

## Rôle des mycorhizes dans l'alimentation hydrique et minérale des plantes, notamment des ligneux de zones arides

Nouaim R., Chaussod R.

La mycorhization des plantes forestières en milieu aride et semi-aride et la lutte contre la désertification dans le bassin méditerranéen

Zaragoza : CIHEAM  
Cahiers Options Méditerranéennes; n. 20

1996  
pages 9-26

Article available on line / Article disponible en ligne à l'adresse :

<http://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=96605774>

To cite this article / Pour citer cet article

Nouaim R., Chaussod R. **Rôle des mycorhizes dans l'alimentation hydrique et minérale des plantes, notamment des ligneux de zones arides.** *La mycorhization des plantes forestières en milieu aride et semi-aride et la lutte contre la désertification dans le bassin méditerranéen*. Zaragoza : CIHEAM, 1996. p. 9-26 (Cahiers Options Méditerranéennes; n. 20)



<http://www.ciheam.org/>  
<http://om.ciheam.org/>

# Rôle des mycorhizes dans l'alimentation hydrique et minérale des plantes, notamment des ligneux de zones arides

R. NOUAIM  
FACULTE DES SCIENCES  
UNIVERSITE IBNOU ZOHR  
BP 28/S AGADIR  
MAROC

R. CHAUSSOD  
INRA - MICROBIOLOGIE DES SOLS  
BV 1540, 21034 DIJON  
FRANCE

---

**RESUME** - Dans les zones semi-arides et arides, où les sols sont souvent pauvres en éléments nutritifs et où la période sèche peut se prolonger pendant plusieurs mois, la croissance des plantes dépend fortement de la symbiose mycorhizienne. Cette symbiose améliore la nutrition minérale, l'extension des hyphes mycorhiziennes permettant une meilleure prospection du sol et donc un prélèvement plus efficace des éléments nutritifs. Elle intervient également dans l'alimentation hydrique de la plante et sa résistance à la sécheresse, bien que les mécanismes soient plus complexes et parfois difficiles à aborder expérimentalement. A côté d'effets indirects, liés à l'amélioration de la nutrition minérale, on peut mettre en évidence des effets directs d'intervention des mycorhizes dans l'absorption de l'eau, relevant eux-mêmes de différents mécanismes. A partir de données de la littérature, nous présentons les divers processus qui permettent aux plantes, grâce à la symbiose mycorhizienne, de croître en zones arides et résister au stress hydrique.

**Mots-clés** : Mycorhizes, nutrition minérale, absorption de l'eau, zone aride, stress hydrique, sols méditerranéens.

**SUMMARY** - "Role of mycorrhizae in water and mineral nutrition of plants, namely ligneous species in arid zones". In semi-arid and arid zones, where the soils are often poor in mineral nutrients and where the dry period lasts for several months, plant growth largely rely upon mycorrhizal symbiosis. This symbiosis improves mineral nutrition, soil prospecting by mycorrhizal hyphae allowing a more efficient uptake of nutrients. Mycorrhizae are also involved in water uptake and drought resistance, the mechanisms being however more complex and sometimes difficult to study experimentally. Besides indirect effects, related to improvement of mineral nutrition, some direct effects can be identified, which are themselves related to different mechanisms. With examples from the literature, the various processes by which mycorrhizal symbiosis helps plants to grow in arid zones and resist drought are presented.

**Key words**: Mycorrhizae, mineral nutrition, water absorption, arid zone, water stress, Mediterranean soils.

---

## Introduction

Les zones arides et semi-arides représentent 36% des terres émergées, une bonne partie relevant du climat "méditerranéen", à période sèche estivale. Dans ces régions,

les plantes sont confrontées à plusieurs stress. Outre le manque d'eau, qui est le principal facteur limitant la croissance, les températures peuvent être élevées et les sols, souvent peu épais, sont généralement pauvres en éléments nutritifs comme l'azote et le phosphore (Diem *et al.*, 1981 ; Mikola, 1987) ainsi qu'en oligo-éléments tels que le cuivre et le zinc (Nouaïm, 1994).

Ces conditions d'environnement montrent toute l'importance du système racinaire en milieu aride et la nécessité de développer des recherches sur son fonctionnement et sur les possibilités de son amélioration (Riou, 1993). Or, chez plus de 90% des plantes vasculaires, le système racinaire résulte d'une symbiose entre la plante et un (ou plusieurs) champignons. Cette symbiose prend différentes formes, appelées ectomycorhizes, endomycorhizes ou ectendomycorhizes selon les caractères anatomiques de l'association (Peyronel *et al.*, 1969), qui dépendent en fait directement des partenaires impliqués.

Le type ectomycorhizien concerne principalement des ligneux (résineux et feuillus) de zones septentrionales, donc plutôt humides, et des feuillus des forêts tropicales humides de l'Asie. La symbiose ectomycorhizienne ne concerne que 3% des espèces végétales (Mousain, 1991) mais elle a été (et est toujours) très étudiée car ces espèces constituent la majorité des ligneux à intérêt économique. Ces espèces sont en général peu marquées par le stress hydrique, sauf en zone méditerranéenne. Les relations entre ectomycorhization et tolérance des arbres à la sécheresse ont été récemment analysées par Mousain (1991) dans une synthèse à laquelle on pourra utilement se reporter.

La symbiose endomycorhizienne sera détaillée davantage ici car elle concerne l'immense majorité des plantes de zones arides et semi-arides. En particulier, tous les arbres connus pour "résister à la sécheresse" portent des endomycorhizes : acacias (Diem *et al.*, 1981), thuya de Berbérie (Díaz et Honrubia, 1993), arganier (Nouaïm *et al.*, 1991), oléastre, caroubier, palmier dattier, etc. Depuis sa description pour la première fois par Frank en 1885, cette symbiose a donné lieu à de très nombreuses études. Nous présentons ci-dessous quelques éléments sur les connaissances actuelles en matière de nutrition hydrique et minérale de ces plantes, en attachant une importance particulière au cas des ligneux de zones arides et semi-arides.

## **Les conditions pédo-climatiques dans le bassin méditerranéen**

Les sols du bassin méditerranéen ne sont pas homogènes au plan pédologique, ayant été formés sur des roches-mères variées et sous des climats différents du climat actuel. En général, les traits dominants sont ceux de sols peu épais, voire superficiels, sur roche-mère le plus souvent calcaire (Nahal, 1984). Ces sols sont fréquemment pauvres en azote, en phosphore, et en oligo-éléments tels le cuivre et le zinc. La réserve en eau des horizons de surface est habituellement faible, mais des réserves hydriques peuvent être disponibles en profondeur, pour peu que la fracturation de la roche offre la possibilité aux racines de les atteindre. De nombreux ligneux de zones arides ont d'ailleurs un système racinaire apte à profiter des moindres fissures pour descendre dans les couches plus humides des sols, la roche-mère pouvant elle-même dans certains cas représenter une réserve d'eau (Zwieniecki et Newton, 1995).

Les conditions climatiques méditerranéennes sont caractérisées par des précipitations modérées, principalement hivernales, l'été étant chaud et sec. La coïncidence du maximum thermique avec une période de déficit pluviométrique entraîne un stress hydrique toujours marqué.

Compte tenu de la faible réserve en eau de la majorité des sols, il est clair que la croissance végétale sera limitée principalement par la disponibilité de l'eau. De plus, la diffusion des éléments nutritifs, même ceux normalement mobiles, peut être fortement ralentie en raison de la faible teneur en eau du sol. Enfin, dans les situations de carence en éléments nutritifs comme l'azote ou le phosphore, l'efficacité de l'eau pour la croissance des plantes peut être diminuée (Floret et Rambal, 1982 ; Fisher *et al.*, 1988).

## **Mycorhization et amélioration de la nutrition minérale**

Le rôle de la symbiose mycorhizienne dans la croissance et la nutrition des plantes n'est plus à démontrer, de nombreux travaux l'ayant mis en évidence, et plusieurs synthèses bibliographiques ont été publiées sur ce sujet (Dommergues et Mangenot, 1970 ; Gianinazzi-Pearson, 1982 ; Plenchette, 1982 ; Strullu, 1991). Nous nous limiterons donc ici aux aspects essentiels et qui peuvent concerner l'écologie des ligneux dans les conditions de sol et de climat qui prévalent dans le bassin méditerranéen.

Dans la plupart des cas, l'effet bénéfique des mycorhizes est dû à une amélioration de la nutrition minérale de la plante-hôte, surtout en ce qui concerne les éléments peu mobiles dans le sol tels que P, Zn et Cu (Tinker, 1984). Il n'est pas exclu que la nutrition azotée puisse aussi être améliorée sous l'effet de la mycorhization.

L'efficacité de systèmes racinaires mycorhizés est due principalement à une extension de la surface d'absorption et du volume de sol prospecté grâce aux hyphes fongiques. Sylvia (1986) a mesuré une moyenne de 12 mètres d'hyphes de champignons endomycorhiziens par gramme de sol dans une dune sub tropicale et estime que la longueur d'hyphes qui se développent autour de la racine peut atteindre 200 à 1000 mètres pour un centimètre de racine. Dodd (1994) rapporte que le mycélium extracellulaire de *Glomus geosporum* et *G. monosporum* peut s'étendre à une distance de 6 à 9 cm de la racine. L'efficacité des souches pourrait être au moins en partie fonction de leur capacité à former rapidement un réseau important d'hyphes extra-racinaires. En inoculant l'oignon avec 4 espèces de champignons endomycorhiziens, Sanders *et al.* (1977) ont constaté que les 3 espèces efficaces produisaient des quantités équivalentes d'hyphes extra-racinaires, alors que la quatrième, peu efficace, entraînait un faible pourcentage d'infection et produisait peu d'hyphes extra-racinaires.

La meilleure efficacité d'un système racinaire mycorhizé, par rapport à la même plante non mycorhizée peut être mise en évidence non seulement par l'amélioration de la croissance en valeur absolue, mais aussi par la comparaison des rapports parties racinaires / parties aériennes. Ainsi, chez l'arganier (*Argania spinosa*), Nouaïm et Chaussod (1994) ont observé que la mycorhization pouvait augmenter de 3 à 4 fois la matière sèche formée, tout en diminuant de 40 à 50% le rapport parties racinaires /

parties aériennes, mettant ainsi en évidence la meilleure efficacité d'un système racinaire mycorhizé.

## Amélioration de la nutrition phosphatée

Dans toutes les comparaisons plante témoin / plante mycorhizée, on observe que la quantité de phosphore prélevée est plus importante chez la plante mycorhizée (Mosse, 1973). De façon générale, les plantes mycorhizées accumulent plus de phosphore que les plantes non mycorhizées. Cette accumulation est due à une absorption par le champignon puisqu'elle disparaît par l'application d'un fongicide. Le phosphore est stocké dans les structures fongiques sous forme de polyphosphates, il est ensuite transféré à la plante au niveau de l'interface arbusculaire (Gianinazzi-Pearson et Gianinazzi, 1986).

Les racines mycorhizées absorbent les éléments minéraux à de faibles concentrations et de façon plus importante par unité de longueur racinaire. Les hyphes extra-racinaires sont capables de prélever le phosphore bien au-delà de ce qui serait la zone d'épuisement des racines seules et assurent sa translocation au cortex de la racine hôte (Sanders et Tinker, 1971). L'amélioration de la nutrition phosphatée est donc essentiellement due à une absorption plus efficace des ions de la solution du sol grâce à une grande exploration du milieu par les hyphes extra-racinaires (Sanders *et al.*, 1977). Cette absorption active le renouvellement de la solution du sol à partir d'ions phosphate plus ou moins fixés. Le pouvoir fixateur des sols n'est pas un facteur limitant de la croissance quand les plantes sont mycorhizées et l'efficacité relative des mycorhizes est d'autant plus grande que le pouvoir fixateur est élevé.

Chez les espèces les plus dépendantes de la mycorhization, les plantes inoculées voient augmenter à la fois la quantité de matière sèche formée et la teneur en phosphore de cette matière sèche. Ainsi, chez l'arganier, Nouaïm *et al.* (1994) ont observé que la mycorhization augmente la production de matière sèche de 4,5 fois et les quantités de phosphore mobilisées d'un facteur 15. Dans une expérience de dépendance mycorhizienne de deux clones d'arganier obtenus par culture *in vitro*, les quantités de phosphore mobilisées par les plants inoculés représentent en moyenne 83% du phosphore apporté pour un clone et 98% pour le deuxième clone. Ceci révèle une grande efficacité du système racinaire mycorhizé à prélever le phosphore jusqu'à des concentrations très basses, alors que ce prélèvement est faible pour les non mycorhizés, représentant seulement 6% du phosphore ajouté (Nouaïm *et al.*, 1994).

Enfin, quelques auteurs ont suggéré que, grâce aux hyphes fongiques, les racines mycorhizées pourraient avoir accès au phosphore de la matière organique (Jayachandran *et al.*, 1992).

## Amélioration de la nutrition azotée

Les premiers travaux sur la contribution des mycorhizes à la nutrition azotée de la plante-hôte ont été menés sur les endomycorhizes éricoïdes, puis sur les ectomycorhizes (Plassard *et al.*, 1985, 1991). L'intervention des endomycorhizes à arbuscules dans la nutrition azotée de la plante hôte a été jusqu'ici peu étudiée. Des

études isotopiques ont pourtant démontré qu'au moins pour certaines espèces, le champignon endomycorhizien est bien le site premier de l'assimilation de l'azote pour la plante (Handley *et al.*, 1993).

Comme pour le phosphore, il est probable que des racines mycorhizées puissent avoir accès à des sources d'azote peu accessibles à des racines non mycorhizées, tel l'ammonium fixé sur le complexe adsorbant, voire même à de l'azote organique. Ceci est d'autant plus important que la minéralisation-nitrification de l'azote est très fortement ralentie durant les périodes sèches, une proportion importante de l'azote minéral restant durablement sous forme ammoniacale, très peu mobile. Par ailleurs, lors de la réhumectation du sol, on peut observer une réorganisation rapide de l'azote minéral dans la biomasse microbienne qui se développe aux dépens des débris végétaux accumulés durant la période sèche (Chaussod *et al.*, 1993). Dans ces conditions, grâce au partenaire fongique, la mycorhization peut apporter un avantage décisif dans la compétition pour l'azote.

Par ailleurs, il convient de ne pas négliger le rôle indirect des endomycorhizes dans la fixation d'azote chez les légumineuses. La fixation d'azote ne peut en effet être pleinement efficace que si la nutrition phosphatée de la plante est satisfaisante. De nombreux travaux ont mis en évidence l'interaction entre la symbiose endomycorhizienne et la fixation symbiotique de l'azote chez les légumineuses, que ces dernières soient herbacées ou ligneuses comme par exemple chez *Acacia albida* (Dianda, 1991).

## Amélioration de la nutrition en oligo-éléments

Si l'amélioration de la nutrition minérale par la symbiose mycorhizienne a été surtout étudiée pour le phosphore, on sait qu'une nutrition équilibrée dépend aussi d'autres éléments tels le soufre ou les oligo-éléments comme le cuivre, le zinc, le manganèse et le fer (Tinker, 1984 ; Kothari *et al.*, 1990). Ces éléments sont peu mobiles dans le sol et on estime que le mécanisme d'absorption est le même que pour le phosphore, c'est-à-dire que l'augmentation de leur prélèvement est essentiellement due à une meilleure exploration du sol par les hyphes extra-racinaires. Vinayak et Bagyaraj (1990) ont effectivement observé une mobilisation plus importante de P, Zn, Cu chez des plants mycorhizés de citrange "Troyer" (porte-greffe d'agrumes), par rapport aux mêmes plantes non mycorhizées. De même, Nouaïm *et al.* (1994) ont montré chez l'arganier que l'inoculation augmente les quantités de Fe, Zn et Cu mobilisées.

## Mycorhization et nutrition hydrique

La disponibilité de l'eau dépend avant tout des apports, c'est-à-dire de la hauteur des précipitations et de la proportion de ces apports qui s'infiltré dans le sol, mais elle dépend aussi de la faculté des plantes à prélever l'eau du sol.

## L'extraction de l'eau du sol : les mycorhizes comme interface sol / plante

Même si la plupart des expériences mettant en évidence l'effet positif de la mycorhization ont été réalisées en conditions hydriques non limitantes, il existe désormais des preuves expérimentales du rôle des mycorhizes dans l'alimentation hydrique des plantes. Cependant les auteurs sont partagés quant à une contribution directe des mycorhizes dans le prélèvement de l'eau, très difficile à séparer d'un effet indirect dû à une meilleure nutrition minérale, entraînant une plus grande croissance. Il est logique de penser qu'une plante mycorhizée, à biomasse plus importante que la plante non mycorhizée correspondante, va avoir besoin de davantage d'eau. Cela peut augmenter le stress hydrique si la quantité d'eau disponible est limitée, ou bien au contraire une croissance plus importante et une meilleure efficacité de son système racinaire peut permettre à la plante mycorhizée d'atteindre des ressources en profondeur et de prélever plus d'eau dans le milieu.

Par ailleurs, comme le faisaient remarquer Sánchez-Díaz et Honrubia (1994), l'effet de la mycorhization sur l'alimentation hydrique d'une part et sur la résistance au stress hydrique d'autre part sont deux aspects sensiblement différents. En ce domaine, nous sommes en présence d'une interaction complexe entre la plante, son partenaire fongique, et le potentiel de l'eau dans le sol.

Ainsi, Sieverding (1981) a comparé la croissance et l'alimentation en eau chez le sorgho, pour trois niveaux d'humidité du sol, correspondant à 10, 50 et 90% de la capacité de rétention. Il a observé que la croissance des plants non mycorhizés, pour une humidité du sol correspondant à 50% de la capacité de rétention, est plus faible que celle des plants mycorhizés à 10% de la capacité de rétention. De même, le poids sec des parties aériennes des plants mycorhizés, pour un sol à 50% de la capacité de rétention, est plus élevé que celui des non mycorhizés à 90% de la capacité de rétention. Ces expériences ont aussi montré une relation entre la mycorhization et l'efficacité de l'eau chez le sorgho : pour une humidité du sol correspondant à 50% de la capacité de rétention, il faut 1722 ml d'eau pour produire 1 gramme de poids sec chez les sorghos non mycorhizés et seulement 970 ml chez les sorghos mycorhizés. Sieverding (1981) trouve que les conditions de faible alimentation en eau chez les plantes mycorhizées augmentent l'infection des racines. Il observe également une corrélation positive entre le développement des mycorhizes et l'induction de l'économie de l'eau, et un effet bénéfique de la mycorhization d'autant plus important que le sol est sec.

Une telle conclusion est également tirée des travaux de Sylvia *et al.* (1993) qui ont étudié la croissance du maïs au champ à trois niveaux de contrainte hydrique : l'efficacité d'une inoculation par un champignon endomycorhizien est d'autant plus nette que le déficit hydrique est accentué. Mais il ne s'agit là que de constatations, qui doivent être complétées par des expérimentations en conditions contrôlées afin d'identifier et expliciter les mécanismes sous-jacents.

En fait, s'il semble maintenant établi que les endomycorhizes contribuent à éviter le stress hydrique et à augmenter la quantité d'eau prélevée, il est difficile d'isoler et de mettre en évidence tous les mécanismes impliqués (Sánchez-Díaz et Honrubia, 1994). L'analyse qui suit permettra d'évaluer à la fois cette difficulté et d'apprécier les rôles directs et indirects de la mycorhization dans l'alimentation en eau de la plante.

## Effets indirects de la mycorhization sur l'alimentation hydrique

L'état mycorhizé ou non d'une plante peut avoir des effets indirects sur son alimentation hydrique, principalement *via* la nutrition minérale (notamment phosphatée) ou les équilibres hormonaux.

Safir *et al.* (1971), furent les premiers à démontrer, sur soja, que les plantes mycorhizées avaient une résistance racinaire au transport de l'eau plus faible que les plantes non mycorhizées. La différence de prélèvement de l'eau était éliminée en ajoutant une solution fertilisante aux plants non mycorhizés. Ces auteurs en concluaient que l'effet sur le transport de l'eau est dû à une augmentation du statut nutritionnel chez les plantes mycorhizées. A partir de cette constatation, divers travaux ont été menés pour essayer d'élucider le mécanisme par lequel le champignon mycorhizien influence les mouvements de l'eau dans la plante-hôte.

Levy et Krikun (1980) ont expliqué les résultats de Safir *et al.* par le fait que les plants de soja mycorhizés se développent rapidement et les changements attribués aux mycorhizes peuvent être dus à d'autres facteurs, comme la croissance rapide des parties aériennes. Ils ont suggéré que l'effet de la mycorhization s'exerce sur l'équilibre hormonal racine - partie aérienne. Leur hypothèse est basée sur le fait que durant un stress hydrique ou osmotique, des changements dans les équilibres hormonaux endogènes ont lieu, les cytokinines des racines diminuent et la quantité d'acide abscissique dans les feuilles augmente. Ils concluaient que l'association mycorhizienne joue davantage au niveau de la régulation stomatique qu'au niveau de la conductivité des racines puisque la résistance des racines est identique chez les deux lots, mycorhizés et non mycorhizés.

Pour confirmer cette hypothèse, Levy et Syvertsen (1983) ont repris l'expérience pour étudier l'effet de l'état mycorhizé ou non sur la conductivité des racines durant et après le stress hydrique. Ils ont utilisé des plants de *Citrus* et une souche de *Glomus intraradices* et supplémenté les non mycorhizés par une fertilisation en phosphore pour éliminer l'éventuel effet de cet élément. Tous les plants avaient la même taille et toutes les feuilles avaient une concentration en phosphore voisine de 0,1%, adéquate pour *Citrus*. La nutrition minérale et la surface foliaire ne pouvaient donc pas être responsables des différences observées. Pourtant, ces auteurs ont trouvé que la mycorhization augmentait la transpiration aussi bien dans le régime normal qu'en cas de stress hydrique, et que la quantité de racines fines actives était plus importante chez les mycorhizés, donnant un rapport parties aériennes / racines plus bas que chez les non mycorhizés. Le potentiel foliaire mesuré après trois cycles de stress hydrique était plus bas que celui des plants non stressés. Il est possible, selon Levy et Syvertsen, que les racines actives abondantes et le taux élevé de transpiration chez les plants mycorhizés épuise l'eau plus tôt que les plants non mycorhizés, causant un stress hydrique plus important. Levy et Syvertsen concluaient que l'effet de l'inoculation s'exerce plutôt sur la physiologie des feuilles que sur la conductivité des racines. Ils admettent cependant que dans leur expérience ils ont utilisé des petits pots pour des plants de *Citrus*, et qu'un confinement des racines chez les mycorhizés a pu avoir lieu, réduisant la concentration en oxygène autour des racines et diminuant la vigueur des racines mycorhizées.

Ces travaux ont été poursuivis par Graham et Syvertsen (1984) qui ont utilisé des plants de deux variétés de *Citrus* en essayant d'avoir des lots mycorhizés et non mycorhizés les plus comparables possibles. Les deux lots avaient la même taille et, pour éviter le confinement des racines, ils ont utilisé des volumes de sol non limitants. L'expérience a été faite dans des bonnes conditions hydriques et visait à savoir si l'augmentation du prélèvement de l'eau chez les mycorhizés était attribuable à une augmentation de la nutrition phosphatée et / ou à un effet direct des hyphes de l'endophyte qui pourraient provoquer des voies de faible résistance du sol à la racine. Ces auteurs ont trouvé que la mycorhization par *Glomus intraradices* augmente la transpiration chez les deux variétés de *Citrus*. Quand la taille des plants mycorhizés et non mycorhizés est identique et que la quantité de phosphore est suffisante chez les mycorhizés mais déficiente chez les non mycorhizés, la conductivité des racines est deux fois plus faible chez ces derniers. En revanche, quand la nutrition phosphatée est identique, la mycorhization n'a pas d'effet sur la conductivité des racines. Cependant, pour avoir des taux de phosphore similaires, les auteurs ont fertilisé aussi les mycorhizés. Cette fertilisation a augmenté la quantité de phosphore dans les feuilles mais a diminué le taux de colonisation des racines par *Glomus intraradices* qui est passé de 64% à 23%. Graham et Syvertsen (1984) admettent que cet effet peut réduire l'influence de la mycorhization sur la conductivité des racines. Ils concluaient que la réduction de la résistance des racines est due à l'amélioration de la nutrition phosphatée et que cet effet peut être morphologique et / ou physiologique.

Ces résultats ne permettent donc pas de conclure à un effet direct des hyphes de l'endophyte sur le prélèvement d'une quantité d'eau importante dans les zones d'épuisement autour des racines aux faibles potentiels hydriques. Mais l'expérience a été effectuée dans de bonnes conditions hydriques, l'eau n'étant pas un facteur limitant de la croissance. Au contraire, la fertilisation phosphatée a diminué la colonisation des racines par l'endophyte, ce qui a probablement eu aussi un effet sur le fonctionnement de la symbiose.

La contribution des hyphes extra-racinaires à l'alimentation en eau de la plante doit avoir lieu surtout en conditions de stress. En effet, on peut penser qu'une plante correctement alimentée en phosphore et en eau doit beaucoup moins dépendre de ses partenaires symbiotiques, comme le montre la diminution de l'infection chez les plantes mycorhizées et l'augmentation de la vigueur des racines chez les non mycorhizées, suite à une fertilisation phosphatée.

## Effets directs de la mycorhization sur l'alimentation hydrique

Parallèlement aux travaux cités ci-dessus, d'autres auteurs ont montré au contraire que la mycorhization peut avoir un effet direct sur l'alimentation hydrique des plantes à travers l'amélioration de l'efficacité du prélèvement de l'eau, l'augmentation de la conductivité hydraulique des racines, ainsi que sur l'ajustement osmotique.

Ainsi, Stahl et Smith (1984) ont mis en évidence l'intervention directe des mycorhizes chez *Agropyron* inoculé par des isolats de *Glomus microcarpum* et de *Glomus macrocarpum*, provenant de zones désertiques. La résistance des feuilles à la perte de vapeur d'eau était significativement plus faible chez les plantes

mycorhizées, de 11% à un potentiel de l'eau élevé dans le sol et dans la plante, et de 47% pour des potentiels très bas (-6 MPa). La diminution de la résistance à la diffusion ne s'accompagnant pas d'une différence dans le potentiel hydrique foliaire, Stahl et Smith en concluaient que l'augmentation de la transpiration est bien due à un prélèvement d'eau plus important à partir du sol chez les plants mycorhizés.

L'hypothèse de l'effet direct des hyphes mycéliennes a été aussi avancée par Allen *et al.* (1981). Ces auteurs ont trouvé que chez des plants de *Bouteloua gracilis* (originaires des prairies du nord-ouest américain), inoculés par *Glomus fasciculatus*, les flux de transpiration sont plus grands que chez les non mycorhizés sans qu'il y ait de changement dans les potentiels hydriques du xylème. On sait qu'en cas de fortes demandes de transpiration, les potentiels hydriques du xylème restent très proches des potentiels hydriques foliaires. Il n'y a donc pas de changements dans les potentiels foliaires et l'augmentation du flux de transpiration est due à une diminution des résistances de transfert par l'infection mycorhizienne. Allen *et al.* (1981) suggéraient aussi que l'augmentation de la surface d'absorption de l'eau est due aux hyphes extra-racinaires qui évitent la création de zones d'épuisement de l'eau autour de la racine et permettent à la plante de supporter les faibles humidités du sol.

En 1982, Allen a montré que l'infection mycorhizienne réduit toutes les voies de résistance, et conclut à la prédominance des effets directs des hyphes dans le prélèvement de l'eau. Le même résultat a été observé par Bildusas *et al.* (1986), sur *Bromus inermis*, inoculé par *Glomus fasciculatus*. Ces auteurs ont trouvé que la colonisation des racines augmente la conductance stomatique et réduit la résistance sol - plante durant les 4 jours de stress et après réhumectation. Il est à noter que dans ce cas la mycorhization avait réduit le poids sec de la plante, par rapport au témoin, probablement à cause de l'utilisation des photosynthétats par le champignon. A cause de cette observation, certains auteurs ont conclu que cette plante n'était pas dépendante de la mycorhization. Bildusas *et al.* (1986) argumentent qu'au contraire *Bromus inermis* est très dépendant de la mycorhization, qui lui permet de s'adapter au stress hydrique et de survivre dans des conditions très difficiles. Les hyphes extra-racinaires permettent de prélever l'eau à des potentiels dans le sol très bas et augmentent la quantité d'eau puisée dans le sol en diminuant la résistance des racines.

Hardie et Leyton (1981), en utilisant des plants de trèfle, une souche de *Glomus mosseae* et trois niveaux de fertilisation phosphatée, ont montré que si, dans de bonnes conditions hydriques, le flux de transpiration est plus élevé chez les plants mycorhizés, il est par contre plus faible en cas de stress hydrique. D'autre part, les plants mycorhizés retrouvent leur turgescence plus rapidement après réhumectation et supportent mieux le dessèchement du sol. Enfin, quand le flux d'eau est exprimé par unité de longueur racinaire, on constate que les systèmes racinaires mycorhizés conduisent l'eau deux à trois fois plus rapidement que les systèmes racinaires non mycorhizés, l'addition de phosphore n'ayant pas d'effet significatif. Les auteurs concluent que le développement des hyphes fongiques est largement responsable des conductivités élevées des systèmes racinaires mycorhizés. La transpiration plus importante des plantes inoculées n'est pas uniquement due à leur grand développement mais aussi à leur faible résistance racinaire (ainsi probablement qu'à la faible résistance des feuilles à la diffusion dans le cas de bonnes conditions hydriques). En cas de stress hydrique, les plantes mycorhizées développent une

grande résistance foliaire à la diffusion et montrent de faibles niveaux de transpiration par unité de surface par rapport aux non mycorhizés, résistant même à des potentiels de l'eau dans le sol non tolérés par les plantes non-mycorhizées. Hardie et Leyton attribuent ceci à un ajustement osmotique chez les plantes mycorhizées, conduisant à des potentiels hydriques foliaires bas. Il est en effet établi qu'en cas de stress, la turgescence des feuilles peut être maintenue par un ajustement du potentiel osmotique de la vacuole à travers une augmentation des sucres et des ions organiques et minéraux.

En ce qui concerne les ions minéraux, l'effet peut être dû plus au potassium qu'au phosphore. Ceci a été confirmé par Sieverding et Toro (1988) qui ont trouvé que la teneur en eau était importante là où les concentrations en K sont élevées, et ceci aussi bien dans les feuilles que dans les pétioles et les tiges. Ces auteurs concluaient que le prélèvement actif du potassium par les mycorhizes a un rôle dans l'amélioration de l'état hydrique des plantes mycorhizées.

Les travaux de Augé *et al.* (1986) ont confirmé l'hypothèse de Hardie et Leyton (1981) selon laquelle l'endomycorhization a un effet sur l'ajustement osmotique de la plante. Ils ont inoculé des plants de *Rosa hybrida* par *Glomus deserticola* et *Glomus intraradices*, et les ont acclimatés ou non à la sécheresse. Ils ont trouvé que les plants inoculés sont capables de maintenir leur conductance foliaire (ouverture des stomates) pour des déficits hydriques tissulaires importants et à des potentiels foliaires et du sol plus bas que les non mycorhizés. On sait qu'en réponse à une diminution du potentiel foliaire consécutif à un déficit hydrique, l'ajustement osmotique actif permet de garder une pleine turgescence à des potentiels foliaires bas. La mycorhization améliore en effet les ajustements osmotiques par accumulation de solutés.

Augé et Stodola (1990) ont complété ces travaux par des mesures des mouvements de l'eau dans les racines. Ils ont utilisé des boutures de *Rosa hybrida* inoculées ou non par *Glomus intraradices*, les plants mycorhizés et non mycorhizés ayant la même taille et une nutrition phosphatée adéquate. Ces auteurs ont trouvé qu'en cas de stress hydrique, les plantes mycorhizées sont capables de maintenir leur turgescence dans une grande gamme de teneur en eau.

## Importance de la souche fongique

Il convient aussi de rappeler que le comportement des souches endomycorhiziennes vis-à-vis du stress hydrique est très variable et leur efficacité dépend aussi de leur degré d'ineffectivité. Sieverding et Toro (1988), en inoculant des plants de manioc avec 7 espèces de champignons endomycorhiziens ont trouvé que dans de bonnes conditions hydriques 5 espèces sont efficaces, tandis qu'en cas de stress hydrique, seules 3 espèces sont capables d'augmenter la croissance par rapport aux plants non mycorhizés. Les espèces qui ne sont pas efficaces en conditions normales ne le sont pas en conditions de stress. En cas de stress hydrique ce sont les plants qui sont inoculés par les souches les plus efficaces qui ont le plus d'avantages. La différence d'efficacité dans ces conditions a été aussi notée par Allen et Boosalis (1983). Ces auteurs ont constaté que l'infection du blé par *Glomus fasciculatus* augmente sa résistance à la sécheresse alors que *Glomus mosseae* n'a pas d'effet. Cependant, d'autres travaux ont montré l'efficacité de *Glomus mosseae* dans le

transport de l'eau chez d'autres espèces. Il est difficile pour l'instant de savoir si ces résultats en apparence contradictoires sont à attribuer à l'existence de souches différentes de *Glomus mosseae* ou bien à des interactions plante / souche, ou encore à des interactions souche / sol. Dans une perspective appliquée de mycorhization contrôlée, il semble difficile de sélectionner directement des souches sur leur efficacité au niveau de l'alimentation hydrique et de la résistance au stress hydrique. Pour l'instant, l'observation de Sanders *et al.* (1977), selon laquelle les souches les plus efficaces pour la croissance et la nutrition minérale sont celles qui colonisent le mieux la racine et produisent le plus de mycélium extra-racinaire, doit pouvoir être utilisée pour un premier niveau de tri. Ce n'est qu'après sélection de souches efficaces en conditions hydriques non limitantes que devra être mis en place un second niveau de tri, sur les aptitudes "hydriques". Toutefois, surtout en zones arides, il ne faut pas oublier que l'adaptation de la souche au sol est probablement un critère très important. Sur cette base d'adaptation écologique aux conditions pédoclimatiques, il nous semble logique de penser que les souches les plus intéressantes devront être recherchées dans des écosystèmes peu perturbés des zones arides et semi-arides, correspondants aux grands types de sols rencontrés.

## Effet global de la mycorhization sur le statut hydrique des plantes

Il est évident que l'association d'un champignon endomycorhizien avec le système racinaire d'une angiosperme influence le statut hydrique de la plante-hôte. On peut observer une augmentation de la transpiration (Allen, 1982 ; Levy et Syvertsen, 1983), de la conductance foliaire (Allen et Boosalis, 1983 ; Augé *et al.*, 1986) et de la conductivité hydraulique des racines (Safir *et al.*, 1971, 1972 ; Hardie et Leyton, 1981 ; Graham et Syvertsen, 1984). Par ailleurs, en cas de stress hydrique, on observe une diminution du potentiel foliaire sans perte de turgescence (Levy et Syvertsen, 1983), grâce à un ajustement osmotique.

Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer l'effet de la mycorhization sur l'alimentation hydrique de la plante-hôte, tels que l'amélioration de la nutrition phosphatée (Safir et Nelsen, 1985), la modification des équilibres hormonaux (Levy et Krikun, 1980 ; Allen *et al.*, 1981) et l'augmentation du prélèvement et du transport de l'eau par les hyphes extra-racinaires (Hardie et Leyton, 1981 ; Allen, 1982 ; Stahl et Smith, 1984). Tous les auteurs ne constatent pas les mêmes effets et ne font pas les mêmes conclusions. Mais ils ont travaillé sur des espèces différentes, herbacées ou ligneuses, dans des conditions différentes de fertilisation, d'éclaircissement et de régime hydrique, et avec des partenaires fongiques différents. Nous pouvons penser que les mécanismes évoqués ne s'excluent pas mais peuvent interagir, et que selon la plante-hôte, le champignon mycorhizien et les conditions de l'expérience, l'influence peut être différente, de même que le mécanisme impliqué. Selon Ellis *et al.* (1985), il est possible que la mycorhization affecte la plante par différents mécanismes à la fois et il est probable que les conditions écologiques dictent quel mécanisme peut protéger la plante du stress. Sieverding (1991), suggère lui aussi que le type de sol, la disponibilité en phosphore et l'endophyte interagissent avec la plante-hôte pour influencer son statut hydrique.

Par ailleurs, bien que la mycorhization soit l'état naturel pour la plupart des plantes, il n'est pas inutile d'étudier les divers mécanismes de régulation. On sait en effet que

les facteurs de l'environnement influencent le taux de colonisation des racines, que les différentes espèces de champignons endomycorhiziens ne sont pas toutes efficaces et que parmi ces espèces, la plus infectieuse n'est pas forcément la plus apte à augmenter la croissance de la plante ou à la protéger des stress.

Il paraît donc évident qu'il faut privilégier l'inoculation des plantes par des souches efficaces pour favoriser leur résistance au stress hydrique, en particulier au moment de la transplantation. En effet, une préinoculation évite le stress de transplantation, essentiellement dû lui-même à un stress hydrique provoqué par l'amputation de racines actives (Waterer et Colman, 1989).

Enfin, les travaux de Sieverding et Toro (1988) ont montré que le choix des souches peut se faire selon un critère principal d'efficacité. Ces auteurs ont en effet trouvé que les souches les plus efficaces dans les conditions normales restent efficaces en conditions de stress.

Enfin, en plus de leurs effets sur le prélèvement des éléments minéraux et de l'eau, il ne faut pas oublier que les hyphes extra-racinaires favorisent l'agrégation des particules du sol, améliorant ainsi sa structure, ce qui se traduit notamment par une amélioration de l'infiltration de l'eau et une réduction du ruissellement et de l'érosion. Cet effet indirect influence certainement le développement du couvert végétal. Ainsi, Reena et Bagyaraj (1990), dans une étude expérimentale, trouvaient une corrélation positive entre la biomasse des plantes, la colonisation des racines et l'agrégation du sol. Cette dernière est différente selon les espèces de champignons endomycorhiziens et semble être fonction de l'efficacité du champignon (Abbott et Robson, 1985).

## Conclusion

Le rôle des champignons endomycorhiziens dans l'alimentation hydrique des plantes a été moins étudié qu'en ce qui concerne la nutrition minérale car l'approche expérimentale est incomparablement plus difficile à mettre en oeuvre de façon rigoureuse. En particulier, il est très difficile de séparer les effets directs des effets indirects sur l'alimentation hydrique.

Dans les différentes stratégies de résistance à la sécheresse que développent les plantes (Lo Gullo et Salleo, 1988), la symbiose mycorhizienne peut intervenir de plusieurs façons. Mais c'est surtout par sa capacité à maintenir une absorption d'eau à fort potentiel que la plante résiste au stress hydrique. Le rôle de la nutrition minérale dans l'ajustement osmotique et certaines hypothèses sur des effets hormonaux doivent également être portés au crédit de la symbiose mycorhizienne.

Plus la croissance est favorisée, plus la surface foliaire est importante et plus les besoins en eau sont grands. Une plante mycorhizée aura besoin de davantage d'eau qu'un "témoin" non mycorhizé. Mais cette comparaison (témoin / mycorhizé) est peu pertinente : dans la nature, ce genre de "témoin" existe rarement. Tout dépendra en fait du volume de sol explorable et des allocations aux racines (rapport parties racinaires / parties aériennes). Une attention toute particulière devrait donc être portée au rapport parties racinaires / parties aériennes des plants utilisés, ce rapport pouvant varier largement chez une même espèce (Nouaïm et Chaussod, 1994).

De même, si l'on s'en tient au critère d'efficacité de l'eau, il faut s'affranchir des conditions purement expérimentales et pouvoir prendre en compte les quantités d'eau "mobilisables" en fonction du système racinaire. Si la ressource est limitée en teneur (teneur en eau pondérale ou potentiel de l'eau dans les différents horizons), elle ne l'est pas forcément en quantité si des racines peuvent atteindre de grandes profondeurs, grâce à une croissance importante permise par une bonne nutrition, liée à un état mycorhizé. Elles peuvent même atteindre et exploiter des couches humides à grande profondeur (plusieurs dizaines de mètres), comme cela a été rapporté pour des acacias sahéliens. Beaucoup d'arbres "résistant à la sécheresse" ont en fait un système racinaire très profond qui leur permet d'aller chercher l'eau là où elle se trouve (le *Prosopis*, plante du désert, est en fait un phréatophyte ; l'arganier possède des racines capables de descendre à 30 ou 40 mètres de profondeur pour prélever de l'eau, etc.). Ces arbres se caractérisent par un investissement considérable dans le système racinaire (faible rapport parties aériennes / parties racinaires) et une symbiose mycorhizienne très efficace qui leur permet de pousser dans des sols pauvres et d'atteindre des couches humides en profondeur malgré les teneurs très basses en phosphore et autres éléments peu mobiles (zinc, cuivre, azote ammoniacal, etc.). Enfin, l'hypothèse d'une possibilité pour le partenaire fongique d'accéder à des formes organiques de P et N (et d'en faire profiter la plante) va dans ce sens et mériterait des études plus poussées.

Compte tenu de l'importance des champignons endomycorhiziens, spécialement dans les sols pauvres et les zones arides et semi-arides, on a tout intérêt à gérer au mieux cette symbiose par des pratiques agronomiques adaptées (Sieverding, 1991 ; Abbott et Robson, 1994), y compris le cas échéant par l'inoculation des plantes. Ceci présente déjà un intérêt économique pour de nombreuses plantes pérennes.

Dans cette perspective, il convient de rechercher des souches (ou des complexes) les plus performants quant à leur efficacité, etc. et à leur résistance au stress hydrique ! En effet, si les champignons endomycorhiziens ne montrent guère de spécificité d'hôte, les populations semblent adaptées à des conditions édaphiques et climatiques données (Lambert *et al.*, 1980). A cet égard, le "réservoir génétique" que représentent les sols des zones arides et semi-arides est encore insuffisamment connu et mériterait d'être davantage étudié, dans une perspective d'utilisation (inoculation) de ces microorganismes symbiotiques.

## Références

- Abbott, L.K. et Robson, A.D. (1985). Formation of external hyphae in soil by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 99 : 245-255.
- Abbott, L.K. et Robson, A.D. (1994). The impact of agricultural practices on mycorrhizal fungi. Dans : *Soil biota - Management in sustainable farming systems*, Pankhurst, Doube, Gupta & Grace (éds). CSIRO, Australia, pp. 88-95.
- Allen, M.F. (1982). Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on water movements through *Bouteloua gracilis*. *New Phytologist*, 91 : 191-196.
- Allen, M.F. et Boosalis, M.G. (1983). Effects of two species of VA mycorrhizal fungi

- on drought tolerance of winter wheat. *New Phytologist*, 93 : 67-76.
- Allen, M.F., Smith, W.K., Moore, T.S. et Christensen, M. (1981). Comparative water relations and photosynthesis of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Bouteloua gracilis*. *New Phytologist*, 88 : 683-693.
- Auge, R.M., Schekel, K.A. et Wample, R.L. (1986). Greater leaf conductance of well-watered rose plants is not related to phosphorus nutrition. *New Phytologist*, 103 : 107-116.
- Auge, R.M., Schekel, K.A. et Wample, R.L. (1986). Osmotic adjustment in leaves of VA mycorrhizal and non-mycorrhizal rose plants in response of drought stress. *Plant Physiology*, 82 : 765-770.
- Auge, R.M. et Stodola, A.J.W. (1990). An apparent increase in symplastic water contributes to greater turgor in mycorrhizal roots of droughted *Rosa* plants. *New Phytologist*, 115 : 285-295.
- Bildusas, I.J., Dixon, R.K., Pflieger, F.L. et Stewart, E.L. (1986). Growth, nutrition and gas exchange of *Bromus inermis* inoculated with *Glomus fasciculatum*. *New Phytologist*, 102 : 303-311.
- Chaussod, R., Nouaïm, R., Breuil, M.C. et Boukcim, H. (1993). Effets du stress hydrique sur les populations microbiennes d'un sol d'arganeraie (sud-ouest marocain). Dans : *Congrès Société Française de Phytopathologie*, Dijon, 6-10/12/93.
- Dianda, M. (1991). Comparaison des effets de champignons V.A. introduits et indigènes associés ou non à *Bradyrhizobium*, sur la fixation d'azote et la croissance d'*Acacia albida*. Dans : *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. Groupe d'Etude de l'Arbre, Ed. John Libbey Eurotext (Paris), pp. 263-269.
- Díaz, G. et Honrubia, M. (1993). Arbuscular mycorrhizae on *Tetraclinis articulata* (Cupressaceae) : Development of mycorrhizal colonization and effect of fertilization and inoculation. *Agronomie*, 13 : 267-274.
- Diem, H.G., Gueye, I., Gianinazzi-Pearson, V., Fortin, J.A. et Dommergues, Y.R. (1981). Ecology of VA mycorrhizae in the tropics : The semi-arid zone of Senegal. *Acta Oecologica / Oecologia Plantarum*, 16 : 53-62.
- Dodd, J.C. (1994). Approaches to the study of the extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi. Dans : *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*, Gianinazzi, S. et Schüepp, H. (éds). Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland, pp. 147-166.
- Dommergues, Y. et Mangenot, F. (1970). *Ecologie microbienne du sol*. Masson, Paris.
- Ellis, J.R., Larsen, H.J. et Boosalis, M.G. (1985). Drought resistance of wheat plants inoculated with vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant Soil*, 86 : 369-378.

- Fisher, F.M., Zak, J.C., Cunningham, G.L. et Whitford, W.G. (1988). Water and nitrogen effects on growth and allocation patterns of creosotebush in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Range Management*, 41 : 387-391.
- Floret, C. et Rambal, S. (1982). Measurement and modelling of primary production and water use in a south Tunisian steppe. *Journal of Arid Environments*, 5 : 77-90.
- Gianinazzi-Pearson, V. (1982). Importance des mycorhizes dans la nutrition et la physiologie des plantes. Dans : *Les mycorhizes, biologie et utilisations*, Gianinazzi-Pearson, V. et Gianinazzi, S. (éds). INRA Pub., pp. 51-59.
- Gianinazzi-Pearson, V. et Gianinazzi, S. (1986). The physiology of improved phosphate nutrition in mycorrhizal plants. Dans : *Les mycorhizes, physiologie et génétique*. INRA, Ed., Paris, pp. 101-109.
- Graham, J.H. et Syversten, J.P. (1984). Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on the hydraulic conductivity of roots of two citrus rootstocks. *New Phytologist*, 97 : 277-284.
- Handley, L.L., Daft, M.J., Wilson, J., Scrimgeour, C.M., Ingleby, K. et Sattar, M.A. (1993). Effects of the ecto- and VA-mycorrhizal fungi *Hydnagium carneum* and *Glomus clarum* on the  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of *Eucalyptus globulus* and *Ricinus communis*. *Plant, Cell and Environment*, 16 : 375-382.
- Hardie, K. et Leyton, L. (1981). The influence of Vesicular Arbuscular mycorrhiza on growth and water relations of red clover. I) In phosphate-deficient soil. *New Phytologist*, 89 : 599-608.
- Jayachandran K., Schwab A.P. et Hetrick B.A.D. (1992). Mineralization of organic phosphorus by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 24 : 897-903.
- Kothari, S.K., Marschner, H. et Römheld, V. (1990). Direct and indirect effects of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on acquisition of mineral nutrients by maize (*Zea mays* L.) in a calcareous soil. *New Phytologist*, 116 : 637-645.
- Lambert, D.H., Cole, H.Jr. et Baker, D.E. (1980). Adaptation of vesicular-arbuscular mycorrhizae to edaphic factors. *New Phytologist*, 85 : 513-520.
- Levy, Y. et Krikun, J. (1980). Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza on *Citrus jambhiri* water relations. *New Phytologist*, 85 : 25-31.
- Levy, Y. et Syversten, J.P. (1983). Effect of drought stress and vesicular-arbuscular mycorrhiza on *Citrus* transpiration and hydraulic conductivity of roots. *New Phytologist*, 93 : 61-66.
- Lo Gullo, M.A. et Salleo, S. (1988). Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytologist*, 108 : 267-276.

- Mikola, P. (1987). Mycorrhizae under tropical stresses. *Angew. Botanik*, 61 : 15-23.
- Mosse, B. (1973). Advances in the study of Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza. *Annual Review of Phytopathology*, 11 : 171-196.
- Mousain, D. (1991). Ectomycorhization et tolérance des arbres à la sécheresse. Dans : *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. Groupe d'Etude de l'Arbre, Ed. John Libbey Eurotext, Paris, pp. 167-174.
- Nahal, I. (1984). *Facteurs édaphiques, lutte contre l'érosion, et désertification, en région méditerranéenne*, Collection "Sols", No. 14. Institut National Agronomique, Paris Grignon.
- Nouaïm, R., Chaussod, R., El Aboudi, A., Schnabel, C. et Peltier, J.P. (1991). L'Arganier. Essai de synthèse des connaissances sur cet arbre. Dans : *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. Groupe d'Etude de l'Arbre, Paris, pp. 373-388.
- Nouaïm, R. (1994). *Ecologie microbienne des sols d'arganeraies : Activités microbiologiques et rôle des endomycorhizes dans la croissance et la nutrition de l'arganier (Argania spinosa (L.) Skeels)*. Thèse d'Etat, Université Ibnou Zohr, Agadir, Maroc.
- Nouaïm, R. et Chaussod, R. (1994). Mycorrhizal dependency of micropropagated argan tree (*Argania spinosa*) : I) Growth and biomass production. *Agroforestry Systems*, 27 : 53-65.
- Nouaïm, R., Linères, M., Esvan, J.M. et Chaussod, R. (1994). Mycorrhizal dependency of micropropagated argan tree (*Argania spinosa*) : II) Mineral nutrition. *Agroforestry Systems*, 27 : 67-77.
- Peyronnel, B., Fassi, B., Fontana, A. et Trappe, J.M. (1969). Terminology of Mycorrhizae. *Mycologia*, 61: 410-411.
- Plassard, C., Mention, M., Vignon, C., Mousain, D. et Salsac, L. (1985). *Assimilation du nitrate par les basidiomycètes ectomycorhiziens*. C.R. réunion INRA Nancy 21-22/05/85, pp. 243-250.
- Plassard, C., Scheromm, P., Mousain, D. et Salsac, L. (1991). Assimilation of mineral nitrogen and ion balance in the two partners of ectomycorrhizal symbiosis : Data and hypothesis. *Experientia*, 47 : 341-349.
- Plenchette, C. (1982). *Recherches sur les endomycorhizes à vésicules et arbuscules. Influence de la plante hôte, du champignon et du phosphore sur l'expression de la symbiose endomycorhizienne*. Ph'D Thesis, Univ. Laval, Québec, Canada.
- Reena, J. et Bagyaraj, D.J. (1990). Growth stimulation of *Tamarindus indica* by selected VA mycorrhizal fungi. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 6 : 59-63.

- Riou, C. (1993). L'eau et la production végétale. *Sécheresse*, 4 : 75-83.
- Safir, G.R., Boyer, J.S. et Gerdemann, J.W. (1972). Nutrient status and mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. *Plant Physiology*, 49 : 700-704.
- Safir, G.R., Boyer, J.S. et Gerdemann, J.W. (1971). Mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. *Science*, 172 : 581-583.
- Safir, G.R. et Nelsen, C.E. (1985). V.A. mycorrhizas : Plant and fungal water relations. Dans : *Proc. 6th North Amer. Conf. on Mycorrhizae*, Molina, R. (éd.). Forest Research Laboratory, Corvallis, Oregon, pp. 161-165.
- Sánchez-Díaz, M. et Honrubia, M. (1994). Water relations and alleviation of drought stress in mycorrhizal plants. Dans : *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*, Gianinazzi, S. et Schüepp, H. (éds). Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland, pp. 167-178.
- Sanders, F.E. et Tinker, P.B. (1971). Mechanisms of absorption of phosphate from soil by *Endogone* mycorrhizas. *Nature*, 232 : 278-279.
- Sanders, F.E., Tinker, P.B., Black, R.L.B. et Palmerley, S.M. (1977). The development of endomycorrhizal root system. I) Spread of infection and growth-promoting effects with four species of vesicular-arbuscular endophyte. *New Phytologist*, 78 : 257-268.
- Sieverding, E. (1981). Influence of soil water regimes on VA Mycorrhiza. I) Effect on plant growth, water utilization and development of mycorrhiza. *Acker. Pflanzenbau*, 150 : 400-411.
- Sieverding, E. (1991). *Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza management in tropical agrosystems*. G.T.Z., Ed., Eschborn, RFA.
- Sieverding, E. et Toro, T. (1988). Influence of soil water regimes on V.A. performance of different VAM fungal species with *Cassava*. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 161 : 322-332.
- Stahl, P.D. et Smith, W.K. (1984). Effect of different geographic isolates of *Glomus* on water relations of *Agropyron smithii*. *Mycologia*, 76 : 261-267.
- Strullu, D.G. 1991. *Les mycorhizes des arbres et plantes cultivées*. Collection Tec. & Doc., Lavoisier, Paris.
- Sylvia, D.M. (1986). Spatial and temporal distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Uniola paniculata* in Florida foredunes. *Mycologia*, 78 : 728-734.
- Sylvia, D.M., Hammond, L.C., Bennet, J.M., Haas, J.H. et Linda, S.B. (1993). Field response of corn to water management and inoculation with a VAM fungus. *Agronomy Journal*, 85 : 193-198.
- Tinker, P.B. (1984). The role of microorganisms in mediating and facilitating the uptake

of plant nutrients from soil. *Plant Soil*, 76 : 77-91.

Vinayak, K. et Bagyaraj, D.J. (1990). Vesicular-arbuscular mycorrhizae screened for troyer citrange. *Biology and Fertility of Soils*, 9 : 311-314.

Waterer, D.R. et Coltman, R.R. (1989). Response of mycorrhizal bell peppers to inoculation timing, phosphorus and water stress. *Horticultural Science*, 24 : 688-690.

Zwieniecki, M.A. et Newton, M. (1995). Roots growing in rock fissures : Their morphological adaptation. *Plant Soil*, 172 : 181-187.