DJ (1997) Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, San Diego and London

Schubert A, Lubraco G (2000) Mycorrhizal inoculation enhances growth and nutrient uptake of micropropagated apple rootstocks during weaning in commercial substrates of high nutrient availability. *Appl Soil Ecol* 15:113-118. doi:10.1016/S0929-1393(00)00086-X

Schüßler, A., Schwarzott, D., & Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research*. 105 : 1413–1421.

Schüßler, A., Martin, H., Cohen, D., Fitz, M., & Wipf, D. (2006). Characterization of a carbohydrate transporter from symbiotic glomeromycotan fungi. *Nature*. 444 : 933–936.

Schüßler, A., & Walker, C. (2010). The Glomeromycota: A species list with new families and new genera. Libraries at The Royal Botanic Garden Edinburgh, The Royal Botanic Garden Kew, Botanische Staatssammlung Munich, and Oregon State University.

Smith, S.E., & Smith, F.A. (1990). Structure and function of the interfaces in biotrophic symbioses as they relate to nutrient transport. *New Phytologist*. 114, 1–38.

- Smith, F.A., Jakobsen, I., & Smith, S.E. (2000).** Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Medicago truncatula*. *New Phytologist*. 147, 357–366.
- Smith, S.E., Smith, F.A., & Jakobsen, I. (2003).** Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology*. 133, 16–20.
- Smith, S.E. & Read, D.J. (2008).** Mycorrhizal symbiosis. Academic Press Cambridge, Royaume-Uni.
- Smith, S.E., Jakobsen, I., Grønlund, M., & Smith, F.A. (2011).** Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology*. 156, 1050–1057.
- Sato, Takumi, Shihomi Hachiya, Nozomi Inamura, Tatsuhiro Ezawa, Weiguo Cheng, and Keitaro Tawaraya. 2019.** ‘Secretion of Acid Phosphatase from Extraradical Hyphae of the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Rhizophagus Clarus* Is Regulated in Response to Phosphate Availability’. *Mycorrhiza* 29 (6): 599–605. <https://doi.org/10.1007/s00572-019-00923-0>.
- Touati B., (2010).** « Les barrages et la politique hydraulique en Algérie : Etat, diagnostic et perspectives d’un aménagement durable », Thèse de Doctorat d’état en Aménagement du territoire, Département de l’Aménagement du territoire, Faculté des Sciences de la terre, de la Géographie et de l’Aménagement du territoire, Université Mentouri, Constantine, 385 Taylor, Jeanette, and Lucy A. Harrier. 2003. ‘Beneficial Influences of Arbuscular Mycorrhizal (AM) Fungi on the Micropropagation of Woody and Fruit Trees’. In *Micropropagation of Woody Trees and Fruits*, edited by S. Mohan Jain and Katsuaki Ishii, 75:129–50. Forestry Sciences. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0125-0_5.
- Teotia, P., Kumar, M., Prasad, R., Kumar, V., Tuteja, N., & Varma, A. (2017).** Mobilization of micronutrients by mycorrhizal fungi. In: *Mycorrhiza - Function, Diversity, State of the Art*, pp : 8–26. A., Varma, R., Prasad, & N., Tuteja (eds.). Springer.
- Taylor, Jeanette, and Lucy A. Harrier. 2003.** ‘Beneficial Influences of Arbuscular Mycorrhizal (AM) Fungi on the Micropropagation of Woody and Fruit Trees’. In *Micropropagation of Woody Trees and Fruits*, edited by S. Mohan Jain and Katsuaki Ishii, 75:129–50. Forestry Sciences. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0125-0_5.
- Tosi, L., Giovannetti, M., Zizzerini, A., and Sbrana, C. (1993).** Interactions between *Plasmopara helianthi* and arbuscular mycorrhizal fungi in sunflower seedlings susceptible and resistant to downy mildew. *Phytopathologia Mediterranea* 32, 106–114.

- Treseder, Kathleen K., and Michael F. Allen. 2002.** ‘Direct Nitrogen and Phosphorus Limitation of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: A Model and Field Test’. *New Phytologist* 155 (3): 507–15. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00470.x>.
- UNIFA., 2005** – Principaux éléments fertilisants 6 p. Ed. Le Diamant. France.
- USDA-ORGANIC, 2006** - L’agriculture biologique, Wanda Ember 2 p.
- Vos, C., Claerhout, S., Mkandawire, R., Panis, B., Waele, D., and Elsen, A. (2011).** Arbuscular mycorrhizal fungi reduce root-knot nematode penetration through altered root exudation of their host. *Plant and Soil* 354, 335–345.
- van der Heijden MG, Horton TR (2009)** Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *J Ecol* 97:1139-1150. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01570.x
- Wang, Fayuan. 2017.** ‘Occurrence of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Mining-Impacted Sites and Their Contribution to Ecological Restoration: Mechanisms and Applications’. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 47 (20): 1901–57. <https://doi.org/10.1080/10643389.2017.1400853>.
- Wang, Fayuan, Xueqin Liu, Zhaoyong Shi, Ruijian Tong, Catharine A. Adams, and Xiaojun Shi. 2016.** ‘Arbuscular Mycorrhizae Alleviate Negative Effects of Zinc Oxide Nanoparticle and Zinc Accumulation in Maize Plants – A Soil Microcosm Experiment’. *Chemosphere* 147 (March): 88–97. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.12.076>.
- Wang, Qian, Zheng Xu, Tingxing Hu, Hafeez ur Rehman, Hong Chen, Zhongbin Li, Bo Ding, and Hongling Hu. 2014.** ‘Allelopathic Activity and Chemical Constituents of Walnut (*Juglans Regia*) Leaf Litter in Walnut–Winter Vegetable Agroforestry System’. *Natural Product Research* 28 (22): 2017–20. <https://doi.org/10.1080/14786419.2014.913245>.
- Wang, Wanxiao, Jincai Shi, Qiujin Xie, Yina Jiang, Nan Yu, and Ertao Wang. 2017.** ‘Nutrient Exchange and Regulation in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis’. *Molecular Plant* 10 (9): 1147–58. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>.
- Wang, Fayuan. 2017.** ‘Occurrence of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Mining-Impacted Sites and Their Contribution to Ecological Restoration: Mechanisms and Applications’. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 47 (20): 1901–57. <https://doi.org/10.1080/10643389.2017.1400853>.
- Walder, Florian, Daphnée Brulé, Sally Koegel, Andres Wiemken, Thomas Boller, and Pierre-Emmanuel Courty. 2015.** ‘Plant Phosphorus Acquisition in a Common Mycorrhizal Network: Regulation of Phosphate Transporter Genes of the Pht1 Family in Sorghum and Flax’. *New Phytologist* 205 (4): 1632–45. <https://doi.org/10.1111/nph.13292>.

- Walder, Florian, Helge Niemann, Mathimaran Natarajan, Moritz F. Lehmann, Thomas Boller, and Andres Wiemken. 2012.** ‘Mycorrhizal Networks: Common Goods of Plants Shared under Unequal Terms of Trade’. *Plant Physiology* 159 (2): 789–97. <https://doi.org/10.1104/pp.112.195727>.
- Wang, Fayuan, Xueqin Liu, Zhaoyong Shi, Ruijian Tong, Catharine A. Adams, and Xiaojun Shi. 2016.** ‘Arbuscular Mycorrhizae Alleviate Negative Effects of Zinc Oxide Nanoparticle and Zinc Accumulation in Maize Plants – A Soil Microcosm Experiment’. *Chemosphere* 147 (March): 88–97. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.12.076>.
- Wang, Qian, Zheng Xu, Tingxing Hu, Hafeez ur Rehman, Hong Chen, Zhongbin Li, Bo Ding, and Hongling Hu. 2014.** ‘Allelopathic Activity and Chemical Constituents of Walnut (*Juglans Regia*) Leaf Litter in Walnut–Winter Vegetable Agroforestry System’. *Natural Product Research* 28 (22): 2017–20. <https://doi.org/10.1080/14786419.2014.913245>.
- Wang, Wanxiao, Jincan Shi, Qiuji Xie, Yina Jiang, Nan Yu, and Ertao Wang. 2017.** ‘Nutrient Exchange and Regulation in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis’. *Molecular Plant* 10 (9): 1147–58. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>.
- Yang, Lixue, Peng Wang, and Chuihua Kong. 2010.** ‘Effect of Larch (*Larix Gmelini* Rupr.) Root Exudates on Manchurian Walnut (*Juglans Mandshurica* Maxim.) Growth and Soil Juglone in a Mixed-Species Plantation’. *Plant and Soil* 329 (1–2): 249–58. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0149-0>.
- Yang, Shu-Yi, Mette Grønlund, Iver Jakobsen, Marianne Suter Grottemeyer, Doris Rentsch, Akio Miyao, Hirohiko Hirochika, et al. 2012.** ‘Nonredundant Regulation of Rice Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis by Two Members of the PHOSPHATE TRANSPORTER1 Gene Family’. *The Plant Cell* 24 (10): 4236–51. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.104901>.
- Yang, Lixue, Peng Wang, and Chuihua Kong. 2010.** ‘Effect of Larch (*Larix Gmelini* Rupr.) Root Exudates on Manchurian Walnut (*Juglans Mandshurica* Maxim.) Growth and Soil Juglone in a Mixed-Species Plantation’. *Plant and Soil* 329 (1–2): 249–58. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0149-0>.
- Yang, Shu-Yi, Mette Grønlund, Iver Jakobsen, Marianne Suter Grottemeyer, Doris Rentsch, Akio Miyao, Hirohiko Hirochika, et al. 2012.** ‘Nonredundant Regulation of Rice Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis by Two Members of the PHOSPHATE TRANSPORTER1 Gene Family’. *The Plant Cell* 24 (10): 4236–51. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.104901>.

Résumé

L'agriculteur moderne fait face à plusieurs défis. Parmi ces défis, la pollution agricole causée par les produits phytosanitaires et les engrais chimiques figurent en premier rang. La sécheresse, elle aussi, est de plus en plus sévère et cause des déficits en eau pour les cultures agricoles. Face à ces défis et pour assurer l'alimentation mondiale tout en préservant l'environnement, la santé humaine et aussi les ressources non renouvelables, les scientifiques ont pensé à plusieurs alternatives à l'agriculture chimique. L'utilisation des champignons mycorhiziens symbiotiques constitue l'une des approches à ne pas négliger afin de promouvoir la croissance végétale dans des environnements stressés. En fait, les mycorrhizes vivent en association avec 80% des espèces végétales sur terre. Profitant en même temps des débris et des excudats racinaires de la plante, les micorhizes confèrent à cette dernière les éléments minéraux, une meilleure absorption de l'eau et une protection contre les phytopathogènes.

Mots clés : Mycorrhizes, arbuscules, Plante hôte, Symbiose

Abstract

The modern agriculture faces several challenges. Among them, agricultural pollution caused by phytosanitary products and chemical fertilizers rank first. Drought, also, is increasingly severe and causes water shortages for agricultural crops. Face to such challenges and to ensure the world food nutrition, while preserving the environment, human health and also non-renewable resources, scientists have been thinking about several alternatives to chemical agriculture. Using symbiotic mycorrhizal fungi is one of the approaches that should not be overlooked in order to promote plant growth in stressed environments. In fact, mycorrhiza live in association with 80% of plant species on earth. At the same time, taking advantage of the plant's root debris and exudates, the microcorrhizae provide the latter with mineral elements, better water absorption and protection against phytopathogens

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

تلخيص:

تواجه الزراعة الحديثة عدة تحديات. من بينها، يأتي التلوث الزراعي الناجم عن منتجات الصحة النباتية والأسمدة الكيماوية في المرتبة الأولى. كما أن الجفاف يتزايد حدته ويتسبب في نقص المياه للمحاصيل الزراعية. لمواجهة هذه التحديات ولضمان التغذية الغذائية في العالم، مع الحفاظ على البيئة وصحة الإنسان وكذلك الموارد غير المتجددة، كان العلماء يفكرون في عدة بدائل للزراعة الكيماوية. يعد استخدام الفطريات الفطرية التكافلية أحد الأساليب التي لا ينبغي إغفالها من أجل تعزيز نمو النبات في البيئات المجهددة. في الواقع، تعيش الفطريات الفطرية مع 80% من أنواع النباتات على الأرض. في الوقت نفسه، مع الاستفادة من حطام جذر النبات ومخلفاته، تزود المجهرية الدقيقة الأخيرة بالعناصر المعدنية وامتصاص الماء بشكل أفضل والحماية من مسببات الأمراض النباتية

الكلمات المفتاحية: الفطريات الجذرية، الفطريات الجذرية الشجيرية، النبات لمضيف، التعايش.