

INTRODUCTION

GENERALITES SUR LA SYMBIOSE MYCORHIZIENNE

Par Duponnois R.¹, Sanon A.^{1,3}, Hafidi M.², Ndoye I.^{3,4}, Bâ A. M.³

¹ IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/AGRO-M/UM2. Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes (LSTM). Campus international de Baillarguet, Montpellier. France.

² Laboratoire Écologie & Environnement (Unité associée au CNRST, URAC 32). Faculté des sciences Semlalia. Université Cadi Ayyad. Marrakech. Maroc.

³ IRD. Laboratoire commun de microbiologie IRD/ISRA/UCAD. Centre de recherche de Bel Air. BP 1386. Dakar. Sénégal.

⁴ Université Cheikh Anta Diop. Département de Biologie végétale. Dakar. Sénégal.

1. INTRODUCTION

Le processus de désertification est défini par la Convention des Nations unies sur la lutte contre la désertification (CNUCLD) aux échelles régionales et locales comme « la dégradation des terres dans les zones arides, semi-arides et subhumides sèches par suite de divers facteurs, parmi lesquels les variations climatiques et les activités humaines ».

La désertification traduit le déclin irréversible ou la destruction du potentiel biologique des terres et de leur capacité à supporter et à nourrir les populations. Ce processus met en avant la nécessité d'accroître le niveau de vie des sociétés les plus vulnérables en pérennisant le support de leur activité, la fertilité des terres, et en trouvant diverses alternatives qui soulagent la pression sur les terres. La désertification est indissociable de la question du développement durable des zones sèches. Comme le soulignent les annexes de la Convention, cette notion s'applique sur tous les continents, principalement vis-à-vis des zones sèches dans lesquelles aridité et sécheresse sont les principales contraintes.

Face à ce constat et afin d'identifier les axes à développer pour permettre à ces écosystèmes de rendre les services attendus et satisfaire les besoins des populations locales, de nombreux travaux de recherche ont été entrepris pour optimiser la croissance des plantes dans des environnements ingrats et maîtriser certaines composantes du sol susceptibles de contribuer à la réhabilitation de ces écosystèmes dégradés. Parmi les composantes telluriques particulièrement impliquées dans les processus biologiques régissant le fonctionnement des principaux cycles biogéochimiques et, en conséquence, la fertilité des sols figurent les champignons mycorrhiziens. Ces microorganismes ubiquistes évoluent en association symbiotique stricte avec diverses plantes hôtes et optimisent le développement du végétal *via* deux voies principales à savoir (i) une stimulation de la nutrition minérale (plus particulièrement pour le phosphore considéré comme une des principales carences minérales dans les sols méditerranéens et tropicaux) et (ii) une meilleure tolérance ou résistance de la plante vis-à-vis de stress biotiques (impacts de microorganismes pathogènes fongiques, bactériens ou de nématodes phytoparasites) et/ou abiotiques (stress salin, hydrique, métaux lourds). Les interactions plante/symbiote fongique ont généralement été abordées de manière bilatérale en évaluant l'impact d'une souche fongique préalablement sélectionnée pour un paramètre donné (ex. : impact sur la croissance de la plante, impact sur la tolérance ou la résistance d'une plante à un agent pathogène, etc.). Plus récemment, divers facteurs comme la

structure de la communauté du cortège mycorhizien associé une plante, les interactions créées lors de l'établissement de la symbiose mycorhizienne avec la microflore saprophyte du sol, le rôle des champignons mycorhiziens dans l'évolution spatio-temporelle, la productivité, la stabilité, la capacité de résilience écosystémique, etc., ont été pris en compte et particulièrement développés *via* de nombreux travaux scientifiques. Il est maintenant parfaitement admis que la symbiose mycorhizienne constitue un élément clé dans le fonctionnement durable des écosystèmes végétaux terrestres et doit être considérée à juste titre dans toutes opérations de réhabilitation durable d'écosystèmes dégradés.

Ce chapitre vise à présenter le contexte dans lequel évolue cette symbiose fongique et à synthétiser les connaissances scientifiques acquises sur ce modèle biologique afin d'apprécier les principaux intérêts attendus de la maîtrise de ce processus symbiotique pour conserver et valoriser la biodiversité végétale naturelle terrestre.

2. LE *CONTINUUM* SOL – PLANTES – MICROORGANISMES

2.1. LE SOL

Le sol est considéré comme la couche superficielle de l'écorce terrestre située à l'interface entre la lithosphère et l'atmosphère. Il est la conséquence de la transformation de la roche mère enrichie par des apports organiques et caractérisée par la présence de vie. Il est un support et une ressource de base pour la plupart des activités humaines.

À une échelle microscopique, le sol constitue un environnement où interagissent directement ou indirectement de nombreux microorganismes, entre eux mais aussi avec les composantes abiotiques du sol (matière organique, matrice minérale, etc.) et avec les racines des plantes (Albino et Andrade, 2006). Il constitue ainsi un **réacteur biologique** très actif où se développent des réactions biochimiques abondantes et variées.

La production primaire des plantes, *via* le *turnover* de la matière organique sénescente et les rhizodépôts d'exsudats, constitue une des principales voies par lesquelles le C atmosphérique alimente le cycle du C dans le sol (Carpenter-Boggs *et al.*, 2000 ; Six *et al.*, 2006). De nombreux autres composés chimiques et certains xénobiotiques se retrouvent

également dans les sols et les microorganismes sont fortement impliqués dans leur évolution (Corgié *et al.*, 2004 ; Corgié *et al.*, 2006). Ces mécanismes d'origine biotique et abiotique permettent un retour des éléments chimiques dans le pool de nutriments dissous dans la solution de sol qui sont alors mobilisables par la plante pour assurer ses besoins.

La structure des communautés microbiennes associées aux racines des plantes est fortement dépendante de la quantité et de la qualité des exsudats racinaires. La composition de ces exsudats racinaires est principalement déterminée par les caractéristiques du couvert végétal en présence : composition spécifique, âge de la formation, etc. (Grayston et Campbell, 1996 ; Coleman *et al.*, 2000 ; Gransee et Wittenmayer, 2000) et des conditions environnementales (Grayston et Campbell, 1996). L'exsudation racinaire représente la diffusion passive de solutés racinaires vers la solution du sol. Ces exsudats sont constitués majoritairement de sucres, d'acides carboxyliques et d'acides aminés et sont plus particulièrement présents en abondance au niveau des extrémités racinaires (Jones, 1998).

La **rhizosphère** a été définie par Hiltner (1904) comme le volume de sol évoluant sous influence des racines et caractérisé par une intense activité microbienne résultant de la diffusion ou de l'exsudation de composés organiques au niveau racinaire (Curl et Truelove, 1986 ; Grayston *et al.*, 1997). Cet 'effet rhizosphère' est un processus dynamique résultant d'interactions entre la plante hôte, le sol, les microorganismes telluriques et différentes caractéristiques du milieu (climat, pratiques culturales, ...) attribuant à ce compartiment rhizosphérique des caractéristiques physico-chimiques et biologiques particulières (Yang et Crowley, 2000 ; Wieland *et al.*, 2001).

Les interactions entre la plante hôte et les microorganismes peuvent être soit facilitatrices, soit antagonistes pour un indicateur donné (ex. : croissance de la plante) (Souchie *et al.*, 2006 ; Stinson *et al.*, 2006). Ces deux catégories d'interactions se manifestent également entre les microorganismes telluriques (Duponnois et Plenchette, 2003 ; Duponnois, 2006).

Parmi les groupes fonctionnels composant la microflore tellurique, certains jouent un rôle majeur dans l'amélioration de la croissance et de la survie des plantes en augmentant notamment la biodisponibilité d'éléments minéraux qui constitue fréquemment la principale contrainte au bon développement du végétal. Dans cette perspective, de nombreux microorganismes telluriques ont été considérés comme des **biofertilisants potentiels** dans le cadre d'une agriculture durable à faible apport d'intrants (Rodriguez et Fraga, 1999 ; Johansson *et al.*, 2004 ; Matiru et Dakora, 2004 ; Douds *et al.*, 2005 ; Gentili et Jumpponen,

2006). Il s'agit notamment des champignons mycorhiziens qui améliorent la nutrition hydrique et minérale (Duponnois *et al.*, 2005 ; Lambers *et al.*, 2008) et la protection phytosanitaire (Leyval et Joner, 2001 ; Joner et Leyval, 2003) des plantes ; des bactéries fixatrices d'azote qui sont capables de piéger l'azote atmosphérique et de le rendre accessible aux plantes (Samba *et al.*, 2002 ; Matiru et Dakora, 2004). Des processus de mobilisation d'éléments nutritifs à partir de formes complexes de phosphates organiques et inorganiques ont également été mis en évidence chez ces microorganismes (Chabot *et al.*, 1996 ; Alikhani *et al.*, 2006). De nombreuses autres bactéries (notamment les bactéries des genres *Pseudomonas*, *Bacillus*,...) peuvent également solubiliser ces phosphates (Harris *et al.*, 2006 ; Souchie *et al.*, 2006) et/ou produire des hormones de croissance, des antibiotiques, etc. (Hamdan *et al.*, 1991 ; Gentili et Jumpponen, 2006). Pour cet effet positif sur la croissance des plantes, ces bactéries sont nommées Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR).

En revanche, il existe des microorganismes phytopathogènes dans le sol et susceptibles de réduire fortement la survie et le développement des végétaux (Miller *et al.*, 1997 ; Nyvall, 1999).

2.2. LA SYMBIOSE MYCORHIZIENNE

2.2.1. LES COMPOSANTES DE LA SYMBIOSE MYCORHIZIENNE

Les mycorhizes résultent d'une union durable basée sur des échanges réciproques entre les racines des végétaux et certains champignons du sol. Elles constituent des composantes essentielles dans la relation sol-plantes-microorganismes. En effet, certaines espèces végétales ne peuvent croître normalement sans s'associer à un partenaire fongique (Janos, 1980 ; Gobat *et al.*, 2003). La diversité végétale est entre 220 000 et 420 000 espèces de plantes terrestres (Scotland *et al.*, 2003). D'après l'examen de plus de 10 000 espèces, en majorité des angiospermes, des structures mycorhiziennes ont été observées chez 86 % d'entre elles (Brundrett, 2009 ; Tedersoo *et al.*, 2010).

Le nouvel organe mixte résulte de l'association intime de la plante hôte et du champignon mycorhizien et chaque partenaire optimise son développement grâce à cette symbiose. Les racines de plus de 80 % des espèces de plantes vasculaires présentent ou sont susceptibles de présenter des structures mycorhiziennes au sein de leur système racinaire. La présence de

mycorhizes est donc un phénomène général chez les plantes à l'exception de quelques familles comme les *Brassicaceae*, les *Caryophyllaceae*, les *Cyperaceae*, les *Juncaceae*, les *Chenopodiaceae* et les *Amaranthaceae* qui présentent très peu d'associations mycorhiziennes (Strullu, 1991 ; Norman *et al.*, 1995). Leur impact est primordial dans tout ou partie du cycle de la plante, surtout, mais non exclusivement, pour la nutrition. Le champignon profite des ressources carbonées synthétisées par la plante *via* la photosynthèse et qui sont indispensables à son métabolisme et à sa fructification. En retour, les hyphes fongiques améliorent la nutrition hydrique et minérale de la plante hôte grâce à l'augmentation du volume de sol prospecté et à la production de divers enzymes extracellulaires (protéinases, phosphatases, etc.) susceptibles de mobiliser des éléments nutritifs à partir de composés complexes du sol (Manjunath *et al.*, 1989 ; Leyval et Berthelin, 1993 ; Gobat *et al.*, 2003).

2.2.2. LES PRINCIPAUX TYPES DE SYMBIOSES

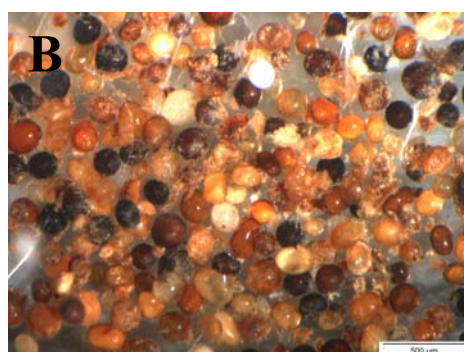
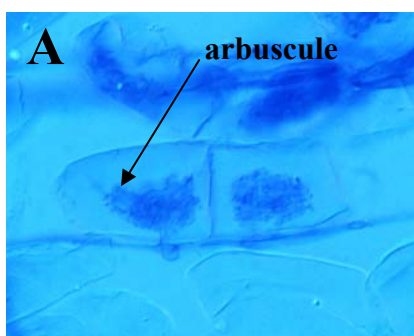
D'après la morphologie de l'organe résultant de l'association plante – symbiote fongique, différents types de mycorhizes sont distingués. Les mycorhizes à arbuscules, les mycorhizes orchidoïdes et les ectomycorhizes sont les plus fréquentes et les plus étudiées. Les mycorhizes à arbuscules sont les plus primitives et les plus répandues dans les écosystèmes naturels et cultivés (Tedersoo *et al.*, 2010). Les mycorhizes à arbuscules seraient à l'origine des autres types de symbiose mycorhizienne et coïncideraient avec celle des végétaux terrestres il y a 450 millions d'années (Wang et Qiu, 2006).

- **LES ECTOMYCORHIZES** (du grec *ektos* : à l'extérieur) où les champignons se développent essentiellement autour de la racine, en formant un manchon mycélien (**le manteau**) à partir duquel se développent des hyphes qui s'insèrent entre les cellules corticales de la racine (**réseau de Hartig**). Ce type d'association est principalement représenté chez les essences forestières des régions tempérées, méditerranéennes et boréales, mais il a été également décrit chez quelques espèces tropicales de la famille des *Dipterocarpaceae*, *Euphorbiaceae*, *Cesalpiniaceae*, *Myrtaceae* et *Fagaceae*). Les partenaires fongiques appartiennent aux Basidiomycètes (*Boletus*, *Russula*, *Laccaria*...), mais aussi aux Ascomycètes (*Tuber*, *Elaphomyces*...).

- **LES ENDOMYCORHIZES** (du grec endon : à l'intérieur) sont caractérisées par l'absence de manchon mycélien externe et par la pénétration des hyphes fongiques dans les cellules corticales. On rencontre :
 - **LES ENDOMYCORHIZES DES ORCHIDEES** formées par des Basidiomycètes et **LES ENDOMYCORHIZES DES ERICACEES** associées aux Ascomycètes (les *Pezizaceae*). Dans ces deux cas, le mycélium forme des pelotons à l'intérieur des cellules du parenchyme cortical.
 - **LES ENDOMYCORHIZES DES CISTACEES** où les pénétrations endocellulaires ont une forme coralloïde. Les champignons symbiotiques impliqués appartiennent aux Ascomycètes hypogés (les *Terfeziaceae*).
 - **LES MYCORHIZES A VESICULES ET ARBUSCULES** formées par des champignons inférieurs et qui concernent environ 80 % des espèces végétales (Barea et Honrubia, 1993). Ces associations doivent leur nom aux structures fongiques résultant des hyphes intracellulaires qui se ramifient intensément à l'intérieur des cellules du cortex racinaire pour former des structures appelées arbuscules. Ces hyphes peuvent former des vésicules (Bonfante-Fasolo, 1984).
- **LES ECTENDOMYCORHIZES** caractérisées à la fois par la présence du manteau mycélien et le développement d'hyphes inter et intracellulaires. Elles se rencontrent chez les Arbutacées, les Monotropacées et sont formées par des Basidiomycètes (*Cortinarius*, *Boletus...*) (Mikola, 1948).

2.2.3. LES MYCORHIZES A VESICULES ET ARBUSCULES (fig. 1)

Figure 1. Mycorhize à arbuscules. A : arbuscules. B : spores (Photo Yves Prin)



2.2.3.1. HISTORIQUE

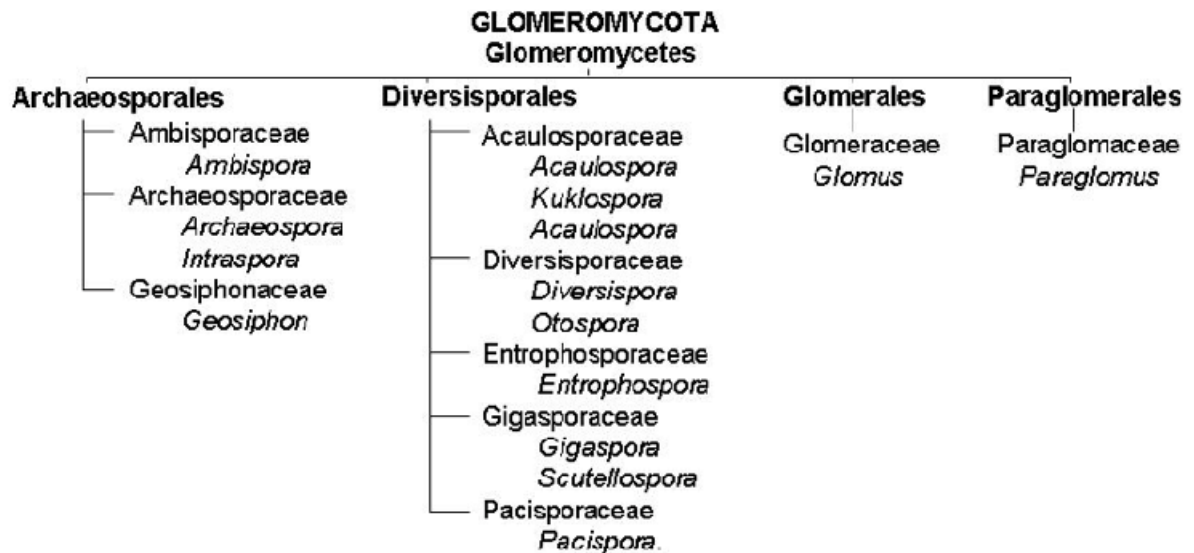
Selon Morton *et al.* (1995), ce type de symbiose est apparu il y a 250 millions d'années. La première classification des champignons endomycorhizogènes a été proposée par Gerdemann et Trappe (1974) basée essentiellement sur les phénotypes des spores. Cinq genres ont été distingués : *Endogone*, *Glomus*, *Sclerosystis*, *Acaulospora* et *Gigaspora*. Ensuite, une révision de la famille des endogonacées a été réalisée par ces mêmes auteurs qui ont caractérisé 44 espèces au sein de 7 genres. Parmi elles, beaucoup de taxons ont été redéfinis, 2 genres (*Acaulospora*, *Gigaspora*) et 12 nouvelles espèces ont été décrits.

En 1979, Ames et Schneider mettaient en évidence le nouveau genre *Entrophospora* dans la famille des Endogonaceae, avec *E. infrequens*, espèce qui était préalablement classée dans le genre *Glomus* sous le nom de *G. infrequens* (Hall, 1977). Walker et Sanders (1986) ont distingué deux genres, *Gigaspora* et *Scutellospora*. Enfin, en 1990, Morton et Benny ont classé les champignons symbiotiques appartenant à l'ordre des Glomales dans deux sous-ordres, Glomineae et Gigasporineae. Redecker *et al.* (2000) se sont basés sur des données phénotypiques et moléculaires pour placer *Sclerocystis coremioides* dans le genre *Glomus*, éliminant ainsi le genre *Sclerocystis*. Morton et Redecker (2001) en croisant des données morphologiques, moléculaires et biochimiques, ont décrit deux autres familles, Archaeosporaceae et Paraglomaceae. La première famille héberge le genre *Archaeospora*, avec trois espèces et la seconde, le genre *Paraglomus*, avec aussi deux espèces.

2.2.3.2. TAXONOMIE ACTUELLE

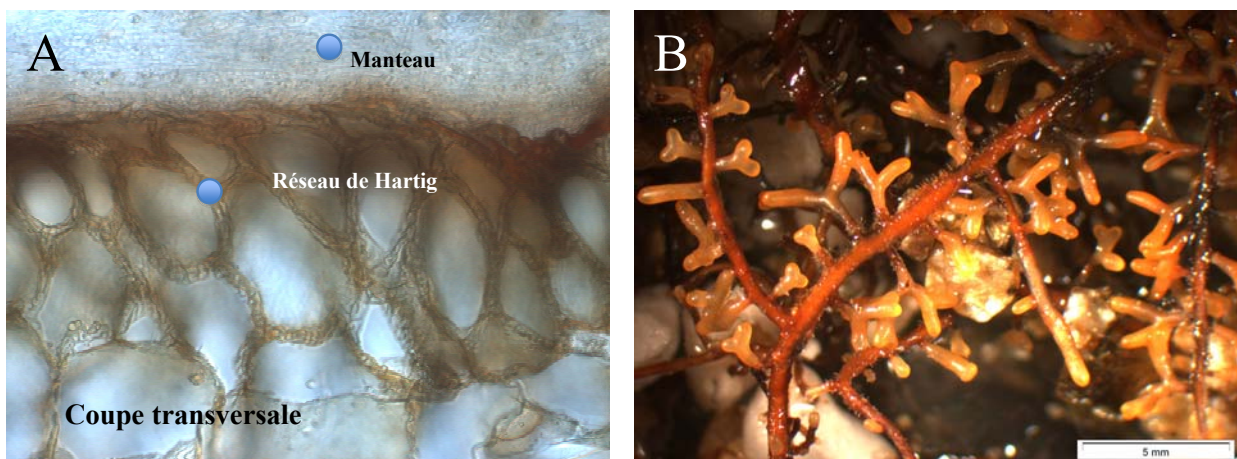
La systématique des champignons mycorhiziens à arbuscules reposait essentiellement sur des critères morphologiques des spores (Morton et Benny, 1990), mais cette classification restait limitée puisqu'elle ne permettait pas de décrire finement cette diversité fongique (Giovanetti et Gianinazzi-Pearson, 1994). L'impossibilité de multiplier ces symbiotes fongiques en l'absence de leur partenaire végétal représente une difficulté supplémentaire pour établir une classification fiable de ces champignons. Grâce à l'avènement de techniques de biologie moléculaire, la classification des champignons mycorhiziens a été significativement revue. Ces symbiotes fongiques sont actuellement classés dans le phylum des Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001) avec quatre ordres, dix familles et approximativement 200 espèces décrites (Raab et Redecker, 2006) (fig. 2).

Figure 2. Classification des champignons mycorhizogènes à arbuscule. Selon Schüßler *et al.* (2001) avec corrections de Oehl et Sieverding (2004), Walker et Schüßler (2004), Sieverding et Oehl (2006), Spain *et al.* (2006), Walker *et al.* (2007a, b) et Palenzuela *et al.* (2008).



2.2.4. LES ECTOMYCORHIZES (fig. 3)

Figure 3. Ectomycorhize. A : coupe transversale. B : morphotype d'ectomycorhize (Photo Yves Prin).



Les ectomycorhizes sont détectées chez 2 % des espèces, en majorité des arbres d'intérêt et sont dominantes dans les forêts boréales, tempérées (ex. Pinaceae, Fagaceae) et tropicales (ex. Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae). La présence des ectomycorhizes chez les Sarcolaenaceae, une famille de plantes ectomycorhizogènes proche des Dipterocarpaceae et

native de Madagascar permet d'estimer l'origine de la symbiose ectomycorhizienne chez les Dipterocarpaceae à l'époque du supercontinent Gondwana, et le statut ectomycorhizien de *Pakaraimaea dipterocarpacea* (Dipterocarpaceae ancestrale) évalue cette origine à environ 135 millions d'années (Dayanandan *et al.*, 1999 ; Ducouso *et al.*, 2004 ; Moyersoen, 2006).

2.2.4.1. LE PARTENAIRE PLANTES

Il est généralement estimé que 6 000 espèces de plantes terrestres présentent un statut ectotrophe (Taylor et Alexander, 2005 ; Tedersoo *et al.*, 2010). Les espèces de plantes ectotrophes sont des gymnospermes et surtout des angiospermes. Les arbres sont majoritairement impliqués dans cette symbiose qui intéresse également des arbustes, des lianes et des herbacées. Les arbres sont représentés principalement dans les familles ou sous-familles des Betulaceae, Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae, Fagaceae, Myrtaceae, Papilionoideae et Pinaceae. En général, les arbres ectotrophes dominent la strate arborée des forêts boréales et tempérées de l'hémisphère nord, des forêts tempérées et subtropicales de l'hémisphère sud, des forêts à Dipterocarpaceae en Asie du Sud-Est et à Caesalpinioideae (tribu des Amherstieae) en Afrique tropicale.

Les arbres ectotrophes sont fréquemment associés avec des symbiotes endomycorhizogènes et/ou plus rarement avec des symbiotes formant des ectendomycorhizes, en particulier chez les Ericaceae. Par exemple, chez le genre *Eucalyptus*, *Helianthemum* et *Quercus*, les mycorhizes à arbuscules sont dominantes sur les jeunes semis alors que les ectomycorhizes sont principalement détectées chez les arbres adultes (Dos Santos *et al.*, 2001 ; Egerton-Warburton et Allen, 2001).

2.2.4.2. LE PARTENAIRE FONGIQUE

La diversité des champignons ectomycorhiziens est estimée entre 20 000 à 25 000 espèces (0,5 à 0,7 % de la diversité fongique totale). Ces symbiotes fongiques appartiennent majoritairement à des Basidiomycètes et Ascomycètes et plus rarement à des

Gloméromycètes (Taylor et Alexander, 2005 ; Tedersoo *et al.*, 2010). La diversité des champignons ectomycorhiziens serait moins importante dans les régions tropicales que dans les régions tempérées (Tedersoo et Nara, 2010). Toutefois, ce constat serait sous-estimé, car les enquêtes restent encore relativement rares et de nombreuses espèces fongiques n'ont pas encore été identifiées dans les régions tropicales (Rivière *et al.*, 2007 ; Peay *et al.*, 2009).

Les Ascomycètes sont fréquemment observés chez les champignons hypogés, au contraire des Basidiomycètes qui sont épigés. Certains champignons épigés (ex. russules, chanterelles, bolets, agarics) ou hypogés (ex. truffes) sont comestibles. Des espèces fongiques telles que *Laccaria laccata*, *Thelephora terrestris*, *Pisolithus tinctorius*, etc. sont largement présentes dans les écosystèmes forestiers des régions tempérées et tropicales.

2.2.5. EFFET « MYCORHIZOSPHERE »

La symbiose ectomycorhizienne a généralement été étudiée suivant une approche binomiale en prenant principalement en compte les interactions trophiques et le dialogue moléculaire entre les deux partenaires de l'association symbiotique. Plus récemment, ce phénomène symbiotique a été élargi à son environnement et il a été démontré que le développement de la symbiose mycorhizienne et plus particulièrement celui du mycélium extramatriciel, influençait significativement la stabilité structurale des sols (Caravaca *et al.*, 2002 ; Kisa *et al.*, 2007). L'établissement de la symbiose mycorhizienne matérialise de nouveaux compartiments biologiques dans la rhizosphère. En modifiant la physiologie de la plante et en conséquence la qualité et quantité des exsudats racinaires, l'établissement de la symbiose mycorhizienne induit des modifications significatives dans la structure des communautés bactériennes au voisinage de ces racines mycorhizes. Le terme « **mycorhizosphère** » a été proposé pour caractériser ce volume de sol sous influence des mycorhizes (Rambelli, 1973 ; Linderman, 1988). Des études ont montré qu'environ 10 à 20 % du carbone fixé au niveau du végétal sont transférés aux symbiotes fongiques, représentant ainsi une source significative d'énergie dans ce compartiment. Cette source de carbone jouera un rôle crucial dans la dynamique de nombreux microorganismes associés à cette mycorhizosphère (Johnson *et al.*, 2002). Par ailleurs, le mycélium extramatriciel peut s'étendre jusqu'à plusieurs centimètres de la racine (Rhodes et Gerdemann, 1975). Outre leur rôle dans le prélèvement des nutriments,

ces hyphes favorisent la formation d'agrégats dans le sol, notamment par leur exsudation. De par leurs activités physiologiques, ces hyphes vont conditionner l'apparition d'un compartiment microbien présentant des caractéristiques spécifiques (diversité génétique et fonctionnelle, abondance) nommé « **mycosphère** » ou « **hyphosphère** » (Rambelli, 1973 ; Linderman, 1988).

2.2.6. ROLE ECOLOGIQUE DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS DANS LES AGROSYSTEMES

La symbiose mycorhizienne favorise le prélèvement et le transport vers la plante des éléments minéraux nutritifs très peu mobiles dans le sol comme le phosphore (Duponnois *et al.*, 2005 ; Lambers *et al.*, 2008). En fonction du pH du sol, cet élément se retrouve en grande partie immobilisé par le fer, l'aluminium ou le calcium sous des formes difficilement accessibles par les plantes (Hinsinger, 2001). L'exploration du volume du sol par le mycélium extramatriciel et sa capacité à mobiliser des éléments nutritifs à partir des minéraux primaires favorisent la nutrition phosphatée des plantes (Manjunath *et al.*, 1989 ; Landeweert *et al.*, 2001). Cette amélioration de la nutrition minérale des plantes concerne également d'autres macroéléments (N, K) et oligoéléments (B, Br, Cl, Cu, Cr, Cs, Co, Fe, Mo, Mn, Ni, Si, Zn) (Duponnois et Bâ, 1999 ; He et Nara, 2007). Ces associations mycorhiziennes jouent également un rôle significatif dans la décomposition et la minéralisation de la matière organique tellurique et mobilisent les nutriments au bénéfice de la plante hôte (Gobat *et al.*, 2003 ; Lambers *et al.*, 2008).

L'amélioration de la nutrition hydrique des plantes grâce à la symbiose mycorhizienne a également été déterminée et cet effet « mycorhize » est attribué à une meilleure utilisation de l'eau par la plante en raison du volume de sol exploré par les hyphes mycéliens (Garbaye, 2000 ; Auge, 2001).

De nombreux résultats de recherche attribuent à la symbiose mycorhizienne un effet bioprotecteur *via* une réduction de l'effet pathogène de certains agents phytoparasites (Duponnois et Cadet, 1994 ; St-Arnaud *et al.*, 1997) et une meilleure tolérance des plantes mycorhizées aux stress induits par les éléments traces métalliques ou par les hydrocarbures aromatiques polycycliques (Leyval et Joner, 2001 ; Joner et Leyval, 2003). Parallèlement, une nette amélioration de la structure du sol a souvent été observée en présence des mycorhizes. Le vaste réseau d'hyphes extramatriciels et leur capacité à produire des molécules agrégeantes

comme la glycoprotéine nommée glomaline, dans le cas de la symbiose mycorhizienne à arbuscules, permet une meilleure stabilisation du sol par la formation d'agrégats beaucoup plus stables (Rillig et Steinberg, 2002 ; Lovelock *et al.*, 2004 ; Rillig et Mummey, 2006).

Les associations mycorhiziennes jouent un rôle clef dans le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes terrestres en intervenant fortement dans les mécanismes régissant l'évolution spatio-temporelle des écosystèmes. En effet, la présence de plantes supportant déjà des structures mycorhiziennes a été décrite comme un moyen très efficace pour assurer la régénération de l'espèce végétale en facilitant notamment l'infection des jeunes plants et en conséquence leur survie, dans des conditions du milieu souvent hostiles (Simard et Durall, 2004). Les champignons mycorhiziens favorisent la coexistence entre plusieurs espèces végétales, améliorant ainsi la productivité et la biodiversité végétales dans ces écosystèmes (van der Heijden *et al.*, 1998 a, b ; Gobat *et al.*, 2003 ; Hart *et al.*, 2003 ; Silvertown, 2004 ; Sanon *et al.*, 2006 ; Kisa *et al.*, 2007). Certains auteurs ont montré qu'il existait un transfert de métabolites *via* des ponts mycéliens créé par le réseau d'hyphes connectant plusieurs plantes de la même et/ou d'espèces différentes (Robinson et Fitter, 1999 ; Gobat *et al.*, 2003 ; Yao *et al.*, 2003 ; Simard et Durall, 2004). Par ailleurs, les associations mycorhiziennes sont fortement impliquées dans la dynamique des successions végétales. En début de succession, marquées par une pauvreté du sol en propagules mycorhiziennes, ce sont les espèces végétales qui dépendent peu de cette symbiose qui s'installeront. Par la suite, avec l'enrichissement du sol en structures mycorhiziennes et son appauvrissement en éléments nutritifs, les espèces présentant une mycotrophie plus importante leur succéderont avec une forte corrélation positive entre les biodiversités fongique et végétale (Reeves *et al.*, 1979 ; Janos, 1980 ; van der Heijden *et al.*, 1998 a ; Hart *et al.*, 2003).

2.2.7. INTERACTIONS BIOLOGIQUES DANS LA RHIZOSPHERE

2.2.7.1. CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS A ARBUSCULES ET CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS

Certaines espèces végétales ont la propriété de contracter des relations symbiotiques avec les deux types de symbioses fongiques (champignons mycorhiziens à arbuscules et ectomycorhiziens). Il s'agit notamment des genres *Acacia* d'origine australienne, *Casuarina*, *Eucalyptus*, *Populus* et *Quercus* (Brundrett *et al.*, 1996 ; Chen *et al.*, 2000 ; Founoune *et al.*, 2001 ; He *et al.*, 2003 ; Ramanankierana *et al.*, 2007).

Lors de l'établissement du cortège mycorhizien, les champignons mycorhiziens à arbuscules s'installent précocement et sont suivis par les symbiotes ectomycorhiziens (Selosse *et al.*, 2006). Ducouso *et al.* (1991) ont montré que la double inoculation chez *Acacia holosericea* réduisait de 39 % le taux d'ectomycorhization par *Pisolithus* sp. en présence de *Glomus mosseae*. Chen *et al.* (2000) ont, au contraire, observé une augmentation du taux d'ectomycorhization chez *Eucalyptus globulus* et *E. urophylla* inoculés par un champignon ectomycorhizien du genre *Laccaria* en présence des champignons mycorhiziens à arbuscules *Glomus invermaium*, *Acaulospora laevis* ou *Scutellospora calospora*. Founoune *et al.* (2001) ont montré que la double inoculation améliorait le développement de *A. holosericea*, comparée à la croissance des plants inoculés par l'un ou l'autre des symbiotes. Michelsen *et al.* (1998) ont conclu que les champignons mycorhiziens à arbuscules et ectomycorhiziens prospectaient des pools distincts de nutriments du sol, suggérant ainsi une exploration et un prélèvement plus performants des ressources par la symbiose tripartite (plante, champignons endo- et ectomycorhizien).

2.2.7.2. CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS ET COMMUNAUTES BACTERIENNES

En affectant qualitativement et quantitativement l'exsudation racinaire et en induisant l'effet « mycorhizosphère », la compétition pour les nutriments entre les différents protagonistes de la rhizosphère (Ravnskov *et al.*, 1999), l'exsudation par le symbiote fongique de composés inhibiteurs ou stimulateurs pour certains microorganismes telluriques (Ames *et al.*, 1984), et en agissant sur la structure du sol (Andrade *et al.*, 1998), les champignons mycorhiziens induisent une pression sélective sur certains agents microbiens susceptibles de favoriser la croissance de la plante créant ainsi un complexe trophique associant la plante hôte, les symbiotes fongiques et certaines composantes de la microflore tellurique.

En retour, certaines bactéries du sol peuvent agir sur la relation plante-champignons mycorhiziens notamment au niveau de (i) la réceptivité de la racine (Meyer et Linderman, 1986), (ii) la reconnaissance entre la racine et le champignon (Garbaye et Duponnois, 1992), (iii) la croissance saprophytique du champignon (Budi *et al.*, 1999 ; Duponnois et Plenchette, 2003) et (iv) la germination des propagules fongiques (Mosse, 1959 ; Ross, 1980 ; Budi *et al.*, 1999).

2.2.7.3. CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS ET BACTERIES FIXATRICES D'AZOTE

Au niveau de la symbiose fixatrice d'azote, la plante parvient, grâce aux bactéries, à convertir l'azote diatomique en une forme assimilable et en retour les bactéries reçoivent de la plante les photosynthétats nécessaires à leur développement (Dommergues *et al.*, 1999). Dans les zones tropicale et méditerranéenne, les carences en phosphore dans les sols constituent le principal facteur limitant l'établissement de la symbiose fixatrice d'azote (Badji *et al.*, 1988). La symbiose mycorhizienne, connue pour sa capacité à améliorer la nutrition phosphatée de la plante, assure ainsi un apport de phosphore nécessaire au fonctionnement de la symbiose fixatrice d'azote (Badji *et al.*, 1988). L'augmentation de l'absorption du phosphore par le champignon mycorhizien améliore également le fonctionnement de la nitrogénase, enzyme active dans la nodulation, permettant ainsi une fixation d'azote plus importante. En contrepartie, cette absorption accrue d'azote permet un meilleur développement du champignon *via* une meilleure croissance racinaire.

Cornet et Diem (1982) ont montré que la double inoculation *Glomus mosseae-Rhizobium* chez *Acacia holosericea* et chez *A. raddiana* a amélioré la croissance, la nodulation et les teneurs en phosphore et en azote des parties aériennes des plantes. Des effets similaires ont été obtenus par de la Cruz *et al.* (1988) chez *A. mangium* et *A. auriculiformis* inoculés avec une souche de *Rhizobium* et quatre souches de champignons mycorhiziens à arbuscules (*Glomus fasciculatus*, *Gigaspora margarita*, *Scutellospora persica* et *Sclerocystis clavispora*). Duponnois *et al.* (2002) ont montré que la double inoculation *Pisolithus* sp. et *Bradyrhizobium* sp. a amélioré la croissance de quatre provenances d'*A. mangium* en conditions contrôlées. En revanche, aucune différence significative n'avait été enregistrée après transplantation au champ entre les plants doublement inoculés et ceux inoculés avec l'un ou l'autre des symbiotes (champignon ectomycorhizien ou rhizobium).

2.2.8. GESTION DURABLE DU POTENTIEL INFECTIEUX MYCORHIZOGENE DES SOLS POUR UNE MEILLEURE VALORISATION DES RESSOURCES NATURELLES

Le **Potentiel Infectieux Mycorhizogène** (PIM) d'un sol représente la diversité et l'abondance des propagules fongiques infectieuses présentes dans ce sol sous forme de spores, de mycélium et de fragments de racines portant des structures mycorhiziennes (Plenchette *et al.*, 1989). Cependant, les activités anthropiques courantes ne permettent souvent pas de maintenir

ce PIM à un niveau satisfaisant dans les sols : la déforestation favorisant la dégradation (physique, chimique et biologique) des sols, l'application des intrants agricoles (engrais, pesticides, herbicides, ...), les travaux culturaux (labour, défrichage, feux de brousse, ...), les itinéraires techniques (monoculture en continu, ...) réduisent de façon drastique le développement des champignons mycorhiziens dans les sols (Mosse, 1986 ; Jasper *et al.*, 1991 ; Hamel, 1996) compromettant ainsi la survie et la croissance des plantes qui en dépendent (Sylvia, 1990).

Une gestion appropriée de la biodiversité microbienne tellurique, des champignons mycorhiziens notamment, pourra concourir aussi bien à l'amélioration de la performance des plantes vis-à-vis des stress environnementaux qu'au maintien de la fertilité des sols et la capacité de résilience des écosystèmes terrestres vis-à-vis de stress environnementaux (ex. : changements climatiques) (Barea et Jeffries, 1995 ; Requena *et al.*, 2001).

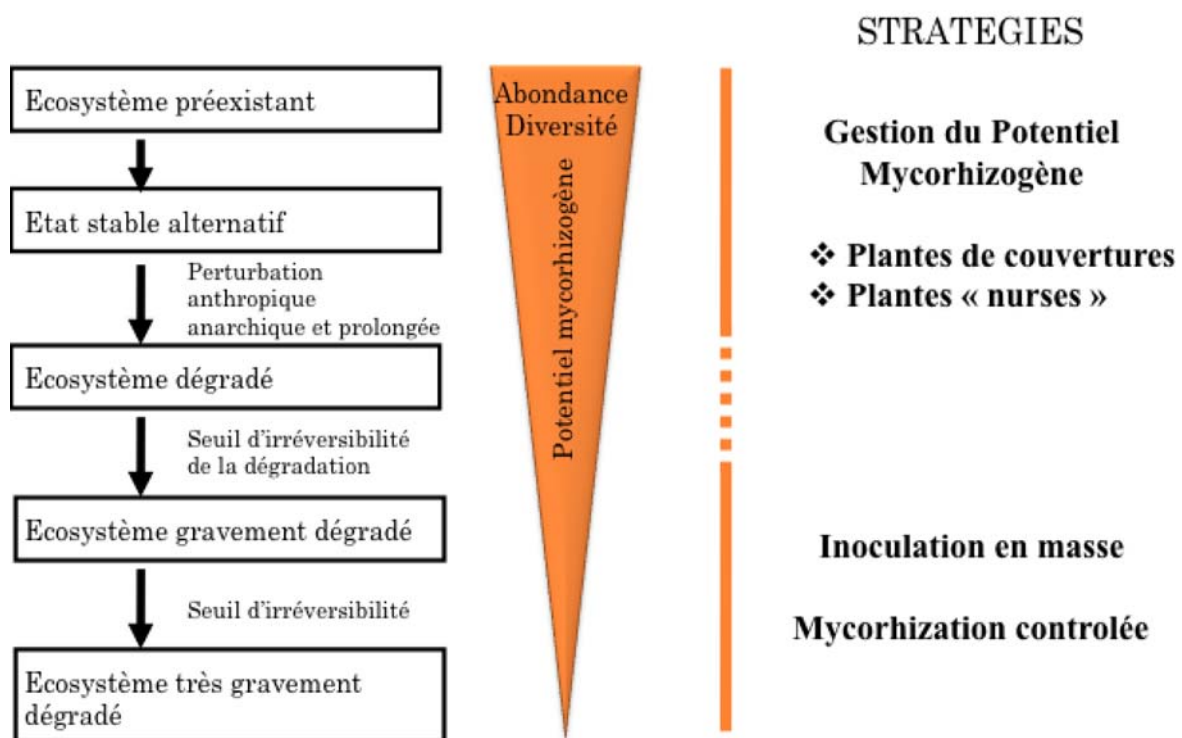
La restauration d'un PIM susceptible de donner au sol sa capacité à assurer les services attendus (productivité, augmentation de la capacité de résilience d'un écosystème, etc.) peut être atteinte en adoptant deux principales stratégies à savoir : (i) la gestion du potentiel mycorhizien endogène au travers d'espèces végétales hypermycotrophes (plantes nurses, plantes de couverture) capables de promouvoir la multiplication *in situ* des propagules mycorhiziennes (Duponnois *et al.*, 2011) et dans le cas des sols fortement perturbés et dégradés, (ii) l'inoculation préalable en masse des plants par des symbiotes fongiques sélectionnés avant leur transplantation au champ ou mycorhization contrôlée (Duponnois *et al.*, 2005, 2007) (fig. 4).

3. CONCLUSION

Les régions tropicales sont assujetties à une dégradation accélérée de leurs ressources naturelles. Les sols fragilisés par un rapide déclin de leur fertilité avec en particulier de faibles teneurs en matière organique et en éléments minéraux (N et P en particulier), des pH acides, des capacités très élevées de fixation et de rétention du phosphore le rendant ainsi indisponibles aux plantes, ne peuvent plus assurer leur rôle dans les processus biologiques régissant la stabilité et la capacité de résilience des écosystèmes et agrosystèmes (Piéri, 1989 ; Sanchez *et al.*, 2003 ; Zapata et Roy, 2004 ; Cardoso et Kuyper, 2006 ; Swift et Shepherd, 2007). Dans ce contexte, la symbiose mycorhizienne apparaît comme un **outil biologique**

performant dans le cadre d'une ingénierie écologique mise en œuvre pour optimiser la gestion durable des terres (Bethlenfalvay et Schüepp, 1994 ; Johansson *et al.*, 2004 ; Cardoso et Kuyper, 2006 ; Gentili et Jumpponen, 2006).

Figure 4. Schématisation des stratégies d'ingénierie écologique basée sur la gestion du potentiel infectieux mycorhizogène en fonction des conditions de dégradation des sols et en particulier de la structure (diversité et abondance) des communautés de champignons mycorhiziens. (D'après Duponnois R., figure non publiée)



4. REFERENCES

- Albino, U.B. & Andrade, G. (2006). Evaluation of the functional group of microorganisms as bioindicators on the rhizosphere microcosm. In: Rai MK (ed) Handbook of Microbial Biofertilizers. Food Products Press. pp 29-49.
- Alikhani, H.A., Saleh-Rastin, N. & Antoun, H. (2006). Phosphate solubilization activity of rhizobia native to Iranian soils. Plant & Soil, 287: 35-41.

- Ames, R.N. & Schneider, R.W. (1979). *Entrophospora*, a new genus in the Endogonaceae. *Mycotaxon* 8: 347-352.
- Ames, R.N., Reid, C.P.P. & Ingham, E.R. (1984). Rhizosphere bacterial population responses to root colonization by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 96: 555-563.
- Andrade, G., Mihara, K.L., Linderman, R.G. & Bethlenfalvay, G.J. (1997). Bacteria from rhizosphere and hyphosphere soils of different arbuscular-mycorrhizal fungi. *Plant & Soil*, 192: 71-79.
- Andrade, G., Mihara, K.L., Linderman, R.G. & Bethlenfalvay, G.J. (1998). Soil aggregation status and rhizobacteria in the mycorrhizosphere. *Plant & Soil*, 202: 89-96.
- Auge, R.M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11: 3-42.
- Augspurger, C.K. (1990). Spatial patterns of damping-off disease during seedling recruitment in tropical forests. *Pest, Pathogens and Plant Communities*. JJ Burdon, SR Leather (eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp 131-144.
- Azcon-Aguilar, C. & Barea, J.M. (1996). Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens – An overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6: 457-464.
- Azcón-Aguilar, C., Palenzuela, J., Roide, A., Bautista, S., Vallejo, R. & Barea, J.M. (2003). Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Applied Soil Ecology*, 22: 29-37.
- Bâ, A.M., Balaji, B. & Piche, Y. (1994). Effect of time of inoculation on in vitro ectomycorrhizal colonisation and nodule initiation in *Acacia holosericea* seedlings. *Mycorrhiza*, 4: 109-119.
- Bâ, A.M., Dalpe, Y. & Guissou, T. (1996). Les Glomales d'*Acacia holosericea* et d'*Acacia mangium*. *Bois et Forêt des Tropiques*, 250: 5-18.
- Badji, S., Ducouso, M., Gueye, M. & Colonna, J.P. (1988). Fixation biologique de l'azote et possibilité de nodulation croisée chez les deux espèces d'Acacias producteurs de

- gomme dure : *Acacia senegal* L. Willd et *Acacia laeta* R. Br. ex Benth. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 307 (série. III): 663- 668.
- Bais, H.P., Walker, T.S., Stermitz, F.R., Hufbauer, R.A. & Vivanco, J.M. (2002) Enantiomeric-dependent phytotoxic and antimicrobial activity of (\pm) catechin. A rhizosecreted racemic mixture from spotted knapweed. *Plant Physiology*, 128: 1173-1179.
- Barea, J.M. & Azcon-Aguilar, C. (1983). Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants. *Advances in Agronomy*, 36: 1-54.
- Barea, J.M. & Honrubia, M. (1993). Micorrizas y revegetación. *Ecosistemas*, 4: 46-47.
- Barea, J.M. & Jeffries, P. (1995). Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil plant systems. En: Varma A., Hock B. (eds) *Mycorrhiza: Structure, function, molecular biology and biotechnology*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 521-559.
- Bationo, A., Baethgen, W.E., Christianson, C.B. & Mokwunye, A.U. (1991). Comparison of five soil-testing methods to establish phosphorus sufficiency levels in soil fertilized with water-soluble and sparingly soluble phosphorus sources. *Nutrient Cycling in Agrosystems*, 28: 271-279.
- Berthelin, J., Quantin, J., Stemmler, S. & Leyval, C. (2004). Biodisponibilité du fer dans les sols: rôle majeur des activités microbiennes. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France*.
- Bethlenfalvai, G.J. & Schüepp, H. (1994). Arbuscular mycorrhizas and agrosystem stability. in: Gianinazzi S, Schüepp H. (eds) ; *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Birkhauser Verlag ; Basel, Switzerland. pp: 117-131.
- Bolan, N.S. (1991). A critical review of the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant & Soil*, 134: 189-207.
- Bonfante-Fasolo, P. (1984). Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. En: Powell CL, Bagyaraj DJ (eds) *VA mycorrhiza*, CRC Press, Boca Raton, pp. 5-33.
- Bowen, G.D. (1994). The ecology of ectomycorrhiza formation and functioning. *Plant & Soil* 159: 61-67.

- Bruehl, G.W. (1987) *Soilborne Plant Pathogens*. Macmillan Publishing Co., New York.
- Brundrett, M.C. (1991). Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden A., Begon M. and Fitter A.H. (Eds), *Advances in Ecological Research*, Academic Press Ltd., London, Vol. 21 : 171-313.
- Brundrett, M.C. (2009). Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant & Soil*, 320: 37-77.
- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B. & Malajczuk, N. (1996). *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. ACIAR Monograph 32. Canberra, Australia. Australian Center for International Agricultural Research. 374 p.
- Budi, S.W., Van Tuinen, D., Martinotti, G. & Gianinazzi, S. (1999). Isolation from *Sorghum bicolor* mycorrhizosphere of a bacterium compatible with arbuscular mycorrhiza development and antagonistic towards soil-borne fungal pathogens. *Applied & Environmental Microbiology*, 65: 5148-5150.
- Caravaca, F., Barea, J.M., Figueroa, D. & Roldán, A. (2002). Assessing the effectiveness of mycorrhizal inoculation and soil compost addition for enhancing reforestation with *Olea europaea* subsp. *sylvestris* through changes in soil biological and physical parameters. *Applied Soil Ecology*, 20 : 107-118
- Cardoso, I.M. & Kuyper, T.M. (2006). Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 116: 72-84.
- Caris, C., Hördt, W., Hawkins, H-J., Römheld, V. & George, E. (1998). Studies of iron transport by arbuscular mycorrhizal hyphae from soil to peanut and sorghum plants. *Mycorrhiza* 8: 35-39.
- Carpenter-Boggs, L., Kennedy, A.C. & Reganold, J.P. (2000). Organic and biodynamic management: effects on soil biology. *Soil Science Society of America Journal*, 64: 1651-1659.
- Chabot, R., Antoun, H. & Cescas, M.P. (1996). Growth promotion of maize and lettuce by phosphate solubilizing *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli*. *Plant & Soil*, 184: 311-321.

- Chen, T.L., Brundrett, M.C. & Dell, B. (2000). Effects of ectomycorrhizas and vesicular-arbuscular mycorrhizas, alone or in competition, on root colonisation and growth of *Eucalyptus globulus* and *E. urophylla*. *New Phytologist*, 146: 545-556.
- Coleman, M.D., Dickson, R.E. & Isebrands, J.G. (2000). Contrasting fine-root production, survival and soil CO₂ efflux in pine and poplar plantations. *Plant & Soil*, 225: 129-139.
- Corgié, S.C., Beguiristain, T. & Leyval, C. (2004). Spatial distribution of bacterial communities and phenanthrene (PHE) degradation in the rhizosphere of *Lolium perenne* L. *Applied and Environmental Microbiology*, 70: 3352-3357.
- Corgié, S.C., Fons, F., Beguiristain, T. & Leyval, C. (2006). Biodegradation of phenanthrene, spatial distribution of bacterial populations and dioxygenase expression in the mycorrhizosphere of *Lolium perenne* inoculated *Glomus mossea*. *Mycorrhiza*, 16: 207-212.
- Cornet, F. & Diem, H.G. (1982). Etude comparative de l'efficacité des souches de *Rhizobium* d'*Acacia* isolées de sols du Sénégal et effet de la double symbiose *Rhizobium* – *Glomus mosseae* sur la croissance de *Acacia holosericea* et *A. raddiana*. *Bois et Forêts des Tropiques*, 198 : 3-15.
- Curl, E.A. & Truelove, B. (1986). *The Rhizosphere*. Springer-Verlag, Berlin. pp 1-8.
- Dalpé, Y., Diop, T., Plenchette, C. & Gueye, M. (2000). Biodiversity of Glomales with soil depth under *Faidherbia albida* in Senegal. *Mycorrhiza* 10 : 125-129.
- Dayanandan, S., Dole, J., Bawa, K. & Kesseli, R. (1999) Population structure delineated with microsatellite markers in fragmented populations of a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *Molecular Ecology*, 8: 1585-1592.
- de la Cruz, R.E., Manalo, M.Q., Aggangan, N.S. & Tambalo, J.D. (1988). Growth of three legumes trees inoculated with VA mycorrhizal fungi and *Rhizobium*. *Plant & Soil*, 108: 111-115.
- Derylo, M. & Skorupska, A. (1992). Rhizobial siderophore as an iron source for clover. *Physiology of Plants*, 85: 549-553.

- Diédhiou, A.G., Guèye, O., Diabaté, M., Prin, Y., Duponnois, R., Dreyfus, B. & Bâ, A.M. (2005). Contrasting responses to ectomycorrhizal inoculation in seedlings of six tropical African tree species. *Mycorrhiza*, 16: 11-17.
- Diop, T.A., Gueye, M., Dreyfus, B.L., Plenchette, C. & Strullu, D.G. (1994). Indigenous arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Acacia albida* Del. in different areas of Senegal. *Applied & Environmental Microbiology*, 60: 3433-3436.
- Dommergues, Y., Duhoux, E. & Diem, H.G. (1999). Les arbres fixateurs d'azote : caractéristiques fondamentales et rôle dans l'aménagement des écosystèmes méditerranéens et tropicaux. Editions Espaces 34, Paris. 499 p.
- Dos Santos, V. L., Muchoveg, R.M., Uchoveg, R.M., Borges, A.C., Neves, J.C.L. & Kasuya, M.C.M. (2001). Vesicular-arbuscular/ectomycorrhiza succession in seedlings of *Eucalyptus* spp. *Brazilian Journal of Microbiology*, 32 : 81-86.
- Douds, D.D. Jr, Nagahashi, G., Pfeffer, P.E., Kayser, W.M. & Reider, C. (2005). On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum. *Canadian Journal of Plant Science*, 85: 15-21.
- Ducouso, M. & Thoen, D. (1991). Les types mycorrhiziens des Acacieae. in : *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*. Groupes d'Etude de l'Arbre. Paris, France. pp : 175-182.
- Ducouso, M., Colonna, J.P., Badji, S. & Thoen, D. (1991). Influence de l'azote et du phosphore sur l'établissement de la symbiose quadripartite : *Acacia holosericea*/Bradyrhizobium sp/*Glomus mosseae*/*Pisolithus* sp. in : *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*. Groupes d'Etude de l'Arbre. Paris, France. pp : 1-14.
- Ducouso, M., Béna, G., Bourgeois, C., Buyck, B., Eyssartier, G., Vincelette, M., Rabevohitra, R., Randrihasipara, L., Dreyfus, B. & Prin, Y. (2004). The last common ancestor of Sarcolaenaceae and Asian dipterocarp trees was ectomycorrhizal before the India-Madagascar separation, about 88 million years. *Molecular Ecology*, 13: 231-236.
- Duponnois, R. (2006). Bacteria Helping Mycorrhiza Development. In: Mukerji KG, Manoharachary C, Singh J (eds) *Microbial Activity in the Rhizosphere*. Springer-Verlag, Berlin. pp: 297-310.

- Duponnois, R., Garbaye, J., Bouchard, D. & Churin, J.L. (1993). The fungus-specificity of mycorrhization helper bacteria (MHBs) used as an alternative to soil fumigation for ectomycorrhizal inoculation of bare-root Douglas-fir planting stocks with *Laccaria laccata*. *Plant & Soil*, 157: 257-262.
- Duponnois, R. & Cadet, P. (1994). Interactions of *Meloidogyne javanica* and *Glomus* sp. on growth and N₂ fixation of *Acacia seyal*. *Afro Asian Journal of Nematology*, 4, 228-233.
- Duponnois, R. & Bâ, A.M. (1999). Growth stimulation of *Acacia mangium* Willd by *Pisolithus* sp. in some senegalese soils. *Forest Ecology & Management*, 119: 209-215.
- Duponnois, R., Plenchette, C., Thioulouse, J. & Cadet, P. (2001). The mycorrhizal soil infectivity and arbuscular mycorrhizal fungal spore communities in soils of different aged fallows in Senegal. *Applied Soil Ecology*, 17 (3) : 239-251.
- Duponnois, R., Founoune, H. & Lesueur, D. (2002). Influence of the dual ectomycorrhizal and rhizobial symbiosis on the growth of *Acacia mangium* provenances, the indigenous symbiotic microflora and the structure of plant parasitic nematode communities. *Geoderma*, 109: 85-102.
- Duponnois, R. & Plenchette, C. (2003). A mycorrhiza helper bacterium (MHB) enhances ectomycorrhizal and endomycorrhizal symbiosis of Australian *Acacia* species. *Mycorrhiza* 13: 85-91.
- Duponnois, R., Founoune, H., Masse, D. & Pontanier, R. (2005) Inoculation of *Acacia holosericea* with ectomycorrhizal fungi in a semi-arid site in Senegal: growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity after 2 years plantation. *Forest Ecology and Management*, 207: 351-362.
- Duponnois R., Plenchette C., Prin Y., Ducouso M., Kisa M., Bâ A. M. & Galiana A. (2007). Use of mycorrhizal inoculation to improve reforestation process with Australian *Acacia* in Sahelian ecozones. *Ecological engineering*, 29: 105-112.
- Duponnois, R., Ouahmane, L., Kane, A., Thioulouse, J., Hafidi, M., Boumezzough, A., Prin, Y., Baudoin, E. & Dreyfus, B. (2011). Nurse shrubs increased the early growth of *Cupressus* seedlings by enhancing belowground mutualism and soil microbial activity. *Soil Biology & Biochemistry*, 43: 2160-2168.

- Egerton-Warburton, L. & Allen, M. F. (2001). Endo- and ectomycorrhizas in *Quercus agrifolia* Nee. (Fagaceae): patterns of root colonization and effects on seedling growth. *Mycorrhiza*, 11 : 283-290.
- Founoune, H. (2001). La symbiose ectomycorhizienne des acacias australiens en Afrique de l'Ouest : impact sur le développement de la plante hôte et sur le biofonctionnement du sol. Thèse de Doctorat. Université Moulay Ismaïl. Maroc. 186 p.
- Founoune, H., Duponnois, R. & Bâ, A.M. & El Bouami, F. (2001). Influence of the dual arbuscular endomycorrhizal/ectomycorrhizal symbiosis on the growth of *Acacia holosericea* (A. Cunn. ex G. Don) in glasshouse conditions. *Annals of Forest Sciences*, 59: 93-98.
- Founoune, H., Duponnois, R., Meyer, J.M., Thioulouse, J., Masse, D., Chotte, J.L. & Neyra, M. (2002) Interactions between ectomycorrhizal symbiosis and fluorescent pseudomonads on *Acacia holosericea*: isolation of Mycorrhiza Helper Bacteria (MHB) from a Soudano-Sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 41: 37- 46.
- Frey-Klett, P., Chavatte, M., Clause, M. L., Courrier, S., Le Roux, C., Raaijmakers, J., Martinotti, M. G., Pierrat, J. C. & Garbaye, J. (2005). Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads. *New Phytologist*, 165: 317-328.
- Garbaye, J. (2000). The role of ectomycorrhizal symbiosis in the resistance of forests to water stress. *Outlook on Agriculture*, 29 : 63-69.
- Garbaye, J. & Duponnois, R. (1992). Application des BAM (Bactéries Auxilliaires de la Mycorhization) à l'inoculation du Douglas par *Laccaria laccata* S238 en pépinière forestière. *Revue Forestière Française*, 44 : 491-500.
- Gentili, F. & Jumpponen, A. (2006). Potential and possible uses of bacterial and fungal biofertilizers. in: Rai MK (ed) *Handbook of Microbial Biofertilizers*. Food Products Press. pp 1-28.
- Gerdemann, J.W. & Trappe, J.M. (1974). The Endogonaceae in the Pacific Northwest. *Mycologia memoir n° 5*, The Mycological Society of America, 76 p.

- Gianinazzi, S. & Schüepp, H. (1994). Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. Birkhauser Verlag, Basel. 226 p.
- Giovanetti, M. & Gianinazzi-Pearson, V. (1994). Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, 98: 705-715
- Gobat, J.M., Aragno, M. & Matthey, W. (2003). *Le sol vivant*, 2e Edition. Presses Polytechniques Universitaires Romandes, Lausanne. 568 p.
- Goldstein, A.H. (1986). Bacterial solubilization of mineral phosphates: historical perspective and future prospects. *American Journal of Alternative Agriculture*, 1: 51-57.
- Graham, J.H., Leonard, R.T. & Menge, J.A. (1981). Membrane-mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiology*, 68: 548-552.
- Gransee, A. & Wittenmayer, L. (2000). Qualitative and quantitative analysis of water-soluble root exudates in relation to plant species and development. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163: 381-385.
- Grayston, S.J. & Campbell, C.D. (1996). Functional biodiversity of microbial communities in the rhizosphere of hybrid larch (*Larix eurolepis*) and Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Tree Physiology*, 16: 1031-1038.
- Grayston, S.J., Vaughan, D. & Jones, D. (1997). Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied Soil Ecology*, 5: 29-56.
- Grayston, S., Griffith, G., Mawdsley, J., Campbell, C. & Bardgett, R. (2001). Accounting for variability in soil microbial communities of temperate upland grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 533-551.
- Hall, I.R. (1977). Species and mycorrhizal infections of New Zealand Endogonaceae. *Transactions of British Mycological Research*, 341-356.
- Hamdan, H., Weller, D.M. & Thomashow, L.S. (1991). Relative importance of fluorescent siderophores and others factors in biological control of *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* by *Pseudomonas fluorescens* 2-79 and M4-80R. *Applied and Environmental Microbiology*, 57: 3270-3277.

- Hamel, C. (1996). Prospects and problems pertaining to the management of arbuscular mycorrhizae in agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 60: 197-210.
- Harris, J.N., New, P.B. & Martin, P.M. (2006). Laboratory tests can predict beneficial effects of phosphate- solubilizing bacteria on plants. *Soil Biology & Biochemistry*, 38: 1521-1526.
- Hart, M.M., Reader, R.J. & Klironomos, J.N. (2003). Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 418-423.
- He, X.H., Critchley, C. & Bledsoe, C. (2003). Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22: 531-567.
- He, X. & Nara, K. (2007). Element biofortification: can mycorrhizas potentially offer a more effective and sustainable pathway to curb human malnutrition? *Trends in Plant Science*, 12: 331-333.
- Herrera, M.A., Salamanca, C.P. & Barea J.M. (1993). Inoculation of Woody Legumes with Selected Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Rhizobia To Recover Desertified Mediterranean Ecosystems. *Applied Environmental Microbiology*, 59 (1) : 129-133
- Hetrick, B.A.D. (1984). Ecology of VA Mycorrhizal fungi. VA Mycorrhizae. CL Powell, DJ Bagyaraj (eds), CRC Press, Louisiana, USA. pp 35-56.
- Hiltner, L. (1904). Über neuere Erfahrungen und Problem auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Grundüngung und Brache (On recent insights and problems in the area of soil bacteriology under special consideration of the use of green manure and following). *Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft* 98: 59-78.
- Hinsinger, P. (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review. *Plant & Soil*, 237: 173-195.
- Hoitink, H.A. (1986). Basis for the control of soilborne plant pathogens with composts. *Annual Review of Phytopathology*, 24: 93-114.
- Janos, D.P. (1980). Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 12: 56-64.

- Jasper, D.A., Abbot, L.K. & Robson, D. (1991). The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytologist*, 118: 471-476.
- Johansson, J.F., Paul, L.R. & Finlay, R.D. (2004). Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology*, 48: 1-13.
- Johnson, D., Leake, J.R., Ostle, N., Ineson, P. & Read, D.J. (2002). In situ (CO₂)-C-¹³ pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. *New Phytologist*, 153: 327-334.
- Joner, E.J. & Leyval, C. (2003). Rhizosphere gradients of polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) dissipation in two industrial soils and the impact of arbuscular mycorrhiza. *Environmental Science & Technology*, 37: 2371-2375.
- Jones, D.L. (1998). Organic acids in the rhizosphere – a critical review. *Plant & Soil*, 205: 25-44.
- Khan, A.G., Kuek, C., Chaudhry, T.M., Khoo, C.S. & Hayes, W.J. (2000). Role of plants, mycorrhizae and phytochelators in heavy metal contaminated land remediation. *Chemosphere* 41: 197-207.
- Kim, D-S., Weller, D.M. & Cook, R.J. (1997). Population dynamics of *Bacillus* sp. L324-92R12 and *Pseudomonas fluorescens* 2-79RN10 in the rhizosphere of wheat. *Phytopathology*, 87: 559-564.
- Kisa, M., Sanon, A., Thioulouse, J., Assigbetse, K., Sylla, S., Spichiger, R., Dieng, L., Berthelin, J., Prin, Y., Galiana, A., Lepage, M. & Duponnois, R. (2007). Arbuscular mycorrhizal symbiosis counterbalance the negative influence of the exotic tree species *Eucalyptus camaldulensis* on the structure and functioning of soil microbial communities in a sahelian soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 62: 32-44.
- Koch, K.E. & Johnson, C.R. (1984). Photosynthate partitioning in split-root citrus seedlings with mycorrhizal and non-mycorrhizal root systems. *Plant Physiology*, 75: 26-30.
- Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R. & Smith, S.E. (2008). Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 95-103.

- Landeweert, R., Hoffland, E., Finlay, R.D., Kuypers, T.W. & van Breemen, N. (2001). Linking plant to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 248-255.
- Leake, J.R. (2004). Myco-heterotroph/epiparasitic plant interactions with ectomycorrhizal and arbuscular Mycorrhizal fungi. *Current Opinion in Plant Biology*, 7: 422-428.
- Lebreton, P. (1978). *Eco-logique. Initiation aux disciplines de l'environnement*. Inter Editions, Paris. 239 p.
- Le Tacon F. (1985). Les Mycorrhizes : une coopération entre plantes et champignons. *La Recherche* n° 166, pp. 624–632.
- Leyval, C. & Berthelin, J. (1993). Rhizodeposition and net release of soluble organic compounds by pine and beech seedlings inoculated with rhizobacteria and ectomycorrhizal fungi. *Biology & Fertility of Soils* 15: 259-267.
- Leyval, C., Turnau, K. & Haselwandter, K. (1997). Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. *Mycorrhiza*, 7: 139-153.
- Leyval, C. & Joner, E.J. (2001). Bioavailability of heavy metals in the mycorrhizosphere. in: *Trace elements in the rhizosphere*. CRC Press. pp 165-185.
- Linderman, R.G. (1988). Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: the mycorrhizosphere effect. *Phytopathology*, 78: 366-371.
- Lovelock, C.E., Wright, S.F., Clark, D.A. & Ruess, R.W. (2004). Soil stocks of glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi across a tropical rain forest landscape. *Journal of Ecology*, 92: 278-287.
- Manjunath, A., Hue, N.V. & Habte, M. (1989). Response of *Leuceana leucocephala* to vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization and rock phosphate fertilization in an Oxisol. *Plant & Soil*, 114: 127-133.
- Marilley, L., Vogt, G., Blanc, M. & Aragno, M. (1998). Bacterial diversity in the bulk soil and rhizosphere fractions of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* as revealed by PCR restriction analysis of 16s rDNA. *Plant & Soil*, 198: 219-224.

- Marscher, H. (1997). Mineral nutrition of higher plant. 2e edition. Academic Press, London. 889 p.
- Matiru, V.N. & Dakora, F.D. (2004). Potential use of rhizobial bacteria as promoters of plant growth for increased yield in landraces of African cereal crops. *African Journal of Biotechnology* 3: 1-7.
- Meyer, J.R. & Linderman, R.G. (1986). Selective influence on populations of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhizas formed by *Glomus fasciculatum*. *Soil Biology & Biochemistry*, 18: 191-196.
- Michelsen, A., Quarmby, C., Sleep, D. & Jonasson, S. (1998). Vascular plant ^{15}N natural abundance in heath and forest tundra ecosystems is closely correlated with presence and type of mycorrhizal fungi in roots. *Oecologia*, 115: 406-418.
- Mikola, P. (1948). On the physiology and ecology of *Cenococcum graniforme*. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 36: 1-104.
- Miller, S.A., Madden, L.V. & Schmitthenner, A.F. (1997). Distribution of *Phytophthora* spp. in field soils determined by immunoassay. *Phytopathology*, 87: 101-107.
- Morton, J.B. & Benny, J. (1990). Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glominae and Gigasporinae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an amediation of Glomaceae. *Mycotaxon*, 37: 471-491
- Morton J.B., Bentivenga, S.P. & Bever, J.D. (1995). Discovery, measurement, and interpretation of diversity in symbiotic endomycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany*, 73S: 25-32.
- Morton, J.B. & Redecker, D. (2001). Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*, 93:181-195.
- Mosse, B. (1959). The regular germination of resting spores and some observations on the growth requirements of *Endogone* sp. causing vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Transactions of the British Mycological Society*, 42: 273-286.

- Mosse, B. (1986). Mycorrhiza in a sustainable agriculture. *Biological Agriculture & Horticulture*, 3: 191-209.
- Moyersoen, B. (2006). Pakaraimaea dipterocarpacea is ectomycorrhizal, indicating an ancient Gondwanaland origin for the ectomycorrhizal habit in Dipterocarpaceae. *New Phytologist*, 172: 753-762.
- Neitko, K.F. & Frankenberg, W.T.Jr (1989). Biosynthesis of cytokinins in soil. *Journal of the Soil Science Society of America*, 53: 735-740.
- Newman, E.I. (1988). Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance. *Advances in Ecological Research*, 18: 243-270.
- Newsham, K.K., Fitter, A.H. & Watkinson, A.R. (1995). Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *Journal of Ecology*, 83: 991-1000.
- Norman, M.J.T., Pearson, C.J. & Searle, P.G.E. (1995). *The Ecology of Tropical Food Crops*. Cambridge University Press, Cambridge. 436 p.
- Nyvall, R.F. (1999). *Field Crop Diseases*, 3d edition. Iowa State University Press.
- Oehl, F. & Sieverding E. (2004). Pacispora, a new vesicular-arbuscular mycorrhizal fungal genus in the Glomeromycetes. *J. Applied Botany and Food Quality*, 78, 72–82.
- Palenzuela, J., Ferrol, N., Boller, T., Azcón-Aguilar, C. & Oehl, F. (2008). Otospora bareai, a new fungal species in the Glomeromycetes from a dolomitic shrub land in Sierra de Baza National Park (Granada, Spain). *Mycologia*, 100(2) : 296-305
- Peay, K, Kennedy, P.G., Davies, S.J., Tan, S. & Bruns T. (2009). Potential link between plant and fungal distributions in a dipterocarp rainforest: community and phylogenetic structure of tropical ectomycorrhizal fungi across a plant and soil ecotone. *New Phytologist*, 185: 525-538.
- Piéri, C. (1989). Fertilité des terres de savane. Bilan de trente années de recherche et de développement agricole au sud du Sahara. Ministère de la Coopération et du Développement. Cirad, Paris. 444p.

- Plenchette, C., Perrin, R. & Duvert, P. (1989). The concept of soil infectivity and a method for its determination as applied to endomycorrhizas. *Canadian Journal of Botany*, 67: 112-115.
- Raab, P. & Redecker, D. (2006). Phylogeny of the Glomeromycota (arbuscular mycorrhizal fungi): recent developments and new gene markers. *Mycologia*, 98 : 885-895.
- Ramanankierana, N., Rakotoarimange, N., Thioulouse, J., Kisa, M., Randrianjohany, E., Ramarason, L. & Duponnois, R. (2006). The Ectomycorrhizosphere effect influences functional diversity of soil microflora. *International Journal of Soil Sciences*, 1: 8-19.
- Ramanankierana, N., Ducouso, M., Rakotoarimanga, N., Prin, Y., Thioulouse, J., Randrianjohany, E., Ramarason, L., Kisa, M., Galiana, A. & Duponnois, R. (2007). Arbuscular mycorrhizas and ectomycorrhizas of *Uapaca bojeri* L. (Euphorbiaceae): sporophore diversity, patterns of root colonization, and effects on seedling growth and soil microbial catabolic diversity. *Mycorrhiza*, 17: 195-208.
- Rambelli, A. (1973). The Rhizosphere of Mycorrhizae. in: Marks GL, Koslowski TT (eds): *Ectomycorrhizae, their ecology and physiology*. Academic Press, New York. pp 299-343.
- Ratnayake, M., Leonard, R.T. & Menge, J.A. (1978). Root exudation in relation to supply of phosphorus and its possible relevance to mycorrhizal formation. *New Phytologist*, 1978: 543-552.
- Ravnskov, S., Nybroe, O. & Jakobsen, I. (1999). Influence of arbuscular mycorrhizal fungus on *Pseudomonas fluorescens* DF57 in rhizosphere and hydrosphere soil. *New Phytologist*, 142: 113-122.
- Read, D.J. (1991). Mycorrhiza in ecosystems. *Experientia*, 47: 376-391.
- Redecker, D., Morton, J. B. & Bruns, T. D. (2000). Molecular phylogeny of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus sinuosum* and *Sclerocystis coremioides*. *Mycologia*, 92 : 282-285.
- Reeves, F.B., Wagner, D., Moorman, T. & Kiel, J. (1979). The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid Est. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. Natural environments. *American Journal of Botany*, 66: 6-13.

- Requena, N., Pérez-Solis, E., Azcón-Aguilar, C., Jeffries, P. & Barea, J.M. (2001). Management of Indigenous Plant-Microbe Symbioses Aids Restoration of Desertified Ecosystems. *Applied Environmental Microbiology*, 67(2): 495-498
- Rhodes, L.H., & Gerdemann, J.W. (1975). Phosphate uptake zones of mycorrhizal and non-mycorrhizal onions. *New Phytologist*, 75: 555-561.
- Richardson, A.E. (2001). Prospects for using soils microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 28: 897-906.
- Rillig, M.C. & Steinberg, P.D. (2002). Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: a mechanism of habitat modification? *Soil Biology & Biochemistry*, 34: 1371-1374.
- Rillig, M.C. & Mummey, D.L. (2006). Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 171, 41-53.
- Rivière, T., Diedhiou, A.G., Diabate, M., Senthilarasu, G., Natarajan, K., Verbeken, A., Buyck, B., Dreyfus, B., Bena, G. & Bâ, A.M. (2007). Genetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes from African and Indian tropical forests. *Mycorrhiza*, 17: 415-428.
- Robinson, D. & Fitter, A. (1999). The magnitude and control of carbon transfer between plants linked by a common mycorrhizal network. *Journal of Experimental Botany*, 50: 9-13.
- Rodriguez, H. & Fraga, R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances*, 17: 319-339.
- Ross, J.P. (1980). Effect of nontreated soil on sporulation of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with soybean. *Phytopathology*, 70: 1200-1205.
- Rovira, A.D. (1965). Plant root exudates and their influence upon soil microorganisms. In: Baker KF, Snyder WC (eds) *Ecology of soil-borne pathogens – prelude to biological control*. University of California, Berkely, California; pp 170-186.
- Rufyikiri, G.S., Declerck, S., Dufey, J.E. & Delvaux, B. (2000). Arbuscular mycorrhizal fungi might alleviate aluminium toxicity in banana plants. *New Phytologist*, 148: 343-352.

- Samba, R.T., Sylla, S.N., Neyra, M., Gueye, M., Dreyfus, B. & Ndoye, I. (2002). Biological nitrogen fixation in *Crotalaria* species estimated using the ^{15}N isotope dilution method. *African Journal of Biotechnology*, 1: 17-22.
- Sanchez, P.A., Palm, C.A. & Buol, S.W. (2003). Fertility capability soil classification, a tool to help assess soil quality in the tropics. *Geoderma*, 114: 157-185.
- Sanon, K.B., Bâ, A.M. & Dexheimer, J. (1997). Mycorrhizal status of some fungi fruiting beneath indigenous trees in Burkina Faso. *Forest Ecology Management*, 98: 61-69
- Sanon, A., Martin, P., Thioulouse, J., Plenchette, C., Spichiger, R., Lepage, M. & Duponnois, R. (2006). Displacement of an herbaceous plant species community by Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Gmelina arborea*, an exotic tree, grown in a microcosm experiment. *Mycorrhiza*, 16: 125-132.
- Schüßler, A., Gehric, H., Schwarzott, D. & Walker, C. (2001). Analysis of partial Glomales SSU rRNA gene sequences: implications for primer design and phylogeny. *Mycological Research*, 1 : 5-15.
- Scotland, R.W. & Wortley, A.H. (2003). How many species of seed plants are there? *Taxon*, 52: 101-104.
- Secilia, J. & Bagyaraj, D.J. (1987). Bacteria and actinomycetes associated with pot cultures of vesicular- arbuscular mycorrhizas. *Canadian Journal of Microbiology*, 33: 1067-1073.
- Selosse, M-A, Richard, F., He, X. & Simard, S.W. (2006). Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses ? *Trends in Ecology & Evolution*, 21 : 621-628.
- Sieverding, E. & Oehl, F. (2006). Revision of *Entrophospora* and description of *Kuklospora* and *Intraspora*, two new genera in the arbuscular mycorrhizal Glomeromycetes. *Journal of Applied Botanic & Food Quality*, 80 : 69-81.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 605-611.
- Simard, S.W. & Durall, D.M. (2004). Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany*, 82: 1140-1165.

- Six, J., Frey, S.D., Thiet, R.K. & Batten, K.M. (2006). Bacterial and Fungal contributions to carbon sequestration in Agrosystems. *Soil Science Society of American Journal*, 70: 555-569.
- Smith, S.E. & Read, D.J. (1997). *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press. San Diego, USA.
- Souchie, E.L., Saggin-Junior, O.J., Silva, E.M.R., Campello, E.F.C., Azcon, R. & Barea, J.M. (2006) Communities of P-Solubilizing Bacteria, Fungi and Arbuscular Mycorrhizal Fungi in grass pasture and secondary forest of Paraty, RJ - Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 78: 183-193.
- Spain, J., Sieverding, E. & Oehl, F. (2006). *Appendicispora*, a new genus in the arbuscular mycorrhizal-forming Glomeromycetes, with a discussion of the genus *Archaeospora*. *Mycotaxon*, 97: 163-182.
- St-Arnaud, M., Hamel, C., Vimard, B., Caron, M. & Fortin, J.A. (1997). Inhibition of *Fusarium oxysporum* f.sp. *dianthi* in the non-VAM species *Dianthus caryophyllus* by co-culture with *Tagetes patula* companion plants colonized by *Glomus intraradices*. *Canadian Journal of Botany*, 75: 998-1005.
- Stemmler, S.J. & Berthelin, J. (2003). Microbial activity, a major parameter of iron mobilisation in a typical watershed of humid tropical countries (Nsimi, Cameroon). *European Journal of Soil Science*, 54: 725-733.
- Stephan, A., Meyer, A.H. & Schmid, B. (2000). Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 88: 988-998.
- Stinson, K.A., Campbell, S.A., Powell, J.R., Wolfe, B.E., Callaway, R.M., Thelen, G.C., Hallett, S.G., Prati, D. & Klironomos, J.N. (2006). Invasive plant suppresses the growth of native tree seedling by disrupting belowground mutualisms. *PLOS Biology*, 4: 727-731.
- Strullu, D.G. (1991). *Les mycorhizes des arbres et des plantes cultivées*. Techniques et Documentation Lavoisier. Paris. 242 p.
- Swift, M.J. & Shepherd, K.D. (2007). *Saving Africa's Soils: Science and Technology for Improved Soil Management in Africa*. World Agroforestry Centre, Nairobi. 18 p.

- Sylvia, D.M. (1990). Distribution, structure, and function of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In: Rhizosphere Dynamics. J.E. Box and L.H. Hammond (ed.) p. 144-167. Westview Press, Boulder, CO.
- Taylor, A. F. S. & Alexander, I. (2005). The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist*, 19: 102-112.
- Tedersoo, L. & Nara, K. (2010). General latitudinal gradient of biodiversity is reversed in ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 185 : 351-354.
- Tedersoo, L., May, T.W. & Smith, M.E. (2010). Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20: 217-263.
- Toen, D. & Bâ, A.M. (1989). Ectomycorrhizas and putative ectomycorrhizal fungi of *Azelia africana* Sm. And *Uapaca guineensis* Müll Arg. in southern Senegal. *New Phytologist*, 113: 549-559.
- Toen, D. & Ducouso, M. (1989). Champignons et ectomycorhizes du Fouta Djallon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 221: 45-63.
- Tisdall, J.M. & Oades, J.M. (1979). Stabilization of soil aggregates by the root systems of rye grass. *Australian Journal of Soil Research*, 17: 429-441.
- van der Heijden, M.G.A., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. (1998a). Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, 79: 2082-2091.
- van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Bolier, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. (1998b). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396 : 69-72
- Walker, C. & Sanders, F.E. (1986). Taxonomic concepts in the endogonaceae. III: The separation of *Scutellospora* gen. Nov. From *Gigaspora* Gerd. & Trappe. *Mycotaxon*, XXXII 17: 169-182.
- Walker, C. & Schüßler, A. (2004). Nomenclatural Clarifications and New Taxa in the Glomeromycota. *Mycological Research*, 108(9): 981-982.

- Walker, C., Vestberg, M., Demircik, F., Stockinger, H., Saito, M., Sawaki, H., Nishmura, I. & Schüßler, A. (2007a). Molecular phylogeny and new taxa in the Archaeosporales (Glomeromycota): *Ambispora fennica* gen. sp. nov., *Ambisporaceae* fam. nov., and emendation of *Archaeospora* and *Archaeosporaceae*. *Mycological Research*, 111: 137-13.
- Walker, C., Vestberg, M. & Schüßler, A. (2007b). Nomenclatural clarifications in Glomeromycota. *Mycological Research*, 111 : 253-255.
- Wang, B. & Qiu, Y-L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16: 299-363.
- Wieland, G., Neumann, R. & Backhaus, H. (2001). Variation of microbial communities in soil, rhizosphere, and rhizoplane in response to crop species, soil type, and crop development. *Applied and Environmental Microbiology*, 67: 5849-5854.
- Wright, S.F. & Upadhyaya, A. (1998). A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant & Soil*, 198: 97-107.
- Yang, C-H. & Crowley, D.E. (2000). Rhizosphere microbial community structure in relation to root location and plant iron nutritional status. *Applied and Environmental Microbiology*, 66: 345-351.
- Yao, Q., Li, X.L., Ai, W.D. & Christie, P. (2003). Bi-directional transfer of phosphorus between red clover and perennial ryegrass via arbuscular mycorrhizal hyphal links. *European Journal of Soil Biology*, 39: 47-54.
- Zapata, F. & Roy, R.N. (2004). Utilisation des phosphates naturels pour une agriculture durable. *Bulletin FAO Engrais et Nutrition Végétale* N° 13. 151p.

DES CHAMPIGNONS SYMBIOTIQUES CONTRE LA DESERTIFICATION

ECOSYSTEMES MEDITERRANEENS, TROPICAUX ET INSULAIRES

Editeurs scientifiques

ROBIN DUPONNOIS^{1,2,4}, MOHAMED HAFIDI², IBRAHIMA NDOYE^{3,4},
HERINIAIRANA RAMANANKIERANA⁵, AMADOU M. BÂ^{1,4}

¹ IRD. UMR 113 CIRAD/INRA/IRD/AGRO-M/UM2. Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes (LSTM). Campus international de Baillarguet, Montpellier. France.

² Laboratoire Écologie & Environnement (Unité associée au CNRST, URAC 32). Faculté des sciences Semlalia. Université Cadi Ayyad. Marrakech. Maroc.

³ Université Cheikh Anta Diop. Département de Biologie végétale. Dakar. Sénégal.

⁴ IRD. Laboratoire commun de microbiologie IRD/ISRA/UCAD. Centre de recherche de Bel Air. BP 1386. Dakar. Sénégal.

⁵ Laboratoire de microbiologie de l'environnement. Centre national de recherches sur l'environnement. BP 1739. Antananarivo. Madagascar.

IRD Editions

INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DEVELOPPEMENT

Marseille, 2013