جامعة سيدي محمد بن عبد الله بفاس
UNIVERSITE SIDI MOHAMED BEN ABDALLAH DE FES
كلية العلوم ظهر المهراز فاس
FACULTE DES SCIENCES DHAR EL MEHRAZ FES

N° d'Ordre : 13 /2021

Formation Doctorale : RNE2D

Discipline : BIOLOGIE

Spécialité : Gestion et Valorisation des Bioressources

Laboratoire : Laboratoire de Biotechnologie, Environnement, Agroalimentaire et Santé

THESE DE DOCTORAT

Présentée par

EL AMRANI Belkacem

Étude de l'effet des propriétés biotiques et abiotiques du sol sur la croissance et la mycorhization du cèdre

Soutenue le 13 / 03 / 2021 devant le jury composé de :

Pr. ABDELLAOUI Abdelfattah	Faculté des Sciences Dhar El Mahraz, Fès	Président
Pr. AMRANI JOUTEI Khalid	Faculté des Sciences et Techniques, Fès	Rapporteur
Pr. DOUIRA Allal	Faculté des Sciences, Kénitra	Rapporteur
Pr. KHALID Ahmed	Faculté des Sciences, Oujda	Rapporteur
Pr. LOUAHLIA Said	Faculté Polydisciplinaire, Taza	Examinateur
Pr. BENDRISS AMRAOUI Mohammed	Faculté des Sciences Dhar El Mahraz, Fès	Directeur de thèse

Année universitaire : 2019-2020

إهـــــــــداء

وَقـُلْ رَبِّ زِدْنـِي عِلْمـــاً "سورة طـه الآية 114"

إلــهـي لا يطيب الليل إلا بشكرك ولا يطيب النهار إلى بطاعتك ولا تطيب اللحظات إلا بذكرك ولا تطيب الآخرة إلا بعفوك ولا تطيب الجنة إلا برؤيتك سبحانك ما أضيق الطرق على من لم تكن له دليلا ووو وما أوضح الحق عند من هديته السبيلا

إلى من لا يمكن للأرقـام أن تحصي فضائلها إلى من حملتني في بطنها وسقتني من صدرها وأسكنتني قلبها إلى القلب الناصع بالبياض إلى رمز الحب وبلسم الشفـاء إلى أمـــــي

إلى من كلله الله بالهيبة والوقـار إلى من حصد الأشواك عن دربي ليمهد لي طريق العلم إلى من علمني التحدي والصمود لتخطي الصعاب إلى من أحمل إسمه بكل افتخار إلى أبـــــي

الى المحبة التي لا تنضب الى من شاركتهم حياتي إلى إخـوتـــي وما المرء إلا بإخوانه كما يقبض الكف بالمعصم ووو ولا خير في الكف مقطوعة ولا خير في الساعد الأجذم

إلى من آنسني في دراستي وشاركني همومي إلى الذين شجعوا خطواتي عندما غلبتها الأيام وليس جليسي الا سّيدًا بالذكاء تميزَ ووو حبرٌ لبيبٌ عاقلٌ متأدبُ ووو خليقُ السجايا بالتعففِ والظرفِ هم أصدقـائي

يا شمعة تنير درب المعالي وهي تحترق لا أطفأ الله نوراً أنت مصدره إلى الذي بفضله جزت الفضاء محلقا وبعلمه شق الظلام شعاعي إلى أســتــاذي

Remerciement

J'exprime mes profonds remerciements au **Pr *BENDRISS AMRAOUI Mohammed***, professeur à la faculté des sciences Dhar El Mehraz, mon directeur de thèse, qui m'a permis de mener à bien ce doctorat. Je vous remercie pour tout ce que vous m'avez apporté, pour votre encadrement, pour vos conseils, pour votre patience pendant les nombreuses relectures et corrections apportées à mes essais de rédaction.

J'exprime également mon profond respect et mes remerciements à mon jury de thèse et je tiens à remercier :

Monsieur **Pr *ABDELLAOUI Abdelfattah*** professeur à la faculté des sciences Dhar El Mehraz, d'avoir accepté d'être président du jury et pour l'intérêt qu'il porte à ce travail.

Monsieur **Pr *AMRANI JOUTEI Khalid*** professeur à la faculté des sciences et Techniques de Fès ; Monsieur **Pr *DOUIRA Allal*** professeur à la faculté des Sciences Kénitra ; Monsieur **Pr *KHALID Ahmed*** professeur à la faculté des Sciences Oujda pour l'honneur qu'ils m'ont fait pour leur participation à mon jury de thèse en qualité de rapporteur de ce travail, pour le temps consacré à l'égard de mon travail de thèse, et pour les suggestions et les remarques judicieuses qu'ils m'ont indiquées.

Monsieur **Pr *LOUAHLIA Said*** professeur à la faculté Polydisciplinaire de Taza pour l'honneur qu'il m'a fait en acceptant d'être membre de mon jury de thèse. Je tiens à lui exprimer ma profonde reconnaissance et je le remercie pour les conseils scientifiques ainsi que pour son aide pour mener à bien ce travail de thèse.

Mes remerciements les plus sincères à tous les doctorants, les professeurs et le staff du département de biologie et de la FSDM et ceux que j'ai croisés sur mon chemin qui ont su me transmettre leur passion à la recherche scientifique et l'envie d'y prendre part à travers ce doctorat pour leurs encouragements et leurs soutiens morales.

دراسة تأثير الخواص الحيوية واللاأحيائية للتربة على نمو وتفطّر الأرز

ملخص

مقدمة: يستوطن نبات الأرز الأطلسي شمال افريقيا بشكل حصري كما إنه يمثل بالنسبة للمغرب جوهرًا رمزيًا ذو مصالح بيئية واقتصادية واجتماعية كبيرة. تشكل بنية الجذر الضعيفة والفشل في المراحل المبكرة من النمو تهديدات خطيرة للتشجير والتجدد الطبيعي لهذا النوع غير ان التفطّرات الجذرية تساعد الشتلات على النمو في ظروف طبيعية صعبة.

الأهداف: بالنظر الى هذه الصعوبات التي يواجهها نبات الأرز خلال المراحل الأولى من النمو، تبرز الحاجة إلى دراسة التفاعلات بين الجذور والعوامل الحيوية وللإحيائية للتربة، وكذلك البحث عن حلول من اجل تطور سليم وتفطر ناجح لهيئة الجذر.

المواد والأساليب: من أجل تحقيق هذه الأهداف قمنا بدراسة استجابات الشتلات ــ بشكل رئيسي على مستوى نظام الجذر ــ للعوامل الفيزيائية والكيميائية والتركيبية والميكانيكية والميكروبيولوجية للتربة وكذلك نجاح تفطر شتلات الأرز الأطلسي الصغيرة.

النتائج: استجابة للخصائص التركيبية والفيزيوكيميائية لتربة المَأرَزَاتْ، تظهر شتلات الأرز الأطلسي اعتمادًا قويًا على محتوى الكربون العضوي ومحتوى النيتروجين والفوسفور وبالإضافة الى طبيعة البنية الحبيبية للتربة؛ بحيث تحفز طول وعدد الجذور الثانوية في بعض أنواع التربة بينما تسمح للأنواع الاخرى بالسيطرة على نمو الشتلات؛ وبالتالي التأكيد على أهمية الجذور الثانوية والثالثية في تحديد استراتيجيات تطوير بنية الجذر.

تظهر شتلات اثنين من أصول الأرز الأطلسي متطلبات عالية من النيتروجين وتفضيل متباين للأنواع المختلفة منه والذي يتجلى بشكل أساسي في الجذور الثانوية. من ناحية أخرى، فإن الاختلافات في الإبر الجنينية تؤثر على نمو الشتلات واستجابتها لنوع النيتروجين، وبالتالي تكشف عن أشكال مختلفة من التكيف مع التغذية النيتروجينية المرتبطة بالإبر الجنينية وعمر الشتلات.

تؤثر الخصائص الهيدروميكانيكية لوسط الاستزراع بشكل عميق على شكل ووظيفة وتشريح الجذر لشتلات الأرز الأطلسي؛ بحيث ان الحالات القصوى تسبب إما تحفيز مفرطاً لاستطالة الجذر الرئيسي من غير ان يتفرع أو تثبيط كامل لاستطالة هذا الجذر مصحوب بالكثير من الجذور الجانبية القصيرة جداً. على المستوى التشريحي، تكون هذه الاستجابات أكثر وضوحًا على مستوى القشرة، بينما تحدد الحزمة الوعائية استراتيجية النمو التي تتبناها الشتلات استجابة للظروف الهيدروميكانيكية لوسط الاستزراع.

تفاعل الكائنات الدقيقة الأصلية لتربة الأرزية له تأثير حاسم على نمو وتطور شتلات الأرز الأطلسي بحيث يحفز التركيب الميكروبي لبعض أنواع التربة النمو ويقلل من كثافة الجذر، إلا أن تحفيز النشاط الفطري لنفس التربة يظهر تأثيرًا سلبيًا. بشكل عام، يحفز هذا الإثراء عدد الجذور الثلاثية وكثافة الجذر، على حساب الجذر الرئيسي والجذور الثانوية، خاصة في التربة غير المواتية.

سمح القضاء على الكائنات الحية الدقيقة النشطة واستنفاد العناصر الغذائية لستة أصول من التربة الأرزية باحتجاز 15 نوعًا من الفطريات الجذرية الخارجية ــ بما في ذلك نوع من الفطريات الجذرية الخارجُداخلية ــ القادرة على استعمار جذور شتلات الأرز الأطلسي الصغيرة. ومع ذلك، فإن هاته النتائج تؤكد مشكلة بنية الجذر الضعيفة، حتى بعد عملية التفطّر. ومن هنا جاءت الأهمية الحاسمة لهذه المجموعة الجديدة من الفطريات الجذرية التي تم وصفها وتحديدها لأول مرة عند شتلات الأرز الأطلسي خاصة بالنسبة للأعمال الذي تهدف إلى تحسين الحالة الصحية لشتلات الأرز.

الكلمات المفتاحية: الأرز الأطلسي؛ الجذور؛ الكيمياء الفيزيائية للتربة؛ البنية الحبيبية للتربة؛ الميكانيكا المائية. الكائنات الدقيقة؛ الفطريات الجذرية.

The effects of the soil biotic and abiotic properties on the growth and mycorrhization of cedar

Abstract

Background: the Atlas cedar is endemic to North Africa. It represents for Morocco an emblematic essence of great ecological, economic and social interest. The slow growth of its root system poses a serious threat to the re/afforestation and natural regeneration of this species. Although mycorrhization helps cedar seedlings to develop roots under unfavorable conditions. However, our knowledge of the mycorrhization of cedar seedlings is still fragmentary.

Aim: in view of these difficulties encountered by the cedar at the early stages, appears the need to study the interactions between its roots and the biotic and abiotic factors of the soil, as well as the search for solutions for the proper development and mycorrhization of roots.

Material and Methods: to achieve these objectives, we have studied the responses of seedlings, mainly at the level of the root system, to physicochemical, textural, hydromechanical and microbiological factors of the soil as well as the success of the mycorrhization of cedar in the juvenile stages.

Results: in response to the textural and physicochemical characteristics of cedar soils, *Cedrus atlantica* M. seedlings show a strong dependence on the content of organic carbon, nitrogen, phosphorus and the granulometric nature of the soil; so that they stimulate the length and number of secondary roots in some soils while they allow others to predominate in seedling growth; thus underline the importance of secondary and tertiary roots in determining the development strategies of the root architecture.

Seedlings from two provenances of *C. atlantica* M. show a high nitrogen requirement and a different preference towards nitrogen forms which is mainly manifested at secondary roots. On the other hand, variations in the cotyledons affect the growth and the response of the seedlings to the nitrogen form and thus reveal different forms of adaptation to nitrogen nutrition which are linked to the cotyledons and to the age of seedlings.

The hydromechanical properties of the culture medium profoundly affect the morphology, physiology and root anatomy of *C. atlantica* M. seedlings; so, in the extreme cases produce either an over-stimulation of unbranched main root elongation or a complete inhibition of the elongation of this root with a lot of reduced lateral roots. At the anatomical level, these responses are more apparent at the level of the cortex, whereas the vascular bundle determines the growth strategy adopted by the seedling in response to the hydromechanical conditions of the culture medium.

The interaction of the native microflora of the cedar forest has a determining effect on the growth and development of *C. atlantica* M. seedlings. So that the microbial composition of some soil stimulates growth and decreases the root density, yet the stimulation of fungal activity of this same soil shows a negative effect. Generally, this enrichment stimulates the number of tertiary roots and the root density, to the detriment of the main root and secondary roots, especially in unfavorable soils.

The elimination of active microorganisms and the nutrient depletion of 6 provenances of cedar soils have allowed the trapping of 15 species of ectomycorrhizal fungi, including an ectendomycorrhizae, capable of colonizing the roots of young *C. atlantica* M. seedlings. However, poor root architecture remains a problem even after mycorrhization. Hence the crucial importance of this new range of mycorrhizal fungi characterized for the first time in *C. atlantica* seedlings, especially for work aimed at improving the health status of cedar seedlings.

Keywords: *Cedrus atlantica* M.; roots; soil physicochemistry; soil texture; hydromechanics; microorganisms; mycorrhizae.

Étude de l'effet des propriétés biotiques et abiotiques du sol sur la croissance et la mycorhization du cèdre

Résumé

Introduction : le cèdre de l'Atlas est une espèce endémique de l'Afrique du Nord. Il représente pour le Maroc une essence emblématique de grand intérêt écologique, économique et sociale. La croissance lente de son système racinaire constitue une menace sérieuse pour le re/boisement et la régénération naturelle de cette espèce. Bien que la mycorhization aide les semis du cèdre à développer des racines dans des conditions défavorables nos connaissances sur la mycorhization des plantules de cèdre sont encore fragmentaires.

Objectifs : compte tenu de ces difficultés rencontrées par le cèdre aux stades précoces, apparaît la nécessité d'étudier les interactions entre les racines et les facteurs biotiques et abiotiques du sol, ainsi la recherche de solutions pour le bon développement et la mycorhization du système racinaire.

Matériel et Méthodes : pour atteindre ces objectifs on a étudié les réponses des plantules, principalement au niveau du système racinaire, aux facteurs physicochimique, textural, hydromécanique et microbiologique du sol ainsi que la réussite de la mycorhization du cèdre aux stades juvénile.

Résultats : en réponse à la texture et la physicochimie des sols de cédraies, les plantules de *Cedrus atlantica* M. montrent une forte dépendance de la teneur en carbone organique, en azote, en phosphore et à la nature granulométrique du sol ; de manière qu'ils stimulent la longueur et le nombre de racines secondaires sur certains sols alors qu'ils permettent d'autres de prédominer au niveau de la croissance des plantules ; soulignent ainsi l'importance des racines secondaires et tertiaires dans la détermination des stratégies de développement de l'architecture racinaire.

Les plantules de deux provenances de *C. atlantica* M. montrent des besoins élevés en azote et une préférence différente vers les formes d'azote qui se manifeste essentiellement au niveau des racines secondaires. D'autre part, les variations au niveau des cotylédons affectent la croissance et la réponse des plantules à la forme d'azote et révèlent ainsi différentes formes d'adaptation vis-à-vis de la nutrition azotée liée aux cotylédons et à l'âge des plantules.

Les propriétés hydromécaniques du milieu de culture affectent profondément la morphologie, la physiologie et l'anatomie des racines des plantules de *C. atlantica* M. de sorte que les conditions extrêmes provoquent soit une surstimulation de l'allongement de la racine principale sans ramification ou une forte réduction de l'allongement de cette racine avec beaucoup de racines latérales réduites. A l'échelle anatomique ces réponses sont plus apparentes au niveau du cortex alors que les vaisseaux conducteurs déterminent la stratégie de croissance adoptée par la plantule face aux conditions hydromécaniques du milieu de culture.

Les interactions de la microflore indigène du sol de cédraie présentent un effet déterminant sur la croissance et le développement des plantules de *C. atlantica* M.. De sorte que la composition microbienne de certains sols stimule la croissance des racines et diminue la densité racinaire, pourtant, la stimulation de l'activité fongique de ce même sol montre un effet négatif.

Généralement l'enrichissement du milieu de culture stimule le nombre de racines tertiaires et la densité racinaire, au détriment de la racine principale et des racines secondaires, surtout au niveau des sols défavorables.

L'élimination des microorganismes actifs et l'appauvrissement nutritif de 6 provenances de sol de cédraie ont permis le piégeage de 15 espèces de champignons ectomycorhiziens, dont un ectendomycorhize, capable de coloniser les racines des jeunes plantules de *C. atlantica* M.. Cependant, la faible architecture racinaire reste un problème même après la mycorhization. D'où l'importance cruciale de cette nouvelle gamme de champignons mycorhiziens caractérisés pour la première fois chez les plantules de *C. atlantica* M. surtout pour les travaux visant l'amélioration de l'état sanitaire des plantules du cèdre.

Mots-clés : *Cedrus atlantica* M. ; racines ; physicochimie du sol ; texture du sol ; hydromécanique ; microorganismes ; mycorhizes.

Valorisation scientifique

Les études menées tout au long de ce travail de thèse ont donné lieu aux publications scientifiques suivantes :

Publications relatives à ce travail :

El Amrani, B., Bendriss Amraoui, M., 2020. Biomechanics of Atlas cedar roots in response to the medium hydromechanical characteristics. Scientifica 2020, 1–15. https://doi.org/10.1155/2020/7538698

El Amrani, B., Bendriss Amraoui, M., 2018. Effects of some properties of cedar forest soils on secondary roots of *Cedrus atlantica* Manetti. J. For. Sci. 64, 506–513. https://doi.org/10.17221/69/2018-JFS

Communications relatives à ce travail :

EL AMRANI B. et BENDRISS AMRAOUI M. (26 Déc 2017). Interaction racine du cèdre-microorganismes. Troisième Forum du pôle de Biotechnologie, FSDM, Fès. Affichée

EL AMRANI B. et BENDRISS AMRAOUI M. (25 Déc 2017). Etude de l'architecture racinaire du cèdre de l'Atlas en réponse à l'aspect physique du substrat. 1ère Journée Scientifique dédiée aux doctorant (e)s sous le thème « Biotechnologie, Ecologie et Valorisation des Phyto-ressources » FSDM, Fès. Affichée

EL AMRANI B. et BENDRISS AMRAOUI M. (25 Déc 2017). Etude de l'effet du pH sur la croissance des plantes de *Cedrus atlantica* M. 1ère Journée Scientifique dédiée aux doctorant (e)s sous le thème « Biotechnologie, Ecologie et Valorisation des Phyto-ressources » FSDM, Fès. Orale

EL AMRANI B. et BENDRISS AMRAOUI M. (23 Nov 2016). Mis en évidence des mécanismes de régulation de l'architecture racinaire du cèdre. Journée nationale, impact des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes. FST, Fès. Orale

EL AMRANI B. et BENDRISS AMRAOUI M. (2-3 Nov 2016). Etude de l'influence des isolats fongiques sur la croissance de *Cedrus atlantica* Manetti. Colloque international, les changements climatiques : quelles stratégies pour un développement durable ? FSDM, Fès. Affichée

EL AMRANI B. et BENDRISS AMRAOUI M. (19 Déc 2015). Influence de la concentration en azote sur la croissance de *Cedrus atlantica* M. 22ème Colloque international des bassins sédimentaires. FSDM, Fès. Orale

EL AMRANI B. et BENDRISS AMRAOUI M. (22-24 Oct 2015). Influence des composantes du sol sur la croissance du cèdre de l'Atlas. Congrès International, biotechnologie au service de la société. FST, Fès. Affichée

EL BAKKALI N., LYAMOUDI A., EL AMRANI B., SENGHOR C., ZAOURI S. et BENDRISS AMRAOUI M. (23 Nov 2016). Variation Géo-climatique du métabolisme du carbone du cèdre. Journée nationale, impact des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes. FST, Fès. Affichée

SENGHOR C., EL AMRANI B. et BENDRISS AMRAOUI M. (23 Nov 2016). Impact de la sècheresse sur la physiologie des stomates chez *Cedrus atlantica* M. Journée nationale, impact des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes. FST, Fès. Orale

SENGHOR C., EL AMRANI B. et BENDRISS AMRAOUI M. (2-3 Nov 2016). Effet de certains facteurs sur la régulation stomatique du cèdre de l'Atlas. Colloque international, les changements climatiques : quelles stratégies pour un développement durable ? FSDM, Fès. Affichée

SENGHOR C., EL AMRANI B. et BENDRISS AMRAOUI M. (2-3 Nov 2016). Variation des caractères morphologiques dans des populations naturelles de cèdre de l'Atlas au Maroc. Colloque international, les changements climatiques : quelles stratégies pour un développement durable ? FSDM, Fès. Affichée

Table des matières

Introduction générale 20
Ch I. Synthèse bibliographique 22
1. Présentation du cèdre de l'Atlas 22
1.1. Taxonomie 22
1.2. Caractéristiques botaniques 23
1.3. Cèdre de l'ancien monde 23
1.4. Populations 23
1.5. Écologie et habitat 24
1.6. Répartition géographique et étendue 24
1.7. En dehors des natives populations 25
1.8. Importance 25
1.9. Ecotypes 26
1.10. Déclin 27
1.11. Limites 27
2. Développement racinaire 28
2.1. Développement de la racine primaire 28
2.2. Développement des racines latérales 29
3. Architecture racinaire 33
3.1. Définition 33
3.2. Composition 34
3.3. Obstacles 35
3.4. Aspect génétique 35
3.5. Nutrition 36
3.6. Plasticité face aux propriétés édaphiques 37
3.7. Ancrage 38
3.8. Racines courtes 38
3.9. Conclusion 39
4. Microorganismes du sol 40
4.1. Microbiote rhizosphérique 40
4.2. Facteurs affectant les microorganismes du sol 41
4.2.1. Dynamique et interactions 41
4.2.2. Boisement 42

4.2.3. Espèce végétale 42
4.2.4. Litière 43
4.2.5. Métabolites secondaires 43
4.2.6. Cycle biogéochimique 44
4.2.7. pH du sol 44
4.2.8. Climat 44
4.2.9. Propriétés physiques du sol et la profondeur 45
4.3. Effets des communautés microbiennes du sol sur les plantes 45
4.3.1. Les effets positifs 45
4.3.2. Les effets négatifs 46
4.4. Les ectomycorhizes 46
4.4.1. Importance 46
4.4.2. Signalisation fongique 47
4.4.3. Identification 48
4.4.4. Les préférences vis-à-vis de la plante hôte 49
4.4.5. Champignons ectomycorhiziens de *cedrus atlantica* M. 49
4.4.6. Les facteurs influençant l'ectomycorhize 54
4.4.7. Le microenvironnement 54
4.4.8. Les bactéries 54
4.4.9. Le génotype de la plante hôte 55
4.4.10. Production 55
5. L'impédance mécanique 55
5.1. Présentation 55
5.2. Effets de l'impédance mécanique sur la qualité du sol 56
5.3. La réponse des plantes à la contrainte mécanique 56
5.3.1. Limitation 56
5.3.2. Réponses morphologiques 57
5.3.3. Réponses anatomiques 58
5.3.4. Réponses métaboliques et hormonales 59
6. Caractéristiques physicochimiques du sol 59
6.1. L'azote 59
6.2. Le phosphore 60
6.3. La matière organique du sol 61

6.4. Le pH du sol 62
7. Conclusion 63
8. Objectifs généraux de la thèse 64
Ch II. Matériel et méthodes 66
1. Prospection et choix des sites d'études 66
2. Caractéristiques générales des sites d'études 66
2.1. Le parc naturel d'Ifrane 66
2.2. Le parc naturel d'Azrou 66
2.3. Le parc naturel de Tazekka 67
3. Récolte et germination des graines 67
4. Conditions et supports de culture 67
5. Caractérisation des propriétés du sol 68
6. Paramètres de croissance et de mycorhization 68
7. Analyses statistiques 69
8. Outils informatiques 69
Ch III. Effets de certaines propriétés des sols de cédraies sur les racines secondaires de *Cedrus atlantica* Manetti 71
1. Introduction 71
2. Matériel et méthodes 72
2.1. Caractéristiques des sols 72
2.2. Conditions de croissance des plantules 73
2.3. Analyses statistiques 73
3. Résultats 73
3.1. Caractéristiques texturales des sols de cédraies 73
3.2. Caractéristiques chimiques des sols de cédraies 74
3.3. Croissance du jeune cèdre sur différents sols 74
4. Discussion 76
4.1. Effet des caractéristiques texturales sur l'architecture racinaire 76
4.2. Effets des caractéristiques physicochimiques du sol sur l'architecture racinaire 78
Ch IV. Effet de la concentration d'azote et des cotylédons sur la préférence de la forme azotée chez les plantules de *Cedrus atlantica* M 82
1. Introduction 82
2. Matériel et méthodes 83
2.1. Échantillonnage des graines 83

2.2. Conditions de croissance des plantules 84
2.3. Analyses statistiques 84
3. Résultats 85
3.1. Expérience 1 85
3.2. Expérience 2 89
4. Discussion 91
5. Conclusion 94
Ch V. Réponses de la biomécanique des racines de *Cedrus atlantica* M. aux caractéristiques hydromécaniques du milieu 96
1. Introduction 96
2. Matériel et méthodes 97
2.1. Conditions de croissance des plantules 97
2.2. Caractéristiques des milieux de culture 98
2.3. Mesures de la croissance 98
2.4. Analyses statistiques 99
3. Résultats 99
3.1. Croissance des plantules 99
3.2. Statut hydrologique des plantules 100
3.3. Architecture racinaire des plantules 100
3.4. Caractéristiques anatomiques des racines 101
3.5. Vaisseaux du cylindre central racinaire 102
4. Discussion 103
5. Conclusion 108
Ch VI. Les communautés microbiennes du sol affectent la croissance et le développement des plantules de *Cedrus atlantica* M. 111
1. Introduction 111
2. Matériel et méthodes 112
2.1. Caractéristiques du sol 112
2.2. Caractérisations microbiologiques des sols 112
2.3. Traitements des graines et du sol 113
2.4. Conditions de croissance des plantules 113
2.5. Analyses statistiques 113
.3 Résultats 113
3.1. Croissance des plantules du cèdre 113

3.2. Dynamique des populations microbiennes du sol 114
3.3. Corrélations entre SMC et la croissance des plantules 115
3.4. Réponse des plantules à l'enrichissement du sol 115
4. Discussion 116
Ch VII. Caractérisation morphologique, anatomique et chimique des mycorhizes de *Cedrus atlantica* M. 120
1. Introduction 120
2. Matériel et méthodes 121
2.1. Récolte et germination des graines 121
2.2. Caractérisation et préparation des sols 123
2.3. Conditions de croissance des plantules 124
2.4. Échantillonnage, caractérisation et identification des ectomycorhizes 124
2.5. Estimation de la croissance et la mycorhization 124
2.6. Analyses statistiques 125
3. Résultats 125
3.1. Architecture des racines 125
3.2. Caractérisation morphologique, morpho-anatomique et chimique des mycorhizes.. 126
3.2.1. Les mycorhizes du sol d'Ait Harouk 126
3.2.2. Les mycorhizes du sol d'Arz Gouraud 129
3.2.3. Les mycorhizes du sol de Moudemame 130
3.2.4. Les mycorhizes du sol de Ras El Ma 133
3.2.5. Les mycorhizes du sol de Boutifki 136
3.2.6. Les mycorhizes du sol de Zerouka 137
3.3. Caractéristiques architecturales et mycorhiziennes des symbioses 139
4. Discussion 140
5. Conclusion 144
Ch VIII. Discussion générale 146
1. Effets des caractéristiques physicochimiques du sol sur l'architecture racinaire des plantules du cèdre de l'Atlas 146
2. Variabilité génotypique des plantules du cèdre de l'Atlas en réponse à l'azote 147
3. Architecture racinaire des plantules du cèdre de l'Atlas en réponse aux caractéristiques texturales du sol 147
4. Développement de l'architecture racinaire en réponse aux propriétés hydromécaniques du sol 148

5. L'architecture racinaire en réponse à l'activité microbienne du sol 149
6. La mycorhization des plantules du cèdre 150
7. Conclusion et perspectives 151
Bibliographies 153
Annexe 181

Liste des figures

Figure 1. Aire de répartition naturelle de *C. atlantica*. Les cédraies du (1) Rif, (2) Tazekka, (3) Moyen Atlas Oriental, (4) Moyen Atlas central, (5) Haut Atlas oriental, (6) Atlas tellien, (7) Atlas saharien. 25
Figure 2. Développement d'une racine latérale. (a) Cellules du péricycle, (b) Site du priming oscillant, (c) Formation du site du pré-branchement, (d) Établissement de l'identité de la cellule fondatrice, (e) Initiation, (f) Développement du primordium, (g) Émergence, (h) Maturation, (i) Zone méristématique, (j) Zone d'élongation, (k) Zone de différenciation, (L) Direction du développement temporel. 33
Figure 3. Aspect général de l'effet de la compaction du sol sur le développement de l'architecture racinaire entre une espèce sensible et tolérante (Correa et al., 2019). 38
Figure 4. Illustration générale des interactions entre les facteurs Biotique et abiotique sur la croissance et le développement de la plante (Ali et al., 2017). 40
Figure 5. Schématisation des interactions entre les racines et les communautés microbiennes du sol. 41
Figure 6. Coupe transversale et schéma d'une racine du cèdre colonisés par un champignon ectomycorhizien. (a) réseau de Hartig, (b) Cellule végétale, (c) manteau fongique, (d) Hyphes extra-radiculaires. 47
Figure 7. L'arbre phylogénétique des différentes groupes fongiques mycorhiziennes de *cedrus atlantica* M.. AG : Groupe artificiel ; C : Classe ; F : Famille ; O : Ordre ; S : Série ; SC : Sous-Classe ; SS : Sous-Série (Buscot and Herrmann, 2004). 54
Figure 8. Jeunes plantules de *Cedrus atlantica* cultivés dans des pots de 07 × 07 × 25 cm sous les conditions de la chambre de culture. 68
Figure 9. Moyenne de la longueur cumulée (a) de la racine principale (R1), des racines secondaires (R2) et des racines tertiaires (R3), et le nombre (b) de R2 et R3 cultivés sur des sols de cédraies pendant 4 et 8 mois. Les lettres minuscules et majuscules indiquent les différences significatives (P <0,05 test de LSD) au 4ème et au 8ème mois, respectivement. Les acronymes des sols sont ceux indiqués dans le tableau 3. 75
Figure 10. L'architecture racinaire des plantules du cèdre cultivées sur cinq sols de cédraies pendant 4 mois (la barre d'échelle correspond à 10 cm) : Zerouka (a), Tioumlilin (b), Moudemame (c), Saheb (d), Tazekka (e). 76
Figure 11. Densité des racines secondaires (R2) et tertiaires (R3) de *Cedrus atlantica* Manetti cultivé sur des sols de cédraies pendant 4 (a) et 8 (b) mois, R1 : racine principale ; les lettres minuscules et majuscules indiquent des différences significatives (P <0,05 test de LSD) de la densité racinaire secondaire et tertiaire, respectivement. Les acronymes des médiums sont ceux indiqués dans le tableau 3. 76
Figure 12. Forme des racines des plantules du cèdre cultivées sur des sols de cédraies de Zerouka (a), Tioumlilin (b), Moudemame (c), Saheb (d), Tazekka (e) et pendant 4 mois. 77
Figure 13. La masse de matière sèche (MMS) des plantules entières cultivées sur des sols de cédraies pendant 4 et 8 mois respectivement. Les lettres minuscules et majuscules indiquent des différences significatives (P <0,05 test de LSD) aux 4ème et 8ème mois, respectivement. Les acronymes des sols sont ceux indiqués dans le tableau 3. 78

Figure 14. Moyennes de la masse de matière sèche (MMS) des racines secondaires (R2) de *Cedrus atlantica* M. des deux provenances Arz Gouraud (Grd) et Moudemame (Mdm), en réponse à la variation de la forme d'azote. Les lettres et les astérisques indiquent des différences significatives (*P* <0,05 test LSD) entre les formes azotées et les provenances, respectivement. 87
Figure 15. Production de racines secondaires (R2) au stade 210 jours des deux provenances de *Cedrus atlantica*, Arz Gouraud (Grd) et Moudemame (Mdm), en réponse à la variation de la forme d'azote. Les lettres minuscules et majuscules indiquent les différences significatives (*P* <0,05 test LSD) entre la nutrition nitrique et ammoniacale au niveau d'Arz Gouraud et Moudemame, respectivement ; les astérisques indiquent des différences significatives entre Arz Gouraud et Moudemame. 87
Figure 16. Photo prise sous une loupe binoculaire (SZX10) montrant un embryon de *Cedrus atlantica* M. 89
Figure 17. Moyennes de la masse de matière sèche (MMS) des plantules et des organes en réponse au nombre de cotylédons (C). N : aiguilles, S : tige, R1 : racine principale, R2 : racines secondaires et R3 : racines tertiaires. Les valeurs à la base des histogrammes indiquent la masse de matière sèche moyenne des plantules. Les lettres indiquent les différences significatives (*P* <0,05 test LSD). 90
Figure 18. Moyennes de la masse de matière sèche (MMS) des plantules de deux provenances du cèdre en réponse à la forme azotée au stade 420 jours. Sd : plantules, R2 : racines secondaires, P1 : Arz Gouraud, P2 : Moudemame. Les lettres indiquent les différences significatives (*P* <0,05 test LSD). 93
Figure 19. Moyennes de la masse de matière sèche (MMS) des plantules du cèdre en réponse aux différents milieux de culture. N : aiguilles, S : tige, PR : racine principale, LR : racines latérales. Les valeurs à la base des histogrammes indiquent la masse de matière sèche moyenne des plantules. Les lettres indiquent des différences significatives (*P* <0,05 test LSD). Les acronymes des milieux de culture sont ceux indiqués dans le tableau 14. 100
Figure 20. Architecture racinaire de *Cedrus atlantica* Manetti en réponse à la variation de la contrainte hydromécanique du substrat. (a) : nombre de racines latérales (NLR) et de racines courtes (NSR) ; longueur de la racine principale (LPR) et des racines latérales (LLR). (b) : densité racinaire. Les lettres indiquent des différences significatives (*P* <0,05 test LSD). Les acronymes des milieux de culture sont ceux indiqués dans le tableau 14. 101
Figure 21. L'architecture du système racinaire des plantules du cèdre sur les cinq milieux de culture avec différentes contraintes hydromécaniques ; a : hydroponie, b : vermiculite, c : sciure rouge, d : vermiculite-gravier, e : sable. La barre d'échelle correspond à 5 cm. 101
Figure 22. Caractéristiques du phloème et du xylème de la racine principale du cèdre. Les lettres indiquent les différences significatives (*P* <0,05 test LSD). Les acronymes des milieux de culture sont ceux indiqués dans le tableau 14. 102
Figure 23. Coupe transversale de la racine principale chez une plantule du cèdre cultivée sur un milieu hydroponique. La barre d'échelle correspond à 100 µm. 106
Figure 24. (a): masse de matière sèche (MMS), (b): moyenne du nombre total (Nb), de la longueur (Lg, cm) et de la densité racinaire (Ds) des plantules cultivées sur les cinq sols de cédraies. N: aiguilles, S: tige, R1: racine principale, R2: racines secondaires et R3: racines tertiaires. Les valeurs à la base des histogrammes indiquent la masse de matière sèche moyenne

des plantules. Les lettres minuscules et majuscules indiquent les différences significatives (*P* <0,05 test LSD). Les acronymes des localités sont ceux indiqués dans le tableau 20. 114
Figure 25. L'abondance de groupes microbiens fonctionnels dans les cinq sols forestiers. (a) : microflore totale viable, (b) : champignons filamenteux, (c) : levures, (d) : actinomycètes. Les lettres minuscules indiquent des différences significatives (*P* <0,05 test LSD). Les acronymes des localités sont ceux indiqués dans le tableau 20. 115
Figure 26. (a) : moyenne de la masse de matière sèche (MMS), (b) : moyennes de la longueur, du nombre et de la densité racinaire totale des plantules cultivées sur des sols de cédraies traités avec une solution de MMN. C : témoin, -1 : 1 mois avant le semis, +2 : 2 mois après le semis. N : aiguilles, S : tige, R1 : racine principale, R2 : racines secondaires, R3 : racines tertiaires, Nb : nombre de racines, Lg : longueur racinaire et Ds : densité totale des racines. L'astérisque indique des différences significatives par rapport au contrôle (*P* <0,05 test LSD). Les acronymes des localités sont ceux indiqués dans le tableau 20. 116
Figure 27. Carte de la répartition géographique des provenances des sols. Les acronymes des sols sont ceux indiqués dans le tableau 22. 122
Figure 28. Architecture racinaire des plantules de *Cedrus atlantica* Manetti cultivées sur des sols de cédraies (a) : la longueur de la racine principale (L.RP) et des racines latérales (L.LR). (b) : nombre de racines latérales (N.LR) et de racines courtes (N.SR) ; densité racinaire (RD). Les lettres indiquent les différences significatives (*P* <0,05 test LSD). Les acronymes des sols sont ceux indiqués dans le tableau 22. 125
Figure 29. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 1* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 126
Figure 30. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 2* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 127
Figure 31. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 3* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 128
Figure 32. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 4* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 129
Figure 33. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 6* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 130
Figure 34. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 7* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 131
Figure 35. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 8* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 132
Figure 36. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 9* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 133
Figure 37. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 10s* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 134
Figure 38. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 11* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 135
Figure 39. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 12* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 136
Figure 40. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 13* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois. 137

Figure 41. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 14* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois 138
Figure 42. Résultat d'une carte d'analyse de correspondance multiple. Seuls les deux premiers axes d'ordination ont été retenus. F.sand : sable-fin, %PMc : taux de mycorhization, %Mc : la capacité d'infection, Seed : présence de jeunes plantules (< 2ans) sur le site d'origine, R.loam : limon-grossier, L.LR : longueur cumulative des racines latérales, N.Mc : nombre de pointes mycorhizées, N.LR : nombre de racines latérales, N.SR : nombre de racines courtes, RD : la densité racinaire, %SR : taux de racines courte, R.sand : sable-grossier, [N] : teneur en azote, F.loamclay : limon-fin-argile, [P] : teneur en phosphore, $\%C_{org}$: teneur en carbone organique, Mc.Sp : l'espèce du champignon mycorhizien, F.nature : la nature de la formation forestière. 140

Liste des tableaux

Tableau 1. Classification du genre Cedrus. 22
Tableau 2. Inventaire des champignons ectomycorhiziens récoltés sous *cedrus atlantica* M.49
Tableau 3. Les coordonnées géographiques et climatiques des provenances de sols. 73
Tableau 4. Pourcentages des caractéristiques granulométriques des sols de cédraies. 74
Tableau 5. Caractéristiques chimiques des sols de cédraies utilisés. 74
Tableau 6. Coefficients de corrélation de Pearson entre les caractéristiques chimiques du sol et la croissance des organes du cèdre âgés de 4 et 8 mois avec un risque d'erreur de 5%. 79
Tableau 7. Caractéristiques de la rhizosphère et coordonnées géographiques de la plante-mère des deux provenances. 84
Tableau 8. Moyennes de la masse de matière sèche (mg) de deux provenances du cèdre en réponse à la forme et à la concentration en azote pendant 210 jours. 85
Tableau 9. Variation de la masse de matière sèche des racines et de la partie aérienne des plantules des deux provenances en réponse à la forme d'azote. 86
Tableau 10. Description statistique de la masse de matière sèche (mg) des organes des deux provenances en alimentation ammoniacale ou nitrique élevée (5 mM) au stade 120 jours. 88
Tableau 11. Description statistique des caractéristiques physiologiques et morpho-anatomiques des graines des deux provenances. 89
Tableau 12. Coefficients de corrélation de Pearson entre la masse de matière sèche des cotylédons et celle des plantules et ces organes pendant 210 jours de croissance. 90
Tableau 13. Coefficients de corrélation de Pearson pendant 210 jours entre (i) la différence de la masse de matière sèche des cotylédons sur NH_4^+ et NO_3^-, et (ii) la différence de croissance des plantules sur NH_4^+ et NO_3^-. 91
Tableau 14. Caractéristiques mécaniques et hydrauliques des milieux de culture. 98
Tableau 15. Teneur en eau au niveau des organes des plantules du cèdre. 100
Tableau 16. Dimensions des structures anatomiques racinaires. 102
Tableau 17. Taux de pénétration racinaire des plantules du cèdre sur les différents milieux de culture. 103
Tableau 18. Coefficients de corrélation de Pearson entre les caractéristiques hydromécaniques du sol et la largeur des tissus racinaires avec un risque d'erreur de 5%. 105
Tableau 19. Coefficients de corrélation de Pearson entre les caractéristiques hydromécaniques du sol, et la croissance et l'architecture racinaire des plantules à un risque d'erreur de 5%. 108
Tableau 20. Coordonnées géographiques et climatiques des provenances du sol. 112
Tableau 21. Coefficients de corrélation de Pearson entre les groupes microbiens fonctionnels du sol et les paramètres de croissance avec un risque d'erreur de 5%. 115
Tableau 22. Les coordonnées géographiques et les conditions climatiques annuelles des provenances de sol entre 2014 et 2019 (Climate-Data.org). 122
Tableau 23. Caractéristiques des sites, et les caractéristiques granulométriques et chimiques des sols de cédraies utilisés. 123
Tableau 24. Distribution des morphotypes développés sur les différents sols, les caractéristiques architecturales et mycorhiziennes des plantules. 139
Tableau 25. Coefficients de corrélation de Pearson entre les paramètres de l'architecture racinaire et mycorhiziens, et les constituants texturaux du sol. 142

Introduction générale

Les écosystèmes forestiers sont des hotspots très dynamique qui rassemblent différents groupes d'organismes vivants « plantes, animaux et microorganismes » en permanente harmonie avec une dominance quasi-totale des arbres qui contrôlent la nature, la qualité et la quantité des interactions entre ses composants biotiques et également avec les composants abiotiques.

Les systèmes forestiers sont l'origine des services écosystémiques les plus importants dans les domaines économique, écologique et social. D'après la FAO (2015) 3 milliards de m^3 de bois sont récoltés chaque année dans le monde et la demande devrait au moins être doubler d'ici 2050. Cette situation alarmante pour la durabilité des écosystèmes forestiers et les équilibres globaux qu'ils maintiennent par leur présence rend la nécessité du renforcement de la régénération par un re/boisement de plus en plus vitale. Cependant, avec les changements climatiques et les pertes continues des sols forestiers au dépend des cultures maraichères et à cause de l'érosion la situation s'aggrave et le renouvellement des écosystèmes forestiers devient limité.

Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) représente pour le Maroc l'essence forestière la plus importante vue la qualité du bois et la nature des équilibres écologiques qu'il maintient en termes de diversité ainsi que les valeurs spirituelles qu'il présente. Malheureusement la régénération des cédraies est plus vénérable que les autres formations forestières à cause de la faiblesse des plantules pendant les premiers stades de développement. D'ailleurs, les travaux précédents sur la régénération naturelle de la cédraie se mettent tous en accord sur les difficultés de maintien des plantules pendant les premières années de développement ; d'où l'indispensabilité de la mycorhization pour le maintien durable des jeunes plantules dans les différentes conditions environnementales. Cependant la mycorhization du cèdre aux stades juvéniles n'est pas une équation facile à résoudre à cause de plusieurs barrières principalement l'allongement intense de la racine principale et la faible architecture racinaire. Donc, malgré la disponibilité du champignon mycorhizien autour des racines, l'absence des racines courtes (l'endroit de l'association plante-champignon) empêche la formation de la mycorhize. D'autre part, la croissance et le développement de l'architecture racinaire dépendent fortement des conditions physicochimiques et texturales du sol ainsi que de la capacité biomécanique, morphologique et anatomique des racines du cèdre pour s'adapter aux différentes contraintes mécaniques du sol. En condition favorable ces différents paramètres abiotiques contribuent à une architecture racinaire appropriée qui en interaction avec des facteurs biotiques comme les bactéries auxiliaires et les champignons symbiotiques favorise une association mycorhizienne qui repose sur une chrono-séquence propice entre tous ces paramètres et la disponibilité du partenaire fongique. Par conséquent, pour un succès du re/boisement du cèdre, il est impératif d'étudier l'effet de tous ces facteurs sur les racines pour une meilleure maîtrise des conditions favorables de survie du cèdre aux stades juvéniles.

CHAPITRE I
SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

Ch I. Synthèse bibliographique

1. Présentation du cèdre de l'Atlas

1.1. Taxonomie

Le genre Cedrus Mill. (Tableau 1) ne comprend que quatre espèces interfertiles, principalement *C. libani* et *C. atlantica*, avec beaucoup de cultivars ornementaux, donnant fréquemment origine à des hybrides (Brunetti et al., 2001). Dans son aire de répartition naturelle, principalement montagnarde, elle occupe une surface inégale et fragmentée en trois blocs géographiques distincts : l'Afrique du Nord, l'Asie Mineure et l'Himalaya :

- *Cedrus brevifolia* (Hook fils) Henry (cèdre de Chypre) espèces de conifères endémiques aux montagnes de Chypre (Jasińska et al., 2013) dans la forêt de Paphos sur une surface très restreinte (Ducrey et al., 2008). Ces populations sont éparses et divisées en cinq blocs géographiques voisins séparés par des montagnes et des chaînes allant des limites supérieures de la zone méso-méditerranéenne à la zone supra-méditerranéenne (Eliades et al., 2011) à des altitudes comprises entre 900 et 1400 m (Quezel, 1998),
- *Cedrus deodara* (D. Don) G. Don fils (cèdre de l'Himalaya) limité aux montagnes de l'Himalaya et au Népal (Boydak, 2003; Terrab et al., 2006) ; son aire de répartition naturelle s'étend de l'est de l'Afghanistan au nord-ouest du Pakistan et au nord-ouest de l'Inde (Sabatier et al., 2003) entre 1350 et 3500 m d'altitude (Mhirit, 1999),
- *Cedrus libani* A. Rich (cèdre du Liban), survit sous forme de populations résiduelles et très fragmentées en Turquie, en Syrie et au Liban (Khuri et al., 2000) ; Traverse le sud de la Turquie, les montagnes du Taureau occidental, les chaînes du Taureau, de l'Anti-taureau et d'Amanos et les Alpes pontiques, jusqu'au nord de la Turquie près de la mer noire et dans les montagnes de la Syrie et du Liban (Sabatier et al., 2003) à des altitudes comprises entre 1500 et 2000 m (Ducrey et al., 2008),
- *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (cèdre de l'Atlas) endémique des montagnes de l'Atlas en Algérie et au Maroc (Boydak, 2003; Sabatier et al., 2003; Terrab et al., 2006). Cette espèce est décrite à l'origine comme *Pinus atlantica* Endl., puis transférée dans la sous-espèce de *C. libani*. subsp. atlantica (Endl.) Batt. et Trab. et en tant qu'espèce indépendante (Farjon, 2010; Gaussen, 1964; Jasińska et al., 2013).

Tableau 1. Classification du genre Cedrus.

Règne	Embranchement	Classe	Ordre	Famille	Genre
Plantae	Tracheophyta	Pinopsida	Pinales	Pinaceae	Cedrus

Le nom commun de certaines espèces de conifères inclut le nom "cèdre" mais sans aucune relation avec Cedrus Millet. Comme *Chamaecyparis nootkatensis* (cèdre jaune), *Thuja occidentalis* (cèdre blanc de l'Est), *Thuja plicata* (cèdre rouge de l'Ouest), *Juniperus virginiana* (cèdre crayon de Virginie), *Juniperus silicicola* (cèdre rouge du Sud) ou *Cedrela* ssp. (Cèdre d'Amérique centrale) (Hapla et al., 2000).

1.2. Caractéristiques botaniques

Le cèdre de l'Atlas est un arbre à croissance lente qui peut atteindre 50 m de hauteur avec une moyenne entre 25-30 m. Il a des branches très étalées et un tronc dont la base peut atteindre 1,50 m DBH (diamètre à hauteur de poitrine). Sa longévité est importante, il est capable de vivre plusieurs siècles, des spécimens presque millénaires sont signalés au Maroc. Ses feuilles sont persistantes (1/3 automne chaque année), en forme d'aiguilles et disposées en rosettes de 08 à 21 mm de long. les cônes femelles sont verts et bruns à maturité, dressés, d'environ 8 cm de longs et 7,5 cm de diamètres constitués d'écailles disposées en spirale qui se désarticulent à maturité ; les cônes mâles et femelles sont séparés, mais portés par le même spécimen (plante monoïque), les écailles des cônes mâles et femelles portent respectivement 2 sacs polliniques sur leur face inférieure et 2 ovules sur la face supérieure. Les graines sont ovales et plates, de 10–12 mm de long, avec une aile de 2 cm de long, la plantule est de 7 à 11 cotylédons (Brunetti et al., 2001; Demarteau et al., 2007). Le cycle de reproduction s'étend sur 3 ans, en commençant par la floraison et la pollinisation la première année, la fertilisation la deuxième année et la maturation des cônes et la dissémination la troisième année (Till, 1985).

1.3. Cèdre de l'ancien monde

Le genre Cedrus semble avoir été largement, mais de façon discontinue, distribué dans l'Ancien Monde à l'époque pré-quaternaire (Dagher-Kharrat et al., 2007). De plus, sur la base de preuves paléobotaniques, les vrais cèdres semblent avoir été largement, mais également de façon discontinue, distribués dans le Tertiaire supérieur (Bou Dagher-Kharrat et al., 2001). D'autre part, les données, combinées, moléculaires et fossiles indiquent que *C. atlantica* M. a survécu au dernier maximum glaciaire dans au moins trois refuges disjoints toute au long de la côte de la mer Méditerranée, tandis que le Moyen Atlas, aujourd'hui le noyau de l'aire de répartition de l'espèce, a été colonisé relativement récemment (<10 000 ans AP) (Terrab et al., 2008).

1.4. Populations

Des études cytogénétiques ont montré un nombre de chromosomes diploïde de 2n = 2x = 24 dans 11 populations échantillonnées sur les quatre espèces (Bou Dagher-Kharrat et al., 2001). Ces espèces sont caractérisées par un génome relativement grand évalué à 30×10^9 paires de bases (Dagher-Kharrat et al., 2007). De plus, à partir des espèces de ce genre, l'analyse des cpSSR (chloroplaste ADN microsatellite) indique que *C. atlantica* semble maintenir un niveau élevé de diversité génétique avec PD et He de 65,2% et 0,95, respectivement (He: diversité des haplotypes ;% PD: proportion distinguable) (Terrab et al., 2006). D'autre part, les dernières analyses génétiques ont identifié deux grands groupes de populations répartis l'un dans les montagnes du Rif et du Moyen Atlas au Maroc et l'autre à travers les montagnes Algériens du Tell Atlas et Aurès ainsi que le Moyen Atlas (Terrab et al., 2008). Mais ce même auteur a montré à travers l'analyse de l'ANOVA que la majeure partie de la variation de *C. atlantica* se situe au sein des populations (Terrab et al., 2006).

1.5. Écologie et habitat

L'optimum du cèdre de l'Atlas est situé à des altitudes de 1 400 m à 2 000 m, avec des précipitations annuelles de 900 à 1 500 mm par an (Brunetti et al., 2001). Il peut être trouvé dans des peuplements dispersés à des altitudes de 1000 à 2500 m (Terrab et al., 2006) et de 500 à 2000 mm et la température minimale du mois le plus froid se situe entre -1 et -8 °C (Thomas, 2013) avec jusqu'à 6 mois de sécheresse estivale (di Matteo et al., 2012). De plus, le cèdre de l'Atlas est une espèce exigeante en lumière et ne supporte pas trop les hivers froids et longs, avec des sécheresses estivales uniquement lorsque l'année est suffisamment pluvieuse, les précipitations dépassent les 800 mm, (Brunetti et al., 2001) car sa distribution dépend fortement du climat (Navarro-Cerrillo et al., 2013). En revanche, cette espèce a besoin de sols siliceux, alors que les sols carbonatés ne sont tolérés que lorsqu'ils sont profonds et dans des stations suffisamment pluvieuses (Brunetti et al., 2001) ou lorsque les plants sont mycorhizés (Piou, 1979).

1.6. Répartition géographique et étendue

Les forêts du cèdre de l'Atlas sont réparties au Maroc (Rif, Moyen Atlas et Haut Atlas) et en Algérie (Aurès, Belezma, Hodna, Djbel Babor, Djurdjura, Blida et Ouarsenis). La superficie totale d'occupation en Algérie et au Maroc est estimée entre 1300 et 1500 km^2 (Terrab et al., 2008) dont 130 000 ha dans l'Atlas marocain, 15 000 ha dans le Rif et 40 000 ha dans l'Atlas algérien (Linares et al., 2011). Les forêts du cèdre constituent environ 2,8% de la superficie forestière totale du Maroc et 1,3% de la surface forestière totale de l'Algérie (Terrab et al., 2008). Le Moyen Atlas (Nord du Maroc) contient à lui seul environ 80% de la superficie forestière du cèdre de l'Atlas. La zone d'occurrence est de plus de 20 000 km^2 (Thomas, 2013).

Selon Mhirit (1999), *C. atlantica* est maintenant répartie en sept régions géographiques inégales, fragmentées et distinctes, dont cinq dans les montagnes marocaines et deux dans les montagnes algériennes (Figure 1):

- Les cédraies du Rif, d'une superficie d'environ 15 000 ha, le cèdre se développe à partir de 1 500 m sur calcaire et sur les substrats de quartz et de schiste du Ketama ou sur des substrats de grès du Tizirene,
- La cédraie de Tazekka d'une superficie d'environ 850 ha se développe sur des schistes primaires non calcaires,
- Les cédraies du Moyen Atlas central constituent l'ensemble le plus important avec une superficie d'environ 120 000 ha sur calcaire ou substrat dolomitique de Lias et Jurassique. Deux groupes se distinguent par leur structure morphologique et phytoécologique : le groupe du plateau tabulaire du Moyen Atlas au nord et le groupe du Moyen Atlas plissé au sud qui constituait des reliefs plus individualisés,
- Les cédraies de l'Atlas du Moyen-Orient (23 000 ha) sont individualisées en petits îlots dans les massifs de Bou Iblane, Taffert et Tamtroucht au Nord et dans les massifs de Bou Naceur au Sud sur un substrat dolomitique ou marno-calcaire du Toarcien-Aalenian,
- Les cédraies du Haut Atlas oriental (26 000 ha) se développent sur les versants nord de Jbel Ayachi et Jbel Masker sur des marno-schistes calcaires,

- Les cédraies de l'Atlas tellien en Algérie, individualisées en quatre petites îles : le massif du Djurdjura (200 ha), des Babors (1300 ha), d'Ouarsenis (1000 ha) et du Mont Blidéen (1000 ha) sur grès calcaire, schistes et marnes-calcaire,
- Les cédraies de l'Atlas saharien, ensemble le plus important de la forêt du cèdre algériens, constituent des peuplements importants dans les Monts des Aurès et Belezma (17000 ha.) Ainsi que dans les Monts du Hodna (8000 ha) sur les dolomites et les calcaires dolomitiques du jurassique supérieur et du calcaire du crétacé inférieur.

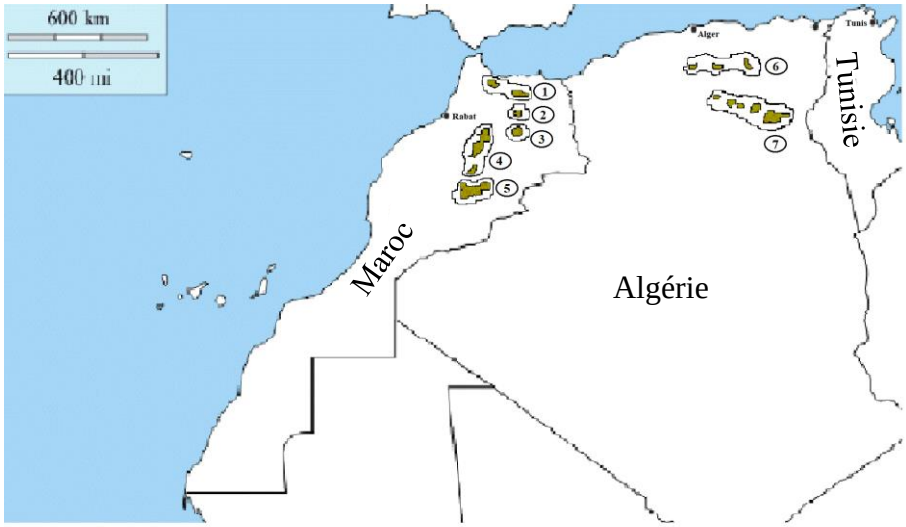


Figure 1. Aire de répartition naturelle de *C. atlantica*. Les cédraies du (1) Rif, (2) Tazekka, (3) Moyen Atlas Oriental, (4) Moyen Atlas central, (5) Haut Atlas oriental, (6) Atlas tellien, (7) Atlas saharien.

1.7. En dehors des natives populations

En Europe, le cèdre de l'Atlas a été introduit au cours de la première moitié du XIXe siècle comme arbre ornemental (Brunetti et al., 2001) et à des fins forestières les plantations mises en place à la fin du XIXe siècle, notamment en France, mais aussi en Espagne, Italie et autres régions du sud de l'Europe (Hapla et al., 2000). Dans les forêts méditerranéennes françaises, les plantations montrent que *Cedrus atlantica* présentent une faible inflammabilité, une capacité de régénération élevée, une plasticité remarquable, une bonne tolérance au stress climatique et une qualité de bois supérieure à celle des pins méditerranéens (Sabatier et al., 2003). *Cedrus atlantica* est de plus en plus introduit en Italie pour le boisement dans les sols marginaux et endommagés, et récemment dans les plantations pour la production de bois et la restauration des paysages (di Matteo et al., 2012). Dans de nombreux pays européens et aux États-Unis, des essais d'introduction sont actuellement en cours afin d'évaluer la possibilité réelle de diffusion (Brunetti et al., 2001).

1.8. Importance

Malgré la petite superficie couverte par les cédraies, le cèdre de l'Atlas est l'espèce la plus importante sur le plan économique, car c'est la principale essence de bois dans les forêts marocaines. Il produit entre 80 000 et 120 000 m^3 de bois par an (Messat, 1994) ou 100 000 tonnes par an (Terrab et al., 2006). Cette production représente près de 90% de la production

totale et couvre près de 15% de la demande nationale dans cette catégorie (Messat, 1994). Convient pour les meubles, les matériaux de construction et après distillation à sec pour la fabrication du goudron. Benabid (2000) a également mentionné que les feuilles (aiguilles) sont utilisées dans les tanneries. Comme tous les bois du genre cedrus, le bois est parfumé (odeur aromatique marquée et persistante), répulsif contre les insectes, les acariens et imputrescible en raison de la teneur en huile essentielle (Terrab et al., 2006). La texture du bois de cèdre est assez forte, la proportion de bois final est plus forte que la largeur des cernes, en plus d'une très faible rétractibilité quand le bois perd de l'eau (El Azzouzi and Keller, 1998). Le parfum et la durabilité remarquable du bois du cèdre étaient déjà connus et ont été intensivement utilisés au cours des siècles par les civilisations anciennes ; Assyriens, Babyloniens, Phéniciens et Égyptiens pour la construction navale, la décoration des temples, la momification, l'embaumement et la production de résine (Bou Dagher-Kharrat et al., 2001; Chaney and Basbous, 1978; Dagher-Kharrat et al., 2007).

1.9. Ecotypes

Les forêts du cèdre de l'Atlas constituent un grand réservoir génétique de la biodiversité caractérisé par un nombre important d'écotypes uniques estimé à mille espèces dont environ 10% d'arbres, 15% d'arbustes et 75% de plantes herbacées annuelles ou pérennes (Demarteau et al., 2007) comprennent *Sorbus aria* Crantz, S. torminalis Garsault, *Acer opalum* subsp. granatensis (Boiss.) Font Quer & Rothm., *Acer monspessulanum* L., *Prunus lusitanica* L., *Prunus* mahaleb L., *Prunus* insititia L., *Betula pendula* subsp. fontqueri (Rothm.) G. Moreno & Peinado, *Lonicera etrusca* G. Santi, *Lonicera* arborea Boiss., *Quercus rotundifolia* Lam., *Juniperus oxycedrus* L., *Ilex aquifolium* L., *Acer opalus* Mill., *Crataegus laciniata* Ucria et *Taxus baccata* (Bentouati, 2008; Terrab et al., 2006). Cependant, Mhirit (1999) classe ces espèces, selon leurs critères floristiques et selon leurs exigences écologiques dans différents groupements de communautés végétales:

- *Abies maroccana-Cedrus atlantica* dans le Rif (Maroc) et *Abies numidica-Cedrus atlantica* dans les Babors (Algérie) avec les principales espèces : *Taxus bacata*, *Ilex aquifolium*, *Quercus mirbekii*, *Acer granatense* et *Acer obtusatum*,
- *Cedrus atlantica* avec *Acer monspessulanum* et *Ilex aquifolium* dans le Rif marocain et le Moyen-Atlas,
- la cédraie mésophile du Moyen Atlas, le Rif et l'Ouarsenis avec domination d'*Argyrocytisus battandieri* et *Ilex aquifolium*,
- la cédraie orophile dans les crêtes calcaires du Rif, du Moyen Atlas oriental et des Aurès avec *Juniperus thurifera*, *Juniperus oxycedrus* et *xérophytes épineux*.

D'autre part, la forêt du cèdre se caractérise également par une faune très diversifiée : 37 mammifères, 142 oiseaux, 33 amphibiens, grande quantité d'invertébrés, trois classes d'insectes comprennent les espèces qui vivent aux dépens du cèdre comme les phyllophages qui se nourrissent des aiguilles et de la sève du cèdre, des xylophages qui attaquent le bois du cèdre et de quelques insectes qui apprécient les cônes et les graines de l'arbre (Demarteau et al., 2007). De plus, plusieurs champignons, lichens et mousses apprécient également l'atmosphère humide des cédraies.

1.10. Déclin

Conformément à Thomas (2013) le déclin au cours des 50 dernières années est suffisant pour classer *Cedrus atlantica* comme espèces menacées d'extinction "Endangered" selon les critères de A2 correspondant à la liste rouge de l'UICN des espèces menacées. En comparaison à la couverture forestière d'origine, le Maroc a perdu 75% de ses cédraies, soit 3300 km^2 entre 1940 et 1982 (Benabid, 1994) ; le Rif a perdu 1000 km^2 de ses hautes forêts entre 1956 et 1971 (Terrab et al., 2006). D'autre part, le suivi de la variation annuelle de six sites au cours de la période 1910-2006 montre que la croissance des sites orientés au nord a diminuée entre les années 1980 et 2006, tandis que la croissance des sites de moyenne altitude a diminué à partir du début du XXe siècle jusqu'aux années 40, est resté stable jusqu'aux années 80, puis a diminué jusqu'en 2006 (Navarro-Cerrillo et al., 2019).

1.11. Limites

Il a bien démontré que *Cedrus atlantica* est une espèce tolérante au déficit hydrique selon la classification de Levitt (Epron, 1997) mais une période de sécheresse sévère limite l'établissement et la croissance des semis (Linares et al., 2013). Des études antérieures sur les cernes ont confirmé que la croissance des plantules du cèdre est très sensible à la sécheresse (Esper et al., 2007; Navarro-Cerrillo et al., 2019). Également, il a été prouvé que la sécheresse affecte dramatiquement la conductivité hydraulique, la vulnérabilité du xylème (Ladjal et al., 2005) et la photosynthèse des plantules (Aussenac and Finkelstein, 1983). De plus, les sécheresses récentes ont entraîné de nouveaux déclins dans de nombreuses parties de son aire de répartition et il est probable qu'elles se poursuivront si le climat régional continue de devenir plus aride (Thomas, 2013) ; surtout que les cédraies méditerranéens connaîtront un changement climatique rapide et sévère dans un avenir proche (Dagher-Kharrat et al., 2007; Hoerling, 2003). Ce qui signifie que la difficulté de la germination des graines et le maintien des jeunes plantules pour traverser la période de chaleur estivale et le froid tardif est au cœur du problème autour duquel gravitent tous les facteurs de l'environnement. De plus, les forêts de cèdres marocains déclinent plus et se rajeunissent moins aujourd'hui (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018). La différence entre l'abondance relative des plantules et l'abondance des adultes confirme que le changement climatique joue un rôle important dans la déconnexion entre le renouvellement et la performance des adultes (Linares et al., 2011; Navarro-Cerrillo et al., 2013). Parce que la régénération de *C. atlantica* devrait être le résultat d'un remplacement, c'est-à-dire un équilibre entre la mortalité et les différentes tranches d'âge : production, viabilité et germination des semences, et émergence et survie des semis (Navarro-Cerrillo et al., 2013). L'étude de ce dernier auteur à démontrer que la densité des jeunes plants dans les forêts de cèdres est inférieure à celle suggérée dans la littérature et qu'à l'heure actuelle, *C. atlantica* ne se régénère pas avec succès dans les sites forestiers du Moyen Atlas. De plus, au fil des siècles, la déforestation du cèdre est couplée à la pression anthropique et au pâturage intensif qui ont réduit de nombreuses grandes forêts de cèdres à des peuplements isolés, contenant parfois très peu d'individus (Dagher-Kharrat et al., 2007; Navarro-Cerrillo et al., 2019). En revanche, les forêts de *C. atlantica* souffrent également des incendies de forêt (Quezel, 1998) et du papillon processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* qui est un défoliateur important des cédraies du sud du Maroc et de l'Algérie (Sbabdji and Kadik, 2011).

2. Développement racinaire

2.1. Développement de la racine primaire

Lors de la germination, la majorité des graines des plantes donne naissance à une structure appelée radicule qui est un primordium pour la future racine primaire. Le développement de la radicule des graines provient d'un méristème racinaire primaire, communément appelé méristème apical racinaire, qui se forme au cours de l'embryogenèse (Grunewald et al., 2007). Le méristème apical racinaire est une structure subapicale qui est recouverte à son apex par des couches de cellules protectrices qui constituent la coiffe racinaire (Jansen et al., 2013). Il est formé de l'hypophyse près de la base de l'embryon globulaire précoce (Bishopp et al., 2011) qui a débuté avec la spéciation d'une seule cellule d'hypophyse qui se divise asymétriquement en une cellule supérieure en forme de lentille qui donne naissance au centre quiescent (CQ) et un groupe de quatre cellules basales plus grandes qui forment les cellules souches de la columelle. Ces deux représentent de la niche de cellules souches (RCS) sont le cœur de la racine primaire en particulier le méristème apical racinaire (Del Bianco et al., 2013). Ainsi, la division cellulaire se produit au niveau du méristème apical racinaire composé d'un petit groupe de cellules qui se divisent lentement (le centre quiescent), les cellules souches environnantes et une population de cellules mitotiquement actives dérivées des cellules souches de la columelle (Street et al., 2015). Sur la face proximale, les cellules voisines du centre quiescent sont les initiales fonctionnelles desquelles les cellules de la racine proprement dite sont directement dérivées (Potocka et al., 2011) ; en fonction de leur position donnent naissance à différents types de tissus : la columelle, le tissu vasculaire, l'épiderme et la coiffe racinaire [qui agit non seulement en lubrifient et protègent la racine, mais perçoivent également des signaux chimiques (Shekhar et al., 2019)]. Cependant, puisque le méristème apical racinaire est le réservoir crucial de toutes les cellules qui constituent la racine primaire tout au long de sa vie, signifie que toute perturbation de son arrangement spatial et / ou de l'entretien fonctionnel finira par affecter le développement et la croissance des racines primaires (Giehl et al., 2014). Au fur et à mesure que la racine se développe, les filles des cellules souches génèrent des cellules qui se divisent plusieurs fois avant d'entrer dans la zone d'allongement rapide sans division (stade d'élongation cellulaire puis de différenciation, Bishopp et al. 2011). Le contact direct des initiales de la columelle avec les cellules du centre quiescent empêche sa différenciation et maintient l'identité des initiales en permettant leur division continue, ce qui suggère que le centre quiescent maintient les cellules initiales dans un état indifférencié ; ainsi, le maintien de ce caractère "souche" des cellules initiales qui définit la croissance indéterminée de la racine principale tout au long de sa vie (Zhang et al., 2015). Le taux de croissance racinaire est déterminé d'une part par la taille du méristème apical racinaire qui est ensuite déterminé par le nombre de cellules en division et leur taux de division et d'autre part par la taille de la zone d'élongation qui pourrait être régulée par des cellules qui s'allongent rapidement pour une durée de temps donné (Beemster and Baskin, 1998). Des divisions supplémentaires sont subies au niveau du méristème proximal, et la différenciation cellulaire est activée au niveau du méristème distal de la zone de transition, puis les cellules atteignent la zone d'élongation / différenciation et arrivent finalement à maturité dans la zone de différenciation (Pacifici et al., 2015). La transition entre les zones méristématiques et d'allongement est délimitée par l'augmentation rapide de la

longueur des cellules épidermiques mais le début de la zone de différenciation est marqué par l'apparition de poils racinaires (Overvoorde et al., 2010). L'équilibre entre la division et la différenciation cellulaire marque une stabilité dynamique qui fixe la taille finale du méristème proximal et assure ainsi la croissance continue des racines (Bishopp et al., 2011). Le méristème apical racinaire n'atteint sa maturité que lorsque le taux de génération de nouvelles cellules (division cellulaire) et la différenciation cellulaire deviennent égaux (Bishopp et al., 2011). Ensuite, la racine primaire embryonnaire montre un fort gravitropisme et croît verticalement vers le bas en suivant la direction de la gravité (Shekhar et al., 2019).

2.2. Développement des racines latérales

Contrairement à la racine principale et aux pousses primaires, qui prennent naissance aux extrémités de l'axe de la plante embryonnaire, les racines latérales ont une origine endogène et sont initiées après le développement de l'embryon -postembryonnaire- (Szymanowska-Pułka, 2013). Mais la pointe de la racine principale agit comme un régulateur négatif de la formation des racines latérales, où l'élimination de la pointe de la racine principale supprime un site majeur du métabolisme de l'auxine, et donc une concentration accrue d'auxine dans la racine restante (Singla and Kaur, 2018). La formation d'une nouvelle racine latérale commence par le processus de préinitiation appelé "priming", qui pré-modèle les cellules du péricycle pour devenir compétent pour la formation de la future racine latérale (Santos Teixeira and ten Tusscher, 2019). Après le priming les processus de formation se déclenchent par l'activation du cycle cellulaire des cellules fondatrices du péricycle suivie par l'établissement du primordium de la racine latérale, l'émergence via l'expansion cellulaire, l'activation du méristème et le maintien de la fonction du méristème (Singla and Kaur, 2018).

La distribution régulière des racines latérales le long de la racine primaire est contrôlée par un mécanisme endogène de type horloge qui génère des oscillations d'auxine dans les cellules du protoxylème dans la zone d'oscillation (Lavenus et al., 2013). Les cellules du péricycle sont plus susceptibles de devenir des cellules fondatrices dans la zone faible en auxine de la racine primaire. Les cellules fondatrices sont spécifiées dans la région caractérisée comme une "fenêtre de développement" (Szymanowska-Pułka, 2013). Le priming des cellules du péricycle pour l'initiation des racines latérales a lieu très tôt, dans la zone d'élongation / différenciation adjacente à la zone de transition, où la réactivité locale d'auxine oscille avec des pics d'expression à un intervalle de temps régulier (Singla and Kaur, 2018). Dans l'apex racinaire, les porteurs d'efflux d'auxine (PIN) transportent l'auxine en suivant une voie "fontaine inverse" dans la région du méristème basal juste au-dessus du méristème apical racinaire. Cependant, ce reflux d'auxine est responsable du priming des cellules fondatrices des racines latérales (Lavenus et al., 2013). Contrairement aux cellules du péricycle normales, les cellules sont arrêtées dans la phase G1 du cycle cellulaire, les cellules du péricycle qui donneront naissance à une racine latérale passent par la phase S et sont arrêtées au G2 (Singla and Kaur, 2018). Lorsque les plantes sont traitées par du NPA (acide n-1-naphtylphtalamique), le cycle cellulaire reste en phase G1, suggérant que l'auxine joue un rôle dans la régulation du cycle cellulaire et donc dans l'initiation des racinaires latérales (Himanen et al., 2002). De plus, l'accumulation de l'AIA (Acide indole-3-acétique), favorisée par le gène AUX1, influence ainsi le taux d'initiation des primordiums des racines latérales (Marchant et al., 2002). Cependant, l'application exogène

d'auxine peut activer le péricycle entier pour former les primordiums des racines latérales, tandis que l'application d'inhibiteurs de transport d'auxine bloque la formation de racines latérales sans perte d'identité du péricycle, indiquant que toutes les cellules à l'intérieur du péricycle conservent la capacité de former des racines latérales mais seulement certaines d'entre elles le faire (Himanen et al., 2002). Le fait que toutes les cellules du pericycle du pôle xylème peuvent former des cellules fondatrices de racines latérales en réponse à des niveaux élevés d'auxine suggère que l'initiation d'une racine latérale est simplement un cas de dépassement d'un seuil de concentration d'auxine (Del Bianco and Kepinski, 2011). Immédiatement après la spécification, ils subissent une activation auxine dépendante pour commencer à se diviser (Szymanowska-Pułka, 2013).

L'initiation, comprenant les événements décrits ci-dessus, est suivie par la formation d'un nouveau méristème accompagné de la mise en place de l'organisation de la racine latérale (Szymanowska-Pułka, 2013). Tous ces événements de développement présentent une régulation du cycle cellulaire, en particulier aux étapes d'initiation, d'établissement du primordium de la racine latérale et d'activation du méristème (Singla and Kaur, 2018). Au stade de l'initiation, les divisions cellulaires donnent naissance à un primordium de racine latéral croissant (Santos Teixeira and ten Tusscher, 2019). Au fur et à mesure que le primordium diffus entame sa croissance et son développement, un gradient dynamique d'auxine avec un maximum aux extrémités des primordiums, médié par un efflux cellulaire nécessitant des protéines PIN asymétriquement localisées, définit les cellules fondatrices de la racine latérale (Benkova et al., 2003). Ce processus forme ainsi un hotspot d'auxine qui est un domaine de signalisation stable avec une concentration d'auxine élevé appelé site du pré-branchement (Santos Teixeira and ten Tusscher, 2019). La formation du site du pré-branchement dépend à la fois de l'auxine synthétisée localement et de l'auxine dérivée de la partie aérienne transportée vers l'apex racinaire à travers le phloème (Lavenus et al., 2013). L'auxine est également requise pour le développement de la racine latérale au-delà du stade 3 à 5 couches cellulaires, au stade post-émergence (Singla and Kaur, 2018), principalement lorsque le primordium de la racine latérale traverse l'endoderme, le cortex et l'épiderme pour se déplacer vers l'extérieur où l'auxine participe à la reprogrammation des cellules adjacentes du nouveau primordium de la racine latérale ce qui facilite son émergence (Péret et al., 2009). Une troisième signalisation d'auxine est impliquée lors de l'organogenèse de la racine latérale par son rôle important dans la canalisation du flux d'auxine vers la pointe du primordium de la racine latérale nouvellement formée (Santos Teixeira and ten Tusscher, 2019). D'autre part, le brassinolide favorise également le développement de la racine latérale, une application exogène de brassinolide peut augmenter l'initiation de la racine latérale, mais cette induction du brassinolide nécessite de l'auxine (Malamy, 2005). De plus, il est supposé que les brassinostéroïdes agissent par l'intermédiaire de l'auxine pour favoriser l'initiation du primordium de la racine latérale par l'augmentation du transport acropetal de l'auxine. Cet effet est confirmé par le fait que l'application du NPA a presque complètement supprimé le brassinolide qui induit l'augmentation du nombre des primordiums de la racine latérale (Bao et al., 2004). Contrairement au rôle promoteur de l'auxine, l'induction de l'éthylène a réprimé le développement des racines latérales (Tian et al., 2009) et les mutants avec des niveaux accrus d'éthylène montrent une inhibition de l'initiation des racines latérales (Ivanchenko et al., 2008;

Prasad et al., 2010). L'acide abscissique (ABA) antagonise également l'effet de l'auxine en induisant l'expression des protéines KRP (kinesin related proteins), bloquant ainsi la transition du cycle cellulaire G1-S (Jansen et al., 2013). De plus, l'ABA peut limiter la prolifération cellulaire en dehors du site d'initiation des racines latérales (De Smet et al., 2006) par l'expression des gènes de la 9-cis-époxycaroténoïde dioxygénase, impliqués dans la biosynthèse de l'ABA, au niveau des cellules du péricycle entourant les sites d'initiation de la racine latérale (Tan et al., 2003). Les plantes déficientes en cytokinines (CKs) (Werner, 2003) ou avec une transduction de signal de cytokinine réduite (Mason et al., 2005) présentent une augmentation plus importante de la formation de racines latérales, tandis que les traitements exogènes de cytokinine inhibent l'initiation et le développement des racines latérales (Kuderová et al., 2008; Rani Debi et al., 2005) ce qui montre l'effet régulateur négatif de la cytokinine sur la formation des racines latérales. L'inhibition de l'initiation des racines latérales par les cytokinines s'effectue en bloquant le cycle des cellules fondatrices du péricycle à la phase de transition G2 vers M, mais joue un rôle positif dans l'allongement des racines latérales grâce à la stimulation de la transition G1 vers S (Li et al., 2006). De plus, comme il a été souligné par Jansen et al. (2013), l'ajout de la cytokinine influence négativement l'expression des gènes *PIN* et induit la dégradation des protéines PIN1, empêchant ainsi la formation d'un maximum d'auxine via un effet sur le transport polaire de l'auxine (Bielach et al., 2012). D'où la nécessité de la diminution de la sensibilité et de la signalisation des cytokinines dans les cellules du péricycle pour démarrer correctement le priming des racines latérales à un stade précoce dans la zone d'élongation-différenciation du méristème proximal (Moreira et al., 2013). Cette diminution se produit par la répression localisée d'un gène rapporteur sensible aux cytokinines puisque les cytokinines régulent les processus précoces impliquant les cellules fondatrices de la racine latérale pour perturber l'initiation de la racine latérale (Bishopp et al., 2011) et supprimer l'induction de la division cellulaire dans le péricycle racinaire (Chandler and Werr, 2015; Werner, 2003). Le rôle des gibbérellines dans la formation des racines latérales n'a pas été étudié en détail, mais il existe des preuves de son implication dans la formation de ces racines. Par exemple, les arbres mutants avec une biosynthèse accrue de gibbérellines ont montré une faible production de racines latérales (Eriksson et al., 2000) et une application de gibbérellines exogènes inhibe la production de racines adventives (Busov et al., 2006), en outre, l'application des inhibiteurs de la biosynthèse des gibbérellines comme le paclobutrazol a accéléré l'initiation des racines latérales (Berova and Zlatev, 2000; Watson, 2004). Les expériences citées ci-dessus peuvent suggérer que les gibbérellines ont un effet antagoniste sur la formation des racines latérales. Le jasmonate est une autre phytohormone qui régule le développement des racines latérales à travers l'interaction avec l'auxine. Il a été signalé que l'application exogène de jasmonate de méthyle (MeJA) favorise la formation de racines latérales à travers une augmentation de l'accumulation locale d'auxine dans le méristème basal par l'activation de l'anthranilate Synthase Alpha Subunit 1 (ASA1) dépendante de la biosynthèse de l'auxine ; le jasmonate affecte également l'auxine par l'atténuation de son transport, donc la distribution locale de l'auxine dans le méristème basal racinaire (Sun et al., 2009).

La dernière étape de la formation de la racine latérale est l'émergence définie comme "un processus continu par lequel le primordium de la racine latérale fait activement son chemin à travers les tissus externes jusqu'à la rhizosphère" (Lavenus et al., 2013). Cependant, comme il

a été souligné par Jansen et al. (2013), l'étude de différentes espèces végétales a donné lieu à l'expansion de plusieurs hypothèses qui expliquent les processus impliqués dans l'émergence des racines latérales telle que la pression mécanique exercée par le primordium de la racine latéral, et les activités enzymatiques au cours de cette phase de développement. L'activation et le maintien de la croissance du méristème de la racine latérale sont liés à sa capacité d'augmenter leur propre synthèse d'auxine ce qui leur permettant d'échapper à la dominance apicale de la racine primaire qui nécessite par la suite un transport polaire d'auxine pour créer un maximum d'auxine à l'extrémité du primordium de la racine latérale (Giehl et al., 2014; Singla and Kaur, 2018). Ce processus nécessite l'activation du remodelage de la paroi cellulaire et des changements de la turgescence par l'intermédiaire de la biosynthèse de l'auxine qui facilite par la suite le processus d'émergence (Lavenus et al., 2013; Péret et al., 2012). À mesure que les tissus végétaux se développent lorsque les parois cellulaires se détendent et se dilatent en réponse à la pression de turgescence cellulaire. Ensuite, l'augmentation de la taille est principalement soutenue par l'absorption de soluté et le maintien du potentiel osmotique des cellules grâce à un approvisionnement suffisant en eau pour maintenir la turgescence (Péret et al., 2012). Le développement du nouveau primordium devient indépendant de la racine primaire une fois qu'il forme environ trois à cinq couches cellulaires et devient lui-même une source d'auxine (Jansen et al., 2013). Cependant, le fait que l'altération du transport de l'auxine acropète, en raison de la mutation du gène MDR1, arrête l'allongement des racines latérales à 50% plus lentement que le type sauvage (Wu et al., 2007), suggère que l'allongement et le développement continue des racines latérales dépendent toujours de l'auxine dérivée de la partie aérienne et de la racine primaire. Cependant, le transport de l'auxine est également impliqué dans l'allongement des racines latérales par le contrôle de la division cellulaire à partir du méristème (Wu et al., 2007). Malgré le fait que les cytokinins inhibent la formation des racines latérales, il a été démontré que les CKs exogènes n'ont aucun effet inhibiteur sur le développement des primordiums des racines latérales initiées et favorisent l'allongement des racines latérales (Li et al., 2006), ce qui suggère l'effet stimulateur de cette hormone sur l'allongement des racines latérales. À l'opposé, l'ABA a un effet négatif sur l'émergence des racines latérales (De Smet et al., 2006), de sort que l'application exogène de l'ABA inhibe l'émergence des primordiums latéraux de la racine parentale avant l'activation du méristème de la racine latéral (Fukaki and Tasaka, 2009). Cette inhibition est réalisée en inhibant l'expression des gènes du cycle cellulaire nécessaire à l'activité du méristème (Singla and Kaur, 2018). L'ABA assure également la médiation de l'équilibre entre la CK et l'auxine, par leur effet sur la distribution et le niveau d'auxine et de cytokinine dans les racines, ce qui inhibe indirectement la formation des racines latérales (Shkolnik-Inbar and Bar-Zvi, 2010). D'autre part, les concentrations élevées en NO_3^- inhibent le développement des racines latérales immédiatement après l'émergence des primordiums de la racine parentale. Cependant, cet effet inhibiteur de NO_3^- est significativement réduit chez plusieurs mutants insensibles à l'ABA et les mutants de synthèse de l'ABA (Fukaki and Tasaka, 2009; Signora et al., 2002) suggérant ainsi que l'ABA est également impliquée dans la formation des racines latérales médiée par les nutriments. Le développement cellulaire continu s'accompagne des changements continus dans la morphologie des primordiums (Szymanowska-Pułka, 2013) jusqu'aux stades de développement ultérieurs où les racines latérales ressemblent aux racines primaires et on pense que la plupart des processus de développement qui régulent la croissance des racines primaires sont également

impliqués dans la croissance des racines latérales (Giehl et al., 2014). Par conséquent, l'organisation cellulaire de l'apex de la racine latéral développé est similaire à celle de l'apex de la racine principal (Szymanowska-Pułka, 2013). Une fois émergées, les divisions dans le méristème de la nouvelle racine latérale doivent être activées et maintenues, afin que la croissance des racines latérales puisse être maintenue (Jansen et al., 2013). Les étapes décrites ci-dessous sont résumées et illustrées dans la figure 2.

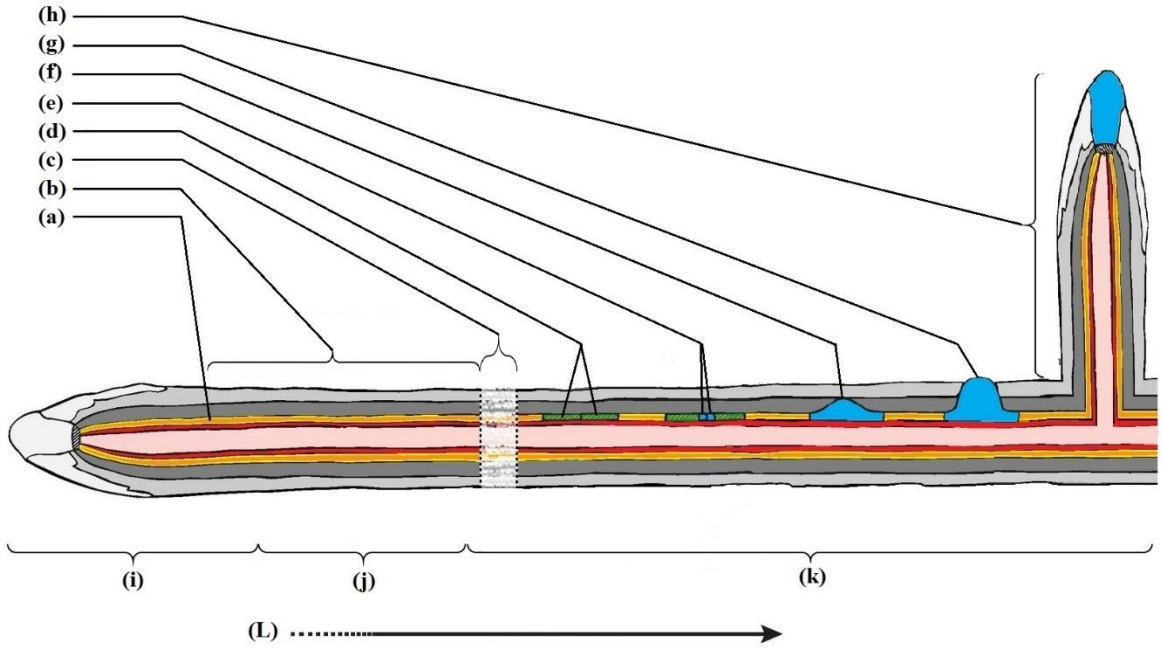


Figure 2. Développement d'une racine latérale. (a) Cellules du péricycle, (b) Site du priming oscillant, (c) Formation du site du pré-branchement, (d) Établissement de l'identité de la cellule fondatrice, (e) Initiation, (f) Développement du primordium, (g) Émergence, (h) Maturation, (i) Zone méristématique, (j) Zone d'élongation, (k) Zone de différenciation, (L) Direction du développement temporel.

3. Architecture racinaire

3.1. Définition

Le système racinaire caché sous la surface du sol, englobe un organe déterminant dans le règne végétal. Il a évolué pour remplir de nombreuses fonctions diverses telles que le soutien, l'absorption d'eau, l'absorption des nutriments, la reproduction végétative, la biosynthèse hormonale, le stockage des photo-assimilats et l'établissement de relations symbiotiques avec les micro-organismes (Singla and Kaur, 2018). Ces systèmes racinaires ont une architecture bien définie qui est généralement décrite comme un ensemble de classes racinaires différant par leur origine de croissance et des caractéristiques conservées telles que la fréquence de ramification, l'angle de croissance, le diamètre et la longueur (Postma et al., 2014; Zobel and Waisel, 2010). De plus, l'architecture racinaire joue un rôle important dans le maintien des jeunes plants pour assumer la régénération de l'espèce (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018). Récemment, l'étude de la plasticité phénotypique des racines en réponse à des facteurs environnementaux sous-optimaux a reçu une attention renouvelée en tant que voie vers une productivité accrue en particulier pour les sols à faible fertilité (Postma et al., 2014).

3.2. Composition

Malgré leur apparence relativement simple, les racines sont des organes incroyablement complexes et hautement adaptés à des environnements différents. Le système racinaire est composé de racines embryonnaires (racine primaire) et de racines post-embryonnaires (racines latérales, Shahzad and Amtmann 2017). Par conséquent, la plasticité racinaire est définie comme l'architecture globale du système racinaire et la capacité d'adapter cette architecture en réponse aux conditions environnementales (Santos Teixeira and ten Tusscher, 2019). La plasticité du système racinaire dépend principalement des racines post-embryonnaires (Shekhar et al., 2019) résultent de la formation continue de nouvelles racines supplémentaires (Santos Teixeira and ten Tusscher, 2019). De plus, le développement de l'architecture racinaire est coordonné par de subtiles différences spatiales dans les concentrations des phytohormones ; de sort que les événements allant de la formation d'une racine lors de l'embryogenèse à la détermination du réseau de racines latérales sont contrôlés par les interactions entre ces hormones (voir le développement des racines primaires et latérales). Nous assistons à une période de découvertes au cours de laquelle nous commençons à comprendre comment ces voies hormonales communiquent pour réguler la formation des racines (Bishopp et al., 2011). De plus, les phytohormones sont également des molécules de signalisation importante qui assurent la médiation des réponses de l'architecture des systèmes racinaires à la fois pour détecter et pour répondre aux stimuli environnementaux (Smith and De Smet, 2012). Curieusement, les réseaux de signalisation, régulés par les hormones végétales, spécifiques aux tissus ou aux cellules sont essentiels pour la croissance et le développement racinaires (Ding and De Smet, 2013). Par exemple, la signalisation de l'acide brassinostéroïde et l'acide gibbérellique, respectivement dans l'épiderme et l'endoderme, ont sauvé la croissance des racines en rétablissant la taille du méristème racinaire (Ubeda-Tomás et al., 2012). Une signalisation d'ABA localisée peut servir de médiateur à la plasticité de la croissance des racines (Ding and De Smet, 2013). Ce qui suggère que le développement du système racinaire est un processus dynamique spatio-temporel dans le cycle de vie des plantes ; dont la perception et l'intégration des différentes voies de signalisation, prescrites par la communication hormonale, déterminent le degré de complexité métabolique et la réaction des plantes au milieu de vie changeant (Liu et al., 2014). Cependant, la façon dont les stimuli environnementaux sont traduits en signalisation spécifique aux tissus ou aux cellules, à travers l'action sur la dynamique de la croissance racinaire déclenchée par les phytohormones, n'est pas entièrement comprise (Ding and De Smet, 2013). Des preuves récentes suggèrent que la coiffe et leur renouvellement autour de l'extrémité de la racine en croissance peuvent également percevoir et transmettre des signaux environnementaux pour coordonner la croissance de la racine primaire avec la ramification racinaire afin d'optimiser l'exploration du sol (Ötvös and Benková, 2017). Outre la longueur de la racine primaire, le nombre et la longueur des racines latéraux sont la partie la plus dynamique et physiologiquement active du système racinaire qui permet à la plante d'explorer les sols très hétérogènes et de s'adapter à la variation des nutriments et à la disponibilité de l'eau (Singla and Kaur, 2018).

3.3. Obstacles

Il a été suggéré que pour une deuxième révolution verte, nécessaire pour nourrir plus de personnes de manière plus durable, nous devons comprendre comment l'architecture du système racinaire des plantes permet aux plantes de s'adapter à leur environnement et comment nous pouvons améliorer ce potentiel ou le transférer d'une espèce à une autre. Pour y parvenir, nous devons mieux comprendre les processus de développement de base qui sous-tendent la morphogenèse du système racinaire en interaction avec différentes conditions environnementales (Santos Teixeira and ten Tusscher, 2019). D'un autre côté, les larges différences architecturales, morphologiques et anatomiques entre la partie aérienne et le système racinaire représentent une indication indirecte sur les différentes stratégies de croissance pour dépasser les conditions défavorables. Cependant, les stratégies aériennes sont les mieux comprises et décrites que celles du système racinaire (Postma et al., 2014). De telle plasticité dans les réponses intraspécifiques à la disponibilité des ressources ont été observées au niveau de la partie aérienne des arbres forestiers matures, mais sont rarement étudiées au niveau des racines des jeunes plantules (Weemstra et al., 2017). Ceci n'est pas seulement dû au fait que le sol est un environnement très hétérogène qu'au-dessus du sol ou que la croissance des racines est beaucoup plus opportuniste et moins structurée, mais aussi à cause du nombre élevé de ressources et des interactions biotiques et abiotiques complexes au niveau de la rhizosphère (Postma et al., 2014). À ces obstacles s'ajoute le défi dû à la nature "cachée" de ces organes et à leur complexité (Lobet et al., 2018) et au manque de méthodes de mesure efficaces. De plus, les courbes de croissance des plantes sont sigmoïdes avec une phase exponentielle, linéaire et de saturation, et cela fournit des preuves de rétroaction positive et négative sur la croissance ; ces ajustements lents et irréversibles de la croissance des racines peuvent également signifier que même dans des conditions naturelles, la morphologie des plantes n'est pas toujours adaptée de manière optimale aux conditions du sol (Postma et al., 2014).

3.4. Aspect génétique

L'environnement est un modificateur de l'architecture du système racinaire, mais il existe un fort contrôle génétique qui est clairement illustré au niveau de l'espèce (Nada et al., 2019; Postma et al., 2014). En effet, l'architecture du système racinaire est contrôlée par les interactions entre les composants génétiques et environnementaux qui établissent un cadre avec lequel la plante explore le sol et répond aux signaux externes qui dictent les futurs modèles de croissance (Rogers and Benfey, 2015). Cette interaction génotype-environnement peut provenir des réponses à des facteurs environnementaux tels que la sécheresse, la salinité du sol, la carence en nutriments, ou à la suite de la concurrence avec les plantes voisines pour l'eau et les nutriments disponibles ou même la concurrence pour l'espace (Kumar et al., 2014). Par conséquent, le phénotype de l'architecture du système racinaire, produit en réponse à un stimulus nutritionnel particulier, peut différer entre les espèces même si la voie de signalisation des différents programmes de développement est conservée (Shahzad and Amtmann, 2017). Cependant, la classification des génotypes en fonction de leurs caractéristiques architecturales pourrait être plus difficile dans tous les environnements car les racines peuvent présenter une grande plasticité phénotypique (Postma et al., 2014). En outre, le fait que l'architecture du système racinaire est composée de nombreux types de racines avec différentes fonctions

spécifiques et que l'architecture racinaire est extrêmement flexible en réponse à l'hétérogénéité et aux changements brusques et rapides de la rhizosphère environnante (Grossman and Rice, 2012; Rogers and Benfey, 2015). Ainsi, l'expression génotypique fonctionnelle des plantes peut être ajustée à l'environnement en permettant aux plantes de la même espèce de croître et de survivre dans diverses conditions environnementales (Weemstra et al., 2017). Cependant, plusieurs formes d'architecture racinaire peuvent également être adoptées au sein du même génotype et même pendant la durée de vie d'une seule plante ; car la vitesse à laquelle des parties individuelles du système racinaire se développent peut-être modifiée par des signaux environnementaux à court terme, y compris des changements dans l'eau, la disponibilité des nutriments et de l'oxygène ou également les agents pathogènes et les ravageurs (Shahzad and Amtmann, 2017). Ensuite, la capacité des plantes à surmonter les variations spatiales et temporelles des conditions environnementales en modifiant leur croissance et leur physiologie est cruciale. Également, la plasticité phénotypique (caractéristiques morphologiques du système racinaire, telles que sa taille, le nombre de branches et leur distribution spatiale) est particulièrement importante pour la survie dans des conditions de sol sous optimales (Tracy et al., 2015). Ce qui suggère que la plasticité des plantes dépend de l'architecture optimale du système racinaire (Szymanowska-Pułka, 2013) qui peut être définie comme la capacité des racines à s'allonger ou à se ramifier en développant des racines latérales et / ou adventives (Shekhar et al., 2019; Singla and Kaur, 2018).

3.5. Nutrition

Les facteurs environnementaux tels que la disponibilité de l'eau et des nutriments, la gravité et la lumière ont des effets profonds sur la détermination de l'architecture du système racinaire des plantes (Ding and De Smet, 2013). Parce que le système racinaire est un déterminant majeur de l'accès des plantes à l'eau et aux nutriments (Santos Teixeira and ten Tusscher, 2019). De plus, la réponse des plantes aux fluctuations des conditions rhizosphériques est basée sur la modification de la croissance et du développement du système racinaire, et elle nécessite des mécanismes de détection et de signalisation complexe (Shahzad and Amtmann, 2017). Ainsi, les plantes détectent les concentrations externes et internes de minéraux et ajustent leur architecture et leur taux de croissance racinaire en conséquence (Singh et al., 2018) : en modifiant le déploiement en trois dimensions de leur architecture racinaire. Ce qui suggère que l'étendue du système racinaire détermine la capacité des plantes à exploiter les réserves du sol (Tracy et al., 2015) puis qu'il s'agit d'une stratégie importante utilisée par les plantes pour soutenir leur croissance (Jansen et al., 2013) et leur permet de s'acclimater à des conditions environnementales en constante évolution (Ding and De Smet, 2013). Cela grâce à la détermination du volume de sol disponible pour absorber l'eau et les nutriments nécessaires à la croissance (Szymanowska-Pułka, 2013).

Le fait que les nutriments ont une mobilité différente dans le profil du sol et donc leur distribution diffère dans l'espace et le temps (Hodge, 2004). Dans de nombreux sols, une grande partie de ces nutriments ne se trouve pas dans la phase aqueuse mais plutôt liée à la matière organique du sol et aux minéraux du sol chargés négativement, ou enfermée dans des sels et des complexes peu solubles. Ces nutriments s'accumulent souvent dans les couches superficielles du sol "topsoil" en raison du dépôt de la litière végétale. Ainsi, la biodisponibilité

des nutriments immobiles est généralement plus élevée dans cette couche de sol (Postma et al., 2014). De ce fait, l'une des fonctions primordiales de l'architecture racinaire est de placer les racines dans les domaines du sol avec la plus grande biodisponibilité des nutriments. À cette fin, les plantes forment de nouvelles racines latérales non seulement pour explorer le sol, mais aussi pour proliférer dans des parcelles riches en nutriments qui peuvent permettre aux plantes d'économiser de l'énergie en inhibant l'allongement des racines latérales dans les régions où l'eau et les nutriments sont rares, tout en maintenant la croissance de la racine primaire pour atteindre les ressources souterraines (Jansen et al., 2013). Il est communément admis que le système racinaire profond est l'élément-clé pour optimiser l'absorption d'eau : les systèmes racinaires profonds sont capables de prospecter plus de couches de sol et d'absorber plus d'eau (Tron et al., 2015). D'autre part, l'enracinement peu profond peut être une bonne stratégie pour augmenter l'absorption de nutriments immobiles, tandis que les ions qui se trouvent dans la solution aqueuse du sol peuvent s'infiltrer dans les couches profondes du sol qui sont plus difficiles à atteindre par les systèmes racinaires latéraux (Postma et al., 2014). Par exemple, les mécanismes contrôlant la réponse de l'architecture racinaire aux nutriments individuels, en particulier l'azote (N) et le phosphore (P), ont été largement étudiés (Shahzad and Amtmann, 2017) ; de sorte que la réaction des plantes à la carence en P dépend de l'espèce, mais la réponse générale comprend une diminution de la longueur des racines primaires et une stimulation de la formation de différentes catégories de racines latérales (Kawa et al., 2016; Nguyen and Stangoulis, 2019). Cependant, la réponse générale à une faible teneur en N comprend une augmentation des racines verticales et profondes avec moins de racines près de la surface du sol, ce qui suggère que les racines peu profondes sont avantageuses lors de l'établissement des racines (McMurtrie et al., 2012; Rogers and Benfey, 2015). Mais l'interaction entre les différents signaux nutritifs et les réponses de l'architecture racinaire dans une condition particulière doit encore être caractérisée systématiquement (Shahzad and Amtmann, 2017).

3.6. Plasticité face aux propriétés édaphiques

La plasticité de l'architecture racinaire joue aussi un rôle important dans la réponse aux propriétés édaphiques du milieu à travers les signaux mécaniques externes telle que la composition et la densité du sol (Kumar et al., 2014), ainsi le niveau élevé du compactage et de la dureté du sol (Grzesiak, 2009) ou également le contact d'une barrière physique (Richter et al., 2009). De plus, il est bien connu que la texture du sol affecte la circulation de l'eau, la capacité d'échange ionique, la distribution des pores de différentes tailles et donc la disponibilité de l'eau, et la croissance et l'architecture racinaire (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018). De plus, les interfaces texturales du sol jouent un rôle élémentaire sur la disposition spatiale du système racinaire des plantes (Jung et al., 2014). En outre, des études récentes ont montré qu'un compactage élevé du sol produit une architecture racinaire peu profond et étroit, composé d'un grand nombre de racines courtes avec un grand diamètre, ce qui peut effectivement réduire l'étendue de l'exploration du sol (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2020, Figure 3). De plus, il a été prouvé que l'allongement des racines est plus influencé par les propriétés mécaniques et physiques que par les propriétés chimiques du sol (Rogers and Benfey, 2015).

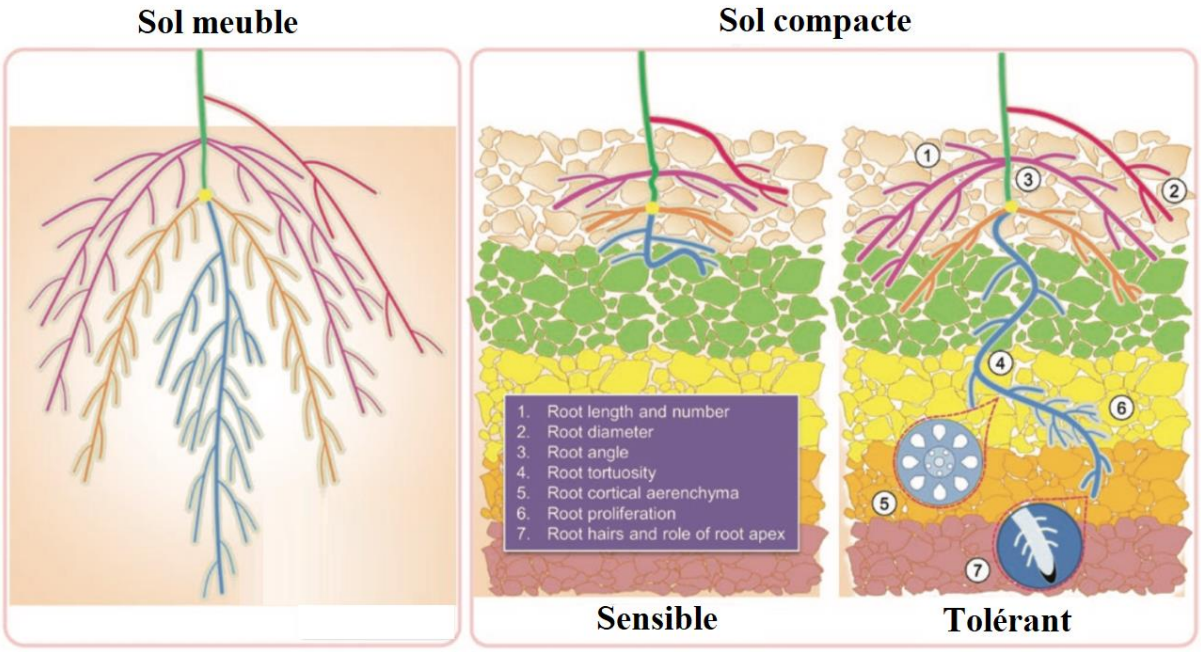


Figure 3. Aspect général de l'effet de la compaction du sol sur le développement de l'architecture racinaire entre une espèce sensible et tolérante (Correa et al., 2019).

3.7. Ancrage

Le système racinaire remplit une autre fonction essentielle nécessaire à la survie et au développement des plantes, car c'est aussi une structure qui est responsable de l'ancrage de la plante dans le substrat, fournissant un support mécanique, garantissant ainsi la position verticale de la plante pour répondre aux différentes contraintes environnementales telles que le vent (Szymanowska-Pułka, 2013; Tamasi et al., 2005) et lutter contre le glissement de terrain.

3.8. Racines courtes

Les racines courtes jouent un rôle vital dans les systèmes racinaires car elles présentent une activité physiologique élevée lors de l'absorption des nutriments et de l'eau du sol (Razaq et al., 2017a) et également leur rôle principal dans l'activité biotique car elles sont le siège de la mycorhization (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2020). De plus, la disponibilité des ressources du sol (eau et nutriments) régule l'architecture des racines courtes (Weemstra et al., 2017) sachant que leur morphologie est suggestive car elle est indispensable à de nombreuses fonctions dont l'absorption des nutriments (Razaq et al., 2017a). L'hypothèse de certaines études prédit que la biomasse des racines courtes dépend de la biomasse totale de la plante surtout quand les conditions rhizosphériques sont limitantes (Hertel et al., 2013; Weemstra et al., 2017). Cependant, la plasticité importante des racines courtes peut se produire, en réponse aux changements des conditions environnementales, au niveau des différentes caractéristiques architecturales qui décrivent la disposition spatiale du système racinaire dans son ensemble (par exemple la distribution de la masse et la longueur en fonction de la profondeur), au niveau des caractéristiques morphologiques qui représentent les propriétés de différentes racines individuelles (par exemple le diamètre et la longueur d'une racine spécifique) ou au niveau des caractéristiques biotiques qui caractérisent leurs relations avec d'autres organismes (par

exemple abondance mycorhizienne, couleur, forme) (Bardgett et al., 2014; Potvin et al., 2012). La quantification de la biomasse des racines courtes reste très difficile dans les environnements forestiers en raison du fait que la biomasse élevée des racines fines peut être atteinte par les faibles taux de renouvellement des racines courtes, également par une croissance rapide des racines courtes ou les deux (McCormack et al., 2012).

Les racines courtes des arbres jouent un rôle prépondérant dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers malgré leur contribution mineure en terme de biomasse forestière totale (Finér et al., 2011; Yuan and Chen, 2010) qui ne fluctue qu'entre 2 et 5% (Olesinski et al., 2012), il joue un rôle dominant dans la dynamique du carbone des sols (Hendricks et al., 2006) et dans le maintien du bilan du carbone dans les écosystèmes forestiers (Hertel and Leuschner, 2002; Majdi et al., 2005). De plus, il a été estimé que la production annuelle de racines courtes était deux fois supérieure ou plus à la production de feuillage dans les forêts de sapins baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (Olesinski et al., 2012) et que la croissance des racines fines peut représenter environ un tiers à deux tiers de la production primaire nette annuelle mondiale (Satomura et al., 2007; Yuan and Chen, 2010). Cette production souligne le rôle important de la dynamique des racines courtes dans le cycle du carbone et dans la dynamique des écosystèmes des sols forestiers (Hertel et al., 2013). Le désaccord entre leur contribution significative à la biomasse forestière totale et la production primaire nette totale annuelle se produit dans leur durée de vie relativement courte, leur renouvellement rapide et leur décomposition beaucoup plus rapide (Olesinski et al., 2012; Yuan and Chen, 2010). Il a été estimé que le taux de renouvellement annuel des racines fines (arbres + sous-bois) était de 0,77 ± 0,70, 1,21 ± 1,04 et 1,44 ± 0,76 dans les forêts boréales, tempérées et tropicales, respectivement (Finér et al., 2011). Il est admis par la totalité des chercheurs que les racines courtes contribuent largement à la production primaire des forêts, mais la connaissance de la longévité et du renouvellement des racines fines est encore incomplète et limitée à quelques espèces d'arbres (Hansson et al., 2013).

À côté de l'effet de la dynamique des racines courtes sur le cycle du carbone, ils jouent un rôle primordial sur la composition et l'abondance de la microflore rhizosphérique ; cet effet est peut-être attribuable aux exsudats racinaires (composé nutritif et éléments phyto-chimiques) (Liu et al., 2018a) parce que les racines courtes représentent un puits majeur pour le gain annuel de glucides des arbres (Hertel et al., 2013) et, par conséquent, contribue de façon importante aux pools de carbone détritique (Olesinski et al., 2012; Persson, 2012). Ils peuvent également agir comme source de nutriments minéraux pour la communauté microbienne du sol, par exemple, il a été signalé que le rapport N: P des racines courtes des plantes est fortement corrélé avec la composition de la communauté microbienne du sol (Ren et al., 2017).

3.9. Conclusion

Le développement racinaire et les conditions générales de l'environnement qui modulent la ramification du système racinaire ont clairement une influence cruciale sur la croissance et le développement de la plante entière. Ce qui suggère que pour une utilisation optimale et durable des ressources végétales, il est indispensable d'en savoir plus sur les racines, sa réponse

dans différentes conditions environnementales et sur les moyens d'exploiter ces connaissances dans l'activité forestière et d'autres domaines agricoles (Figure 4).

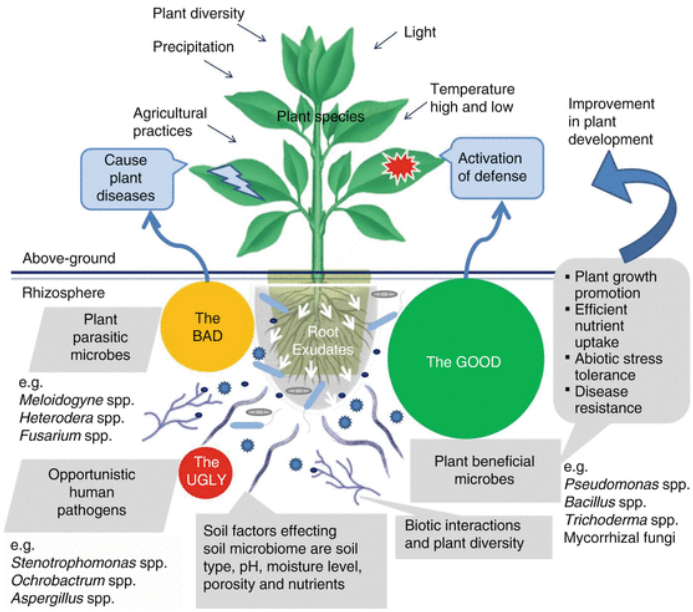


Figure 4. Illustration générale des interactions entre les facteurs Biotique et abiotique sur la croissance et le développement de la plante (Ali et al., 2017).

4. Microorganismes du sol

4.1. Microbiote rhizosphérique

La rhizosphère, une zone étroite de sol qui entoure les racines des plantes, abrite un nombre de microorganismes qui interagissent avec les plantes et le sol environnant, et est considérée comme l'une des interfaces les plus dynamiques sur Terre (Philippot et al., 2013). De plus, depuis leur colonisation des milieux terrestres, les plantes terrestres ont formé des symbioses avec des microorganismes (Fitzpatrick et al., 2018). Ils ont été accompagnés de champignons, de bactéries, de virus et de protistes au cours des millions d'années, et ces associations qui permettent et accélèrent l'adaptation des plantes à la vie terrestre (Shekhar et al., 2019). Il a été estimé que la symbiose entre les plantes et les champignons est établie au début avec des champignons mycorhiziens arbusculaires depuis > 450 Ma de la colonisation de la Terre par les plantes, comme la symbiose la plus ancienne et la plus abondante (Field et al., 2015a). Cependant, la structure et l'activité des communautés microbiennes du sol sont intimement liées à leurs rôles dans les processus écologiques, qui déterminent leurs relations avec les autres constituants de la rhizosphère, donc un thème central des théories écologiques (Talbot et al., 2014). De plus, le microbiome du sol est divisé en deux compartiments microbiens distincts, selon leur position par rapport aux racines des plantes, les microorganismes entourant les racines communément appelées rhizosphériques et les microorganismes dans les racines ou endophytes (Fitzpatrick et al., 2018). Les interactions entre la plante et son microbiote vont du parasitisme au mutualisme, et leurs résultats peuvent être déterminants pour la performance de la plante (Almario et al., 2017). Les microorganismes endo-phytiques du sol colonisent les racines des plantes en formant des communautés complexes et fournissent des fonctions

bénéfiques à travers l'amélioration de la croissance de la plante, la santé et la défense contre les ennemis, ce qui améliore leur adaptation face aux contraintes environnementales comme la sécheresse et la carence en nutriments (Almario et al., 2017; Shekhar et al., 2019). Cet effet bénéfique du microbiote racinaire sur les plantes est réalisé par la sécrétion de différentes hormones de croissance comme l'auxine, la cytokinine et l'acide gibbérellique, ou par la réduction de la production d'éthylène et relie ainsi la promotion de la croissance des plantes aux changements dans l'architecture du système racinaire (Shekhar et al., 2019) et également en augmentant l'acquisition de nutriments (Fitzpatrick et al., 2018), car le microbiote végétal peut être considéré comme une prolongation de la plante, dans le sens où il peut augmenter l'accès de la plante aux nutriments dans les sols pauvres (Vandenkoornhuyse et al., 2015). Il a été estimé que 80% des espèces de plantes vasculaires reçoivent du phosphore (P) et d'autres éléments nutritifs des champignons en échange de photosynthèses (Almario et al. 2017, Figure 5).

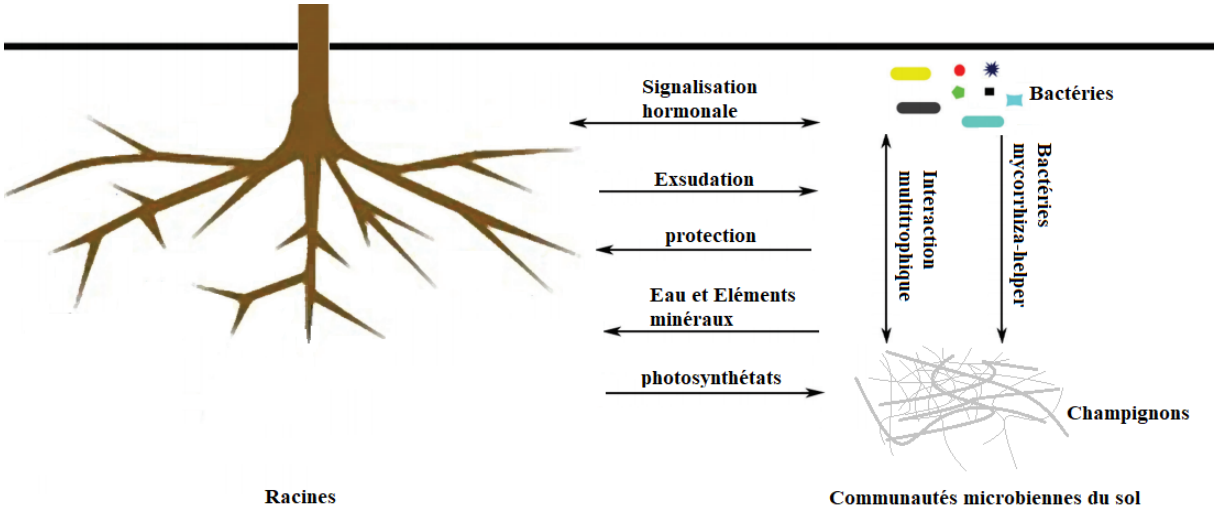


Figure 5. Schématisation des interactions entre les racines et les communautés microbiennes du sol.

4.2. Facteurs affectant les microorganismes du sol

4.2.1. Dynamique et interactions

Les communautés microbiennes du sol sont vitales pour qu'un écosystème forestier maintienne la durabilité des interactions écologiques à long terme (Chang et al., 2017). Ils sont essentiels pour la plante par leur contribution à sa croissance, son développement et sa productivité (Trivedi et al., 2013) car elle maintient la fertilité du sol grâce aux rôles importants qui jouent dans la disponibilité des nutriments (Chang et al., 2017). Les communautés microbiennes du sol jouent également un rôle fondamental dans les cycles biogéochimiques du sol (Falkowski et al., 2008; Rousk and Bengtson, 2014) parce que la structure dynamique du sol dépend en grande partie de l'interaction entre la biologie des microbes et les racines des plantes vivant dans le sol (Jin et al., 2013). Cependant, les facteurs biotiques et abiotiques sont considérés comme les facteurs d'influence les plus importants pour prédire la structure des communautés microbiennes du sol, y compris également leurs variations spatiales (Cao et al., 2016; Chen et al., 2015b). Ces facteurs biotiques et abiotiques sont très dynamiques et

constitués de nombreux éléments qui peuvent interagir et influencer les communautés microbiennes du sol. Certaines études ont élucidé l'interaction entre les communautés microbiennes du sol et les différents facteurs biotiques et abiotiques en tant qu'un impact intégré des facteurs climat-sol-plante sur le microbiome du sol (Jiménez et al., 2019; Pingel et al., 2019) et que les communautés microbiennes du sol réagissent plutôt aux changements dans les interactions plante-sol (Herrera Paredes and Lebeis, 2016; Yao et al., 2018).

4.2.2. Boisement

Le boisement a un rôle très important dans le fonctionnement de l'écosystème forestier, il améliore les conditions du sol et favorise le développement des sols, en particulier dans les écosystèmes dégradés avec un environnement extrêmement pauvre (Ren et al., 2017; Zhao et al., 2015). De plus, le fait que les microbes du sol réagissent rapidement au boisement, ce dernier provoque une énorme augmentation de la prolifération microbienne (van der Wal et al., 2006). Il a été montré que les phylums bactériens dominants, à la fois les protéobactéries et les bactéroïdes, étaient significativement plus abondants dans le sol boisé que dans les terres abandonnées (Ren et al., 2018) et le développement des communautés fongiques montre également une augmentation significative après le boisement (Gunina et al., 2017) en réponse à l'amélioration des propriétés chimiques du sol comme le cas de la conversion des terres abandonnées en forêt (Yang et al., 2018). Cependant, les écosystèmes des forêts naturelles maintiennent une grande diversité microbienne du sol que celle du boisement en monoculture (Monkai et al., 2018). D'autant plus les changements dus au type de boisement peuvent être liés aux phylas fongiques de sort que certaines études ont montrées que les Ascomycota ont répondu positivement aux changements d'affectation des terres tandis que les Basidiomycota ont répondu négativement (Ren et al., 2018) et également au fait que les écosystèmes qui contiennent un mélange de différents genres de plantes ont le potentiel de présenter une plus grande hétérogénéité de la communauté microbienne que les plantations d'une seule espèce (Carnovale et al., 2019).

4.2.3. Espèce végétale

L'effet du boisement sur les communautés microbiennes peut être dû à la nature et à la diversité des espèces végétales. De plus, il a été démontré que les espèces végétales ont considérablement influencé la composition et la structure microbienne du sol (Yang et al., 2018). Par conséquent, la structure et la fonction de la communauté microbienne du sol se sont souvent révélées spatialement associées à la composition, à la richesse et à la biomasse des communautés végétales (Carnovale et al., 2019; Gömöryová et al., 2013), ainsi qu'aux stades de croissance des plantes (Chaparro et al., 2014; Sheng et al., 2017). De plus, il a été estimé que le microbiote du sol réagit rapidement aux variations des espèces végétales (Mastrogianni et al., 2014; Yang et al., 2018) en raison de l'interaction directe entre les racines des plantes et les microorganismes du sol (Gömöryová et al., 2013; Herrera Paredes and Lebeis, 2016). Mais cet effet n'est pas homogène et il est plus prononcé sur les communautés fongiques que sur les communautés bactériennes (Carnovale et al., 2019). Cependant, en plus de l'effet direct des espèces végétales sur les communautés microbiennes du sol, la structure et la fonction des communautés végétales peuvent indirectement influencer (inhiber ou stimuler) ces

communautés microbiennes en modifiant les propriétés physiques et chimiques du sol (Shen et al., 2013; Thoms et al., 2010; Yang et al., 2018). Par conséquent, les racines des plantes exercent un impact important sur les agents pathogènes du sol et les micro-organismes bénéfiques dans la rhizosphère en produisant des exsudats ainsi que des métabolites secondaires (Feng et al., 2019; Wu et al., 2016).

4.2.4. Litière

Les principales méthodes par lesquelles les communautés végétales affectent les propriétés chimiques du sol et par la suite les communautés microbiennes sont principalement la litière des racines et des feuilles, et les exsudats racinaires. Parce que les arbres produisent la majorité des déchets déposés sur le sol de l'écosystème forestier, en plus d'une très grande partie d'exsudats racinaires et de racines mortes sous le sol (Gömöryová et al., 2013), ce qui fournit différents intrants en quantité et en qualité au sol (Yao et al., 2018). Il est indispensable de proclamer que les arbres influencent le microbiote du sol essentiellement de la même manière que les autres végétaux, mais leur effet est potentiellement plus fort en raison de la plus grande biomasse d'entrée (Gömöryová et al., 2013). Par conséquent, la différence dans la quantité et la qualité de la litière et d'exsudats intrants, en raison des différentes espèces et communautés végétales, qui modulent et provoquent un changement dans les communautés microbiennes du sol (Santonja et al., 2018) même à l'échelle régionale (Chen et al., 2015a). Dans le même sens, plusieurs études antérieures ont signalé que les différences dans la qualité de la litière entre les espèces d'arbres affectent l'abondance et la composition des communautés bactériennes et fongiques du sol (Pingel et al., 2019; Santonja et al., 2018). De plus, les différences dans la qualité de la litière se produisent au niveau de la nature des intrants tels que le lessivage de la matières organique dissoute et des nutriments, et l'exsudation de différentes sortes d'ions et de composés organiques (Yang et al., 2018), qui peuvent modifier différemment le taux et la vitesse des processus fondamentaux du sol, tels que le cycle des nutriments et la dynamique du carbone (Carnovale et al., 2019). Par conséquent, le plus grand effet des espèces végétales sur les propriétés chimiques du sol est observé dans la couche arable correspondant à la plus grande quantité de matière organique apportée (Hagen-Thorn et al., 2004; Kooch et al., 2017).

4.2.5. Métabolites secondaires

Les métabolites secondaires constituent un autre composant de la litière végétale qui intéresse particulièrement les écosystèmes forestiers de conifères et exerce un effet majeur sur leur microflore édaphique, car la teneur en phénol complexe était significativement élevée dans les sols forestiers (Yang et al., 2018). Dans le même sens Santonja et al., (2018) ont montré une réponse contrastée des communautés bactériennes et fongiques en réponse à la diversité de la litière végétale dans une forêt méditerranéenne. Ces auteurs et d'autres ont montré que les métabolites secondaires répriment la biomasse et l'activité des communautés microbiennes (Chomel et al., 2016; Santonja et al., 2018; Ushio et al., 2013). De même, Chomel et al., (2014) ont montré un effet inhibiteur élevé des composés phénoliques, dépendant de la concentration, sur la biomasse fongique dans une pinède méditerranéenne. D'un autre côté, Amaral and Knowles, (1998) ont signalé un effet négatif de la présence de monoterpènes sur la croissance

et l'activité de certains groupes microbiens du sol tout en ayant un effet positif sur les autres groupes.

4.2.6. Cycle biogéochimique

Les caractéristiques du sol sont l'un des facteurs clés dans la régulation de la communauté microbienne de la rhizosphère (Liu et al., 2018a) ; telle que les processus biogéochimiques dans les écosystèmes terrestres qui modifient de manière significative les propriétés du sol (C, N, P), leur stoechiométrie écologique et influencent par conséquent la structure et la fonction des communautés microbiennes du sol (Ren et al., 2017; Yang et al., 2018). L'azote total du sol et le phosphore facilement soluble dans le sol étaient les principaux prédicteurs de cette altération (Xu et al., 2018). D'autres études antérieures ont rapporté que la composition et la diversité des communautés microbiennes du sol montrent un changement profond suivant le N total, le rapport N / P (Liu et al., 2018a) et sont également corrélées avec le rapport carbone / azote du sol (Grosso et al., 2016).

4.2.7. pH du sol

La modification du pH est également une conséquence de l'interaction biogéochimique qui a un effet majeur sur la composition et l'activité de la communauté microbienne du sol. Il a été signalé que les changements dans la composition et la diversité des communautés microbiennes sont positivement corrélés à la variation du pH du sol et cette variation contrôle leur distribution spatiale dans la rhizosphère (Shen et al., 2013), qui était plus faible dans les plantations monoculture que dans les forêts naturelles (Monkai et al., 2018). Comme il a été rapporté dans l'étude de Chen et al. (2015b), il est bien documenté que l'acidification du sol a diminué la respiration microbienne du sol dans les écosystèmes forestiers ; ce qui suggère que la réduction du pH du sol peut entraîner une baisse de la biodiversité, des taux de cycles biogéochimiques et du fonctionnement de l'écosystème (Chen et al., 2015b). À l'inverse des communautés bactériennes, l'acidification du sol a un effet légèrement favorable sur la richesse en champignons dans les écosystèmes forestiers (Rousk et al., 2011).

4.2.8. Climat

Les conditions climatiques des écosystèmes forestiers constituent l'un des paramètres les plus déterminants de la distribution des communautés microbiennes. Des recherches antérieures ont confirmé que la variation spatiale de la biomasse microbienne du sol dépend de l'hétérogénéité spatiale des conditions climatiques (Xu et al., 2018). Ce qui justifie l'utilisation des propriétés microbiologiques comme meilleurs indicateurs de la qualité des sols en particulier, la grande capacité des communautés microbiennes à réagir rapidement aux changements environnementaux (Marinari et al., 2006). En tant qu'exemple, plusieurs études ont rapporté que les températures annuelles moyennes et les précipitations annuelles moyennes montrent un contrôle positif sur la composition et la diversité microbienne (Cao et al., 2016; Tu et al., 2016). Également la faible humidité du sol et les conditions sèches pendant la période de sécheresse estivale exercent un effet négatif sur la diversité et la richesse microbiennes grâce à la sélection des champignons résistant à la sécheresse telle que les champignons avec des besoins nutritionnels plus faibles et une capacité d'acquisition d'eau plus élevée ou les bactéries

à Gram positif (avec une couche de paroi cellulaire de peptidoglycane plus épaisse) (Manzoni et al., 2012; Williams and Rice, 2007; Xi et al., 2018).

4.2.9. Propriétés physiques du sol et la profondeur

On sait peu de choses sur les effets des propriétés physiques du sol sur l'interaction plante-microorganismes. Cependant, il a été rapporté que les propriétés physiques du sol provoquent des changements profonds sur les communautés microbiennes du sol (Brussaard et al., 2007; Thoms et al., 2010; Xu et al., 2018). Outre les propriétés physiques du sol, la biomasse et l'activités des communautés fongiques et bactériennes changent également à différentes profondeurs du profil du sol (Carnovale et al., 2019) ; de sorte que les champignons prédominent dans la couche arable du sol généralement entre 0 et 10 cm de profondeur, et les bactéries et les actinomycètes prédominent dans les sols profonds entre 40 à 100 cm de profondeur (Yao et al., 2018).

4.3. Effets des communautés microbiennes du sol sur les plantes

4.3.1. Les effets positifs

Les interactions entre les plantes et les microorganismes du sol jouent un rôle clé dans la colonisation et la persistance des plantes terrestres (Field et al., 2015b). Également la productivité et la physiologie des plantes sont associées à la variation de la diversité et de la composition du microbiome racinaire (Fitzpatrick et al., 2018). Cependant, certaines études ont démontré que la croissance et le développement de la plante hôte sont associés à la composition microbienne des racines, mais pas à la diversité (Fitzpatrick et al., 2018), de sorte que l'identité des espèces du microbiome a un effet plus fort que la diversité des espèces (Gunina et al., 2017). Pourtant, à côté des micro-organismes endophytes, les effets microbiens du sol sur les plantes peuvent être induits par l'activité et la structure de la communauté microbienne (Chang and Chiu, 2015). Ce qui suggère que l'effet des microorganismes du sol sur les plantes peut être direct par les différents types d'associations entre eux ou indirect par leur influence sur les processus biogéochimiques du sol. Il est bien connu que la diversité des microorganismes du sol et la composition de la communauté jouent un rôle clé dans la détermination de la fonctionnalité du sol (Feng et al., 2019). Parce qu'ils jouent un rôle essentiel dans la décomposition de la litière et la minéralisation des nutriments (Pingel et al., 2019). De nombreuses études ont rapporté que la communauté microbienne du sol modifie considérablement la fertilité du sol en jouant un rôle important dans la régulation du cycle du carbone (C) et de l'azote (N) (Yao et al., 2018). Par conséquent, la communauté microbienne du sol exerce un effet de contrôle important sur le recyclage des nutriments entre les plantes et le sol dans la rhizosphère (Liu et al., 2018a). En plus de l'effet crucial des microorganismes du sol sur les processus biogéochimiques, ils ont le potentiel d'influencer la croissance et les fonctionnalités des plantes grâce à la capacité du sol à favoriser des communautés pathogènes ou mutualistes (Smith-Ramesh and Reynolds, 2017). Des études récentes suggèrent que les réponses des espèces de plantes aux changements environnementaux peuvent également être médiées par les micro-organismes du sol (Xi et al., 2018). Différentes études ont montré l'importance des communautés microbiennes du sol dans la médiation des réponses des plantes à la sécheresse de sorte que la sécheresse et l'abondance en microorganismes du sol diminuent

la croissance des plantes et la biomasse produite par gramme d'azote accompagnée d'une augmentation de la biomasse racinaire (Xi et al., 2018). Ce qui suggère que la présence de microorganismes dans le sol augmente la capacité des plantes à résister à la carence en eau. De même, il a été démontré que les microorganismes du sol peuvent également moduler la santé et la performance des plantes en favorisant ou en supprimant les agents pathogènes transmis par le sol (Feng et al., 2019). En fonction de la résistance de chaque espèce ou génotype végétal aux différents microorganismes pathogènes du sol, la diversité et la productivité des plantes peuvent être modifiées (van der Heijden et al., 2008) ce qui nous amène au phénomène de compétition végétale. De même, un certain nombre d'études ont suggéré que les microorganismes du sol ont un rôle-clé sur la compétition des plantes (Hodge and Fitter, 2013). Par exemple, le recrutement d'une communauté / espèce microbienne peut être utilisée par les racines des plantes pour combattre indirectement les unes avec les autres, car le recrutement d'une communauté / espèce microbienne choisie par une plante peut améliorer ses performances par rapport à la seconde (Fitzpatrick et al., 2018). Ce qui suggère que le maintien de la croissance des plantes dépend de leur capacité à coopérer et des espèces avec lesquelles coopérer.

4.3.2. Les effets négatifs

La rhizosphère est un hotspot d'interactions microbiennes, en plus des microorganismes qui ont des effets bénéfiques sur le développement des plantes, les exsudats libérés par les racines des plantes dans la rhizosphère attirent également des organismes qui exercent différentes formes d'effets délétères. Outre les effets négatifs directs que peuvent jouer les microorganismes pathogènes du sol sur la croissance et la santé des plantes (Berger et al., 2007), ils peuvent également avoir un autre effet négatif à travers la compétition avec les plantes sur les nutriments du sol (Hodge et al., 2000; Zhu et al., 2016).

4.4. Les ectomycorhizes

4.4.1. Importance

Les racines courtes des arbres forestiers s'associent en symbiose avec le mycélium de certaines espèces de champignons, formant un organe appelé ectomycorhize (Courty et al. 2011 ; Figure 6). Cette symbiose ectomycorhizienne a été décrite comme une association mutualiste où la plante autotrophe fournit des photosynthétats sous forme de sucres simples comme source d'énergie carbonée au champignon hétérotrophe (Courty et al., 2011). La plante mycorhizée peut fournir jusqu'à 21% de sa production primaire nette à la biomasse du partenaire fongique dans les pointes mycorhiziennes et les hyphes extra-radiculaires, et environ la moitié de celle-ci a été allouée aux hyphes extra-radiculaires (Mikusinska et al., 2013), jouant donc un rôle important dans le cycle des macronutriments végétaux-sols (Talbot et al., 2013).

Les associations ectomycorhiziennes sont particulièrement importantes pour la croissance des plantes hôtes, en particulier, dans des conditions de sécheresse et de sols pauvres en nutriments (Lehto and Zwiazek, 2011) ; de sorte que les champignons ectomycorhiziens augmentent considérablement l'absorption des nutriments et le statut hydrique des arbres hôtes (Mikusinska et al., 2013). Les hyphes extra-radiculaires du champignon facilitent l'accès et

l'absorption des nutriments, principalement de l'azote (N) et du phosphore (P), et de l'eau dans des conditions de sol limitants (Ding et al., 2011; Xi et al., 2018). Cette amélioration de la résistance des plantes à la sécheresse et à l'infertilité des sols a été obtenue grâce au mycélium fongique extra-radiculaire qui rayonne dans des surfaces très importantes du sol, ce qui peut être critique pour le boisement d'un nouvel habitat avec un sol et des conditions environnementales particulières (O'Hanlon and Harrington, 2012). Par ailleurs, la mycorhization des plantes augmente le développement des racines latérales en particulier les racines courtes, peut-être afin d'augmenter les sites appropriés pour la colonisation, mais aussi cette stimulation donne naissance à une architecture racinaire très ramifiée (Fusconi, 2014). Malgré le fait que les champignons ectomycorhiziens sont capables de produire des enzymes extracellulaires, telles que des protéases, impliquées dans la mobilisation directe des nutriments à partir des substrats organiques (Courty et al., 2011), l'association ectomycorhizienne peut également améliorer la capacité des arbres à synthétiser et sécréter différentes catégories d'enzymes. Par exemple, l'ectomycorhization entre les racines de peuplier et *Laccaria bicolor* améliore leur capacité à sécréter des enzymes impliquées dans la dégradation de la matière organique ou la mobilisation du phosphore organique tel que la N-acétylglucosaminidase, la β-glucuronidase, la cellobiohydrolase, la β-glucosidase, la β-xylosidase, la laccase et l'acide phosphatase (Courty et al., 2011). Le champignon ectomycorhizien peut également protéger, comme agent de lutte biologique, la plante hôte contre un large éventail de phytopathogènes, de composés toxiques et les dommages de salinité (Chai et al., 2013; Rana et al., 2020). Tous ces exemples cités ici et d'autres suggèrent les rôles critiques des champignons ectomycorhiziens dans l'établissement, la résistance et la survie des plantes ectomycorhizées et garantissent l'équilibre durable et à long terme de la dynamique des communautés végétales (Ding et al., 2011).

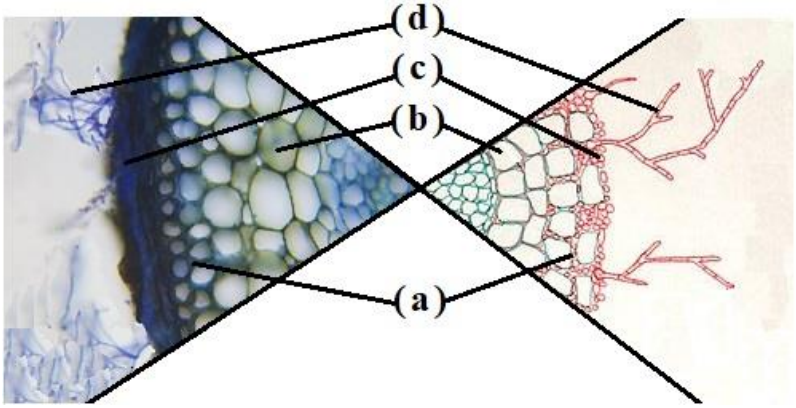


Figure 6. Coupe transversale et schéma d'une racine du cèdre colonisés par un champignon ectomycorhizien. (a) réseau de Hartig, (b) Cellule végétale, (c) manteau fongique, (d) Hyphes extra-radiculaires.

4.4.2. Signalisation fongique

Les modifications les plus évidentes de l'architecture du système racinaire (suite à l'interaction avec les champignons mycorhiziens) sont la formation précoce de racines latérales et une dichotomie des méristèmes apicaux chez un certain nombre d'espèces (Hodge et al., 2009). De sorte que seule la germination des spores peut directement stimuler l'architecture

racinaire comme le cas de *Medicago truncatula* qui montre une augmentation de leur architecture racinaire suite à la germination des spores du champignon *Gigaspora margarita* (Oláh et al., 2005). Ce qui suggère que l'établissement d'une association mycorhizienne entre les racines de la plante hôte et le mycélium des champignons symbiotiques nécessitent un échange de signaux coordonné entre les deux partenaires. Ce dialogue biochimique entre les champignons et leur plante hôte a pour premier objectif la stimulation de la formation des racines latérales et surtout des racines courtes qui sont les organes de l'association mycorhizienne (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2020). De plus, comme il a été reporté par Fusconi (2014), les exsudats fongiques impliqués dans la communication entre les champignons et leur plante hôte pendant la phase de pré-colonisation jouent un rôle bien documenté dans la formation des racines latérales. Ces signaux symbiotiques actifs libérés par les spores des champignons en germination ou par les racines mycorhizées sont souvent appelés "Myc-factors" (Liang et al., 2014; Rasmussen et al., 2016). Les molécules Myc-factors libérées par les champignons symbiotiques et perçus par les plantes hôtes peuvent également être libérées même en absence de ces plantes hôtes, en plus de leur rôle de signaux symbiotiques qui stimulent la formation de mycorhizes, ces molécules actives peuvent également agir comme des régulateurs de croissance des plantes qui modifient la croissance et le développement des racines (Fusconi, 2014).

4.4.3. Identification

L'identification des champignons ectomycorhiziens est facilement réalisée grâce aux caractéristiques morphologiques du sporocarpe (appelé également carpophore), cependant, les recherches sur les communautés fongiques ectomycorhiziennes basées uniquement sur cet organe ne peuvent pas fournir une image complète des communautés ectomycorhiziennes dans les écosystèmes naturels car certaines champignons ectomycorhiziens ne fructifient pas périodiquement et certains espèces ne forment pas de carpophore visible ou rarement (Wang et al., 2012). D'un autre côté, les champignons ectomycorhiziens diffèrent par la quantité et le type de mycélium extra-radiculaire qu'elles produisent (Agerer, 2001), et comme la structure de l'ectomycorhize est constituée de tissus fongiques, les ectomycorhizes formées par différentes espèces de champignons sont structurellement distinctes, en particulier en ce qui concerne la quantité de mycéliums extra-radiculaires produite, et la présence de différents types de rhizomorphes formés (Agerer, 1991). Ce qui conduit à la formation d'un complexe de différences morphologique et anatomique telles que la nature différente et le degré de ramification ectomycorhizienne, ainsi qu'un manteau et un rhizomorphe avec des caractéristiques différentes. De plus, la description des ectomycorhizes basée sur ces caractéristiques morphologiques et anatomiques des morphotypes permet la reconnaissance des taxons fongiques dans les échantillons de terrain et peut fournir l'identification des espèces (Pritsch et al., 2010). En parallèle à la caractérisation taxonomique, l'identification peut se faire par des outils moléculaires comme ceux utilisant les amorces ITS 1 (5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGC-3') et ITS 4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') et la petite sous unité ribosomale 5,8 S. La réalisation de cette technique se fait par l'extraction du matériel génétique, l'amplification PCR de ces espaceurs internes transcrits (ITS) et leur le séquençage, et en dernier lieu l'identité des séquences fongiques est obtenue après une recherche d'homologie dans des bases de données génétiques telles que le Genbank du Centre

National d'Informations Biotechnologiques (NCBI, http://ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/), le Projet de base de Données Ribosomale (RDP, http://www.psb.ugent.be/rRNA/blastrrna.html) et l'Institut Européen de Bioinformatique (EMBL-Bank, http://www.ebi.ac.uk/embl/) (Anderson and Cairney, 2004; Martin et al., 2002; Mitchell and Zuccaro, 2006).

4.4.4. Les préférences vis-à-vis de la plante hôte

Les champignons ectomycorhiziens sont un élément essentiel pour la diversité et le fonctionnement des écosystèmes terrestres (Talbot et al., 2013). Ils jouent un rôle important dans le maintien de la dynamique des communautés végétales dans les écosystèmes forestiers (Chai et al., 2013). De sorte que 94% des angiospermes et 100% des gymnospermes apparaissent comme des espèces mycorhizables (Wang and Qiu, 2006). Cependant, malgré le fait que la majorité des champignons ectomycorhiziens sont des hôtes généralistes (O'Hanlon and Harrington, 2012), certains résultats antérieurs des essais biologiques sur les semis ont indiqué que différents plantes-hôtes peuvent s'associer de manière sélective à différents groupes de champignons ectomycorhiziens (Ding et al., 2011). Par conséquent, la structure des communautés fongiques ectomycorhiziennes dans les écosystèmes forestiers est fortement contrôlée par cette préférence et cette sélectivité de la plante hôte (Põlme et al., 2018; Tedersoo et al., 2010, 2008). Parce que la compatibilité entre les champignons et l'hôte est importante pour la réussite de la colonisation des plantules (Ding et al., 2011). Ce qui suggère que la flexibilité écologique et l'activité des champignons ectomycorhiziens dépendent de leurs génotypes, des facteurs environnementaux, des génotypes des plantes hôtes et des interactions entre tous ces facteurs (Courty et al., 2011).

4.4.5. Champignons ectomycorhiziens de *cedrus atlantica* M.

Du fait que les champignons ectomycorhiziens diffèrent par leurs degrés de spécificité vis-à-vis de la plante hôte (Godbold, 2004), la richesse et la diversité floristique en plus des différentes interactions avec le biotope dépendent de l'identité des espèces fongiques. Malheureusement, jusqu'à présent, aucune base de données sur les espèces ectomycorhiziennes du cèdre de l'Atlas n'a été réalisé et le peu d'informations dont on dispose est encore éparpillé entre certaines études (Abourouh, 2000; Boukcim, 1999). Pour cela on a essayé dans cette partie de rassembler différentes informations sur les champignons ectomycorhiziens vivant avec *cedrus atlantica* M. (Tableau 2) ainsi que sur l'arbre phylogénétique des différentes groupes fongiques mycorhiziens du cèdre (Figure 7).

Tableau 2. Inventaire des champignons ectomycorhiziens récoltés sous *cedrus atlantica* M.

Espèce fongique	Localités	
Agaricus jonquille	MA (El Bhar)	(Boukcim, 1999)
Agaricus langei	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Agaricus purpurellus	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Agaricus silvaticus	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Agaricus silvicola	MA (Seheb) ; Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Amanita citrina	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Amanita gemmata	MA (Azrou et Tazekka)	Cité par Nounsi et al. (2014)
Amanita muscaria	Rif	(Abourouh, 2000)

Amanita rubescens	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Astraeus hygrometricus	MA (Seheb, EL Bhar)	(Boukcim, 1999)
Boletopsis leucomelaena	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Boletopsis subsquamosa	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Boletus erythropus	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Bovista lilacina	Rif (Ktama)	(Boukcim, 1999)
Calocera viscosa	MA (Bou Jrirt)	(Boukcim, 1999)
Calvatia excipuliformis	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Cenococcum geophilum	Plusieurs cédraies	Cité par Nounsi et al. (2014)
Chanterelles Sp.	MA (Ras El Ma)	(EL Amrani, 2011)
Chroogomphus rutilus	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Clathrus ruber	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Clitocybe alexandri	MA (Ifrane)	(El-Assfouri et al., 2003)
Clitocybe costata	Fr (Grammont, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Clitocybe dealbata	Fr (Grammont) MA (Seheb)	(Boukcim, 1999)
Clitocybe geophylla	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Clitocybe infundibuliformis	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Clitocybe nebularis	Fr (FEC, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Clitocybe nivea	Fr (FEC, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Clitocybe odora	MA (Ifrane); Atlas Blida (baleota)	(El-Assfouri et al., 2003)
Clitocybe petiophila	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Clitocybe pheophtalma	MA (Seheb); Fr (FEC, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Clitocybe squammulosa	MA (Seheb)	(Boukcim, 1999)
Clitocybe squamulosoides	Fr (Grammont)	(Boukcim, 1999)
Clitopilus prunulus	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Crinipellis tomentosa	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Crucibulum laeve	MA (Bou Jrirt)	(Boukcim, 1999)
Collybia butyracea	Rif (Ktama); Fr (FEC, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Collybia dryophila	MA(Seheb); Fr (Grammont, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Collybia kuehneriana	MA (Seheb)	(Boukcim, 1999)
Collybia nitellina	Atlas de Blida	(El-Assfouri et al., 2003)
Cortinarius anomalus	MA (Ifrane)	Cité par Nounsi et al. (2014)
Coriolus abietinum	MA (Bou Jrirt)	(Boukcim, 1999)
Cortinarius cedretorum	MA (Seheb) ; Rif (Ktama)	(Boukcim, 1999)
Cortinarius herculeus	Fr (FEC, Belvezet) ; MA(Seheb)	(Abourouh, 2000)
Cortinarius infractus	MA (EL Bhar)	(Boukcim, 1999)
Cortinarius multiformis	Rif ; MA (Azrou, Ifrane)	Cité par Nounsi et al. (2014)
Cortinarius odorifer	-	(Abourouh, 2000)
Conocybe sp.	MA (Bou Jrirt)	(Boukcim, 1999)
Cystoderma granulosum	MA (Seheb)	(Boukcim, 1999)
Flammulina velutipes	MA (Saheb)	(Boukcim, 1999)
Fomitopsis pinicola	Rif (Ktama)	(Boukcim, 1999)
Galerina autumnalis	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Galerina marginata	Fr (FEC, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Geastrum badium	MA (EL Bhar)	(Boukcim, 1999)
Geastrum fimbriatum	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)

Geastrum rufescens	MA (Seheb)	(Boukcim, 1999)
Geastrum sessile	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Gomphus crassipes	MA (Ifrane, Azrou, Moudemame)	(El-Assfouri et al., 2003)
Gomphus Sp.	MA (Ras El Ma)	(EL Amrani, 2011)
Hebeloma eburneum	MA (Seheb)	(Boukcim, 1999)
Hebeloma edurum	Fr (Grammont)	(Boukcim, 1999)
Hebeloma crustuliliforme	MA	(Abourouh, 2000)
Hebeloma hiemale	MA (Seheb)	(Abourouh, 2000)
Hebeloma pallidum	Rif (Ktama)	Cité par Nounsi et al. (2014)
Hebeloma sordidum	-	(Abourouh, 2000)
Hebeloma sinapizans	MA (Seheb) Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Hebeloma versipelle	MA (Seheb)	(Boukcim, 1999)
Hygrophoropsis aurantiaca	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Hygrophorus Sp.	MA (Ras El Ma)	(EL Amrani, 2011)
Hypholloma fasciculare	Rif (Ktama) ; Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Hyzrophorus purpurascens	MA (Seheb, El Bhar)	(Boukcim, 1999)
Inocybe geophylla	Rif ; MA ; Fr	Cité par Nounsi et al. (2014)
Inocybe praetervisa	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Irpex fuscoviolaceus	Rif (Ktama)	(Boukcim, 1999)
Laccaria sp.	Fr (Grammont)	(Boukcim, 1999)
Lepiota Clypeolaria	Fr (FEC, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Lepiota ignivolvata	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Lepiota gr. subincarnata	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Lepista flaccida	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Lepista inversa	Fr (FEC, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Lepista sordida	Fr (Grammont)	(Boukcim, 1999)
Leucocortinarius bulbiger	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Leucopaxillus amarus	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Lycoperdon Molle	Rif (Ktama)	(El-Assfouri et al., 2003)
Lycoperdon perlatum	MA (Seheb) ; Fr (FEC, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Lyophillum hymmendum	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Lyophillum melanoleucon	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Macrolepiota konradii	Rif (Ktama)	(Boukcim, 1999)
Macrolepiota mastoidea	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Macrolepiota procera	MA (Seheb, Bou Jrirt); Rif (Ktama)	(Boukcim, 1999)
Melanoleuca strictipes	MA (Seheb); Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Mycena galericulata	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Mycena rosea	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Mycena polygramma	MA (Bou Jrirt)	(Boukcim, 1999)
Mycena pura	Fr (Grammont, FEC, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Mycena Sp.	MA (Ras El Ma)	(EL Amrani, 2011)
Nolanea Sp.	MA (Ras El Ma)	(EL Amrani, 2011)
Panellus serotinus	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Panellus Sp.	MA (Ras El Ma)	(EL Amrani, 2011)
Paxillus involutus	Fr (Grammont, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Phellodon melaleucus	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)

Phellodon niger	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Pisolithus arrhizus	MA (Bou Jrirt)	(Boukcim, 1999)
pluteus Sp.	MA (Ras El Ma)	(EL Amrani, 2011)
Psilocybe cyanescens	MA (Bou Jrirt)	(Boukcim, 1999)
Postia styptica	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Pseudomphalina compressipes	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Ramaria cedretorum	MA (col de Taïlilout)	(El-Assfouri et al., 2003)
Ramaria gracilis	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Russula Sp.	MA (Ras El Ma)	(EL Amrani, 2011)
Russula acrifolia	MA ; HA ; Rif	Cité par Nounsi et al. (2014)
Russula adusta	Rif ; MA	Cité par Nounsi et al. (2014)
Russula albonigra	MA ; (Azrou et Moudemame)	Cité par Nounsi et al. (2014)
Russula amoenicolor	MA	(Abourouh, 2000)
Russula basifurcata	Rif ; (Jbel Dahdoh)	Cité par Nounsi et al. (2014)
Russula cyanoxantha	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Russula delica	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Russula maculata	MA (Seheb)	(Boukcim, 1999)
Sarcodon cirneum	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Sarcosphaera coronaria	MA (Tioumliline, Ifrane)	(El-Assfouri et al., 2003)
Sepultaria sumneriana	MA	(Abourouh, 2000)
Scenidium nitidum	MA (Bou Jrirt)	(Boukcim, 1999)
Scleroderma meridionale	Fr (Grammont)	(Boukcim, 1999)
Stereum hirsutum	MA (EL Bhar)	(Boukcim, 1999)
Strobilurus stephanocystis	Fr (FEC, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Stropharia coronilla	MA (EL Bhar, Bou Jrirt)	(Boukcim, 1999)
Thelephora caryophyllea	Fr (grammont)	(Boukcim, 1999)
Trametes hirsuta	MA (Bou Jrirt)	(Boukcim, 1999)
Trametes versicolor	Rif (Ktama)	(Boukcim, 1999)
Tricholoma batschii	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Tricholoma caligatum	Rif ; rare au MA	(Abourouh, 2000)
Tricholoma cedrorum	Rif ; très rare au MA	(Abourouh, 2000)
Tricholoma flavovirens	Rif (Ktama)	Cité par Nounsi et al. (2014)
Tricholoma, myomyces	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Tricholoma orirubens	MA (Seheb)	(Boukcim, 1999)
Tricholomopsis rutilans	Fr (Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Tricholoma saponaceum	Rif	Cité par Nounsi et al. (2014)
Tricholoma sejunctum	Rif (Bab-Bessene)	Cité par Nounsi et al. (2014)
Tricholoma scalpruratum	Fr (Grammont, Belvezet)	(Boukcim, 1999)
Tricholoma terreum	Rif ; MA	(Abourouh, 2000)
Tricholoma tridentinum	Rif ; MA	(Abourouh, 2000)
Tomentella echinospora	Rif	Cité par Nounsi et al. (2014)
Xanthochrous Sp.	MA (Ras El Ma)	(EL Amrani, 2011)
Xerocomus chrysenteron	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)
Xerocomus subtomentosus	Fr (FEC)	(Boukcim, 1999)

HA : Haut Atlas Marocain ; FEC : Forêt des Ecrivains Combattants ; Fr : France ; MA : Moyen Atlas Marocain.

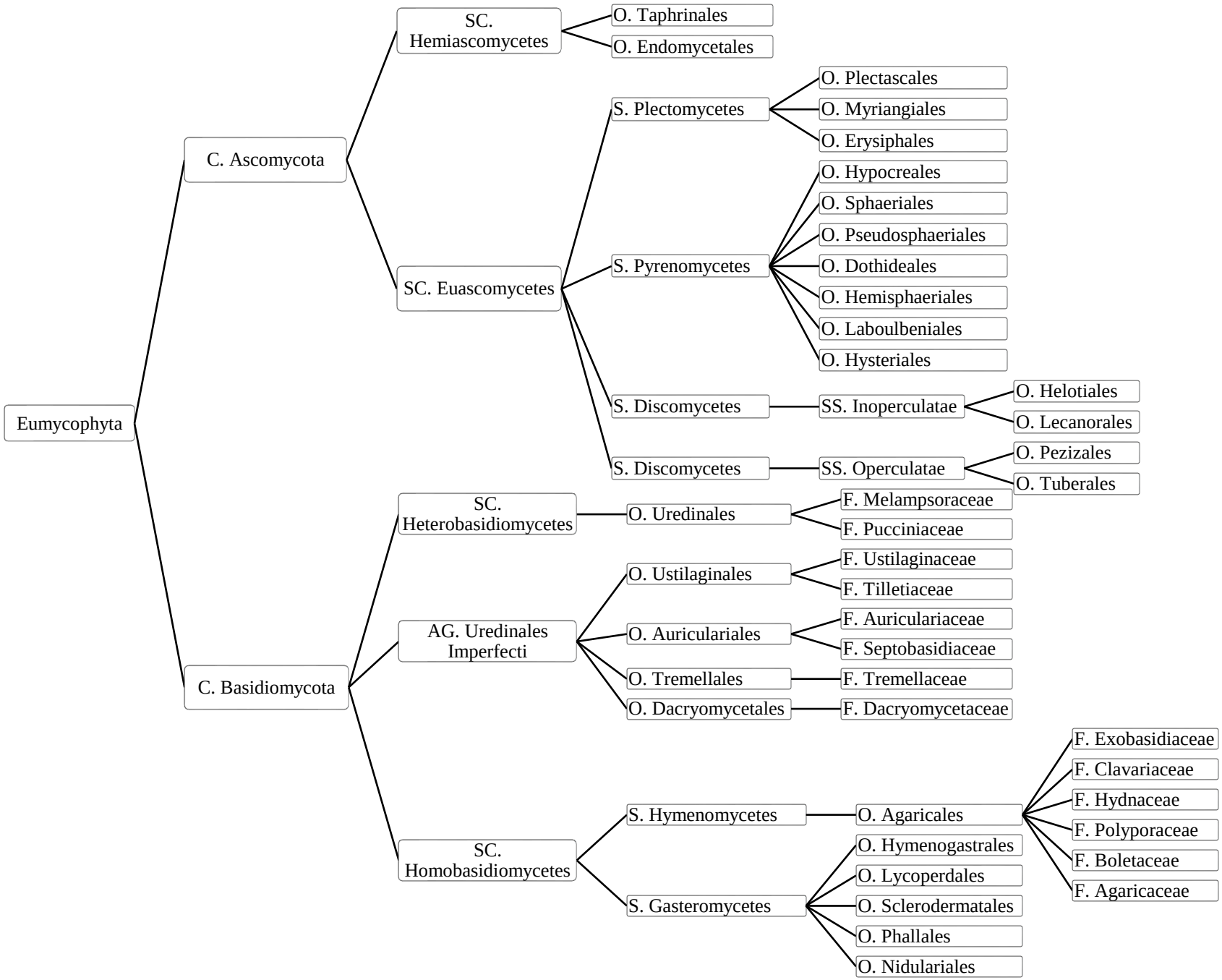

Eumycophyta
C. Ascomycota
SC. Hemiascomycetes
O. Taphrinales
O. Endomycetales
SC. Euascomycetes
S. Plectomycetes
O. Plectascales
O. Myriangiales
O. Erysiphales
S. Pyrenomycetes
O. Hypocreales
O. Sphaeriales
O. Pseudosphaeriales
O. Dothideales
O. Hemisphaeriales
O. Laboulbeniales
O. Hysteriales
S. Discomycetes
SS. Inoperculatae
O. Helotiales
O. Lecanorales
S. Discomycetes
SS. Operculatae
O. Pezizales
O. Tuberales
C. Basidiomycota
SC. Heterobasidiomycetes
O. Uredinales
F. Melampsoraceae
F. Pucciniaceae
AG. Uredinales Imperfecti
O. Ustilaginales
F. Ustilaginaceae
F. Tilletiaceae
O. Auriculariales
F. Auriculariaceae
F. Septobasidiaceae
O. Tremellales
F. Tremellaceae
O. Dacryomycetales
F. Dacryomycetaceae
SC. Homobasidiomycetes
S. Hymenomycetes
O. Agaricales
F. Exobasidiaceae
F. Clavariaceae
F. Hydnaceae
F. Polyporaceae
F. Boletaceae
F. Agaricaceae
S. Gasteromycetes
O. Hymenogastrales
O. Lycoperdales
O. Sclerodermatales
O. Phallales
O. Nidulariales

Figure 7. L'arbre phylogénétique des différentes groupes fongiques mycorhiziennes de *cedrus atlantica* M.. AG : Groupe artificiel ; C : Classe ; F : Famille ; O : Ordre ; S : Série ; SC : Sous-Classe ; SS : Sous-Série (Buscot and Herrmann, 2004).

4.4.6. Les facteurs influençant l'ectomycorhize

La diversité élevée des champignons ectomycorhiziens est critique pour l'établissement des plantules forestières (Ding et al., 2011), par la suite, elle constitue une condition préalable importante pour des écosystèmes forestiers sains qui devraient être préservés de manière durable (Mardji, 2014). Il est donc essentiel d'étudier les facteurs susceptibles de moduler la diversité et la composition de la communauté fongique ectomycorhizienne (Ding et al., 2011). Différentes recherches montrent que la diversité des champignons ectomycorhiziens est contrôlée par un grand nombre de facteurs de sorte qu'une même composition forestière (Buscardo et al., 2011; Ma et al., 2010; Palmer et al., 2008) ou même un sol local (Twieg et al., 2009) peuvent montrer des différences significatives dans la diversité des champignons ectomycorhiziens. Cela suggère que les communautés ectomycorhiziennes peuvent varier spatialement et temporellement en réponse à des changements microenvironnementaux de l'échelle locale à l'échelle régionale (Talbot et al., 2013). Cependant, tous les facteurs attribués au changement de la diversité des champignons ectomycorhiziens peuvent être divisés en facteurs biotiques et abiotiques.

4.4.7. Le microenvironnement

Du fait que la croissance des plantes et la diversité des champignons ectomycorhiziens dépendent fortement de l'état des nutriments du sol en particulier l'azote et le phosphore, la disponibilité en ces deux éléments et d'autres devraient être bien équilibrés car la carence ou l'excès en azote peut réduire la diversité des champignons ectomycorhiziens et également l'association avec l'hôte (Parrent and Vilgalys, 2007; Yoneyama et al., 2007). De plus, les conditions du microenvironnement tel que la concentration du CO_2, l'humidité relative, le pH, les niveaux de phytohormones ont également un effet important sur la diversité des champignons ectomycorhiziens (Chai et al., 2013).

4.4.8. Les bactéries

Dans des conditions forestières naturelles, la richesse en espèces ectomycorhiziennes et la structure de ces communautés est entourée d'un complexe de communautés microbiennes libres qui interagissent et modulent ainsi l'association et la fonction mycorhiziennes (Frey-Klett et al., 2007). Du fait que les champignons ectomycorhiziens produisent des enzymes extracellulaires pour dégrader la matière organique complexe, ils peuvent être concurrencés directement par les bactéries du sol pour les nutriments (Liu et al., 2018a; Svenningsen et al., 2018). À côté de ce rôle négatif des microorganismes libres de la rhizosphère, les champignons ectomycorhiziens peuvent être influencés positivement par les chronoséquences des bactéries vivant dans le sol. Il a été montré que certaines catégories de bactéries appelées "Les bactéries auxiliaires de la mycorrhization" peuvent favoriser la formation de l'association ectomycorhiziennes entre les plantes hôtes et les champignons mycorhiziens, ainsi que la fonction de cette symbiose dans l'écosystème (Garbaye, 1994). De plus, l'association ectomycorhizienne montre une stimulation en réponse à la majorité des espèces bactériennes isolées du manteau de l'ectomycorhize

racinaire entre *Pinus radiata* et *Rhizopogon luteolus* (Frey-Klett et al., 2007; Garbaye and Bowen, 1989). De même, l'établissement de l'ectomycorhize entre *Acacia holosericea* et *Pisolithus sp*. est stimulée par les bactéries auxiliaires isolées de la mycorhizosphère naturelle de ces espèces (Founoune et al., 2002). Cependant, ces bactéries auxiliaires se trouvent également à la surface des racines mycorhizées et à des emplacements intercellulaires et intracellulaires dans le manteau et le réseau de Hartig (Chai et al., 2013).

4.4.9. Le génotype de la plante hôte

L'espèce de la plante hôte constitue le premier facteur biotique considérablement corrélé à la diversité et à la richesse en espèces ectomycorhiziennes. Il a été démontré que le remplacement d'une forêt indigène par une espèce d'arbre exotique, bien que les espèces d'arbres de remplacement puissent être colonisées par le même champignon, réduit généralement la répartition des champignons ectomycorhiziens indigènes (O'Hanlon and Harrington, 2012). De plus, la différence dans la composition de plantes hôtes de l'écosystème forestier donne naissance à différentes communautés de champignons ectomycorhiziens (Chai et al., 2013).

4.4.10. Production

La production du mycélium extra-radiculaire dépend de plusieurs facteurs liés à l'arbre hôte, par ex. la disponibilité de l'hôte, l'abondance racinaire et l'âge des hôtes (Ortega-Martínez et al., 2011; Wang et al., 2012) ; les facteurs environnementaux tels que la disponibilité des nutriments, l'humidité du sol (Lehto and Zwiazek, 2011) et tous les différents facteurs qui affectent l'allocation et la disponibilité du carbone comme la défoliation (Ekblad et al., 2013; Saravesi et al., 2008). Cependant, la production de mycéliums extra-radiculaires varie considérablement entre les différents sites et peut atteindre 980 kg ha^{-1} an^{-1} ou une moyenne de 160 kg de matière sèche ha^{-1} an^{-1} uniquement dans les 10 cm supérieurs du sol forestier (Mikusinska et al., 2013). Ce qui signifie que la production de mycéliums extra-radiculaires est plus élevée dans les couches superficielles du sol et diminue avec la profondeur comme le cas de la distribution des racines. Cependant, le fait que les couches superficielles du sol sont généralement constituées de quelques cm d'épaisseur seulement, plus de la moitié du mycélium extra-radiculaire produit peut-être enfoncée dans la couche minérale du sol (Wallander et al. 2004; Mikusinska et al. 2013).

5. L'impédance mécanique

5.1. Présentation

En plus des caractéristiques biologiques et physico-chimiques, les propriétés mécaniques du sol sont très hétérogènes (Jin et al., 2013), de sorte que l'impédance mécanique du sol est souvent reconnue comme un problème critique pour la croissance des racines des plantes et pour la qualité du sol (Lipiec et al., 2012). En particulier, le compactage du sol et les barrières physiques formées par les différentes particules de sol représentent la principale cause qui peut limiter le développement de l'architecture racinaire, limitant ainsi l'alimentation en eau et en nutriments et par conséquent le maintien et la croissance des plantules (Chen et al., 2014). Cependant, la réponse des plantes à cette limitation dépend du stade de croissance des plantes

et également de l'organe, mais le plus important est que la réponse ne devient clairement apparente qu'après une longue période depuis le début de la perception du stress (Trupiano et al., 2012). De plus, au cours des dernières décennies, les chercheurs se sont attachés davantage à étudier le rôle critique qui joue la contrainte physique du sol sur la croissance et le développement des racines et les conséquences sur le maintiennent des jeunes plantules (Grzesiak et al., 2017; Ramalingam et al., 2017; Somerville et al., 2018).

5.2. Effets de l'impédance mécanique sur la qualité du sol

Les propriétés mécaniques du sol, telles que la texture, la teneur en matière organique et en différents types de minéral, et la teneur en humidité sont un trait environnemental majeur qui contrôle la croissance et le développement des plantes, car ces propriétés déterminent le niveau de compactage et d'impédance mécanique du sol (Chen et al., 2014). Par la suite, le degré de compactage du sol détermine le rapport des solides, des liquides et des gaz dans le substrat (Wang et al., 2019), et donc la croissance et le développement des racines des plantes. De plus, le compactage du sol peut restreindre le mouvement des gaz et des racines (Busse et al., 2017) par la diminution de la macroporosité, la porosité totale et l'augmentation des pores fins ce qui affecte par conséquent la continuité des pores et l'anisotropie des flux (Lipiec et al., 2012). D'autre part, la matrice du sol constituée principalement / uniquement de pores très fins limitera mécaniquement la croissance des racines dans le sol sec et provoquera une asphyxie racinaire, aération insuffisante, dans le sol humide (Grzesiak et al., 2017; Somerville et al., 2018). Ce qui suggère la relation élevée entre le compactage et l'humidité du sol. De même plusieurs études ont rapporté que l'effet de l'impédance du sol et de l'impédance mécanique sur la croissance des racines augmente avec la diminution de l'humidité du sol malgré le fait que l'impédance du sol augmente de façon non linéaire avec la diminution de l'humidité du sol (Bengough et al., 2011; Chimungu et al., 2015). Dans l'ensemble, la contrainte mécanique et le stress hydrique agissent comme des contraintes interdépendantes qui peuvent influencer simultanément le développement et la distribution des racines (Chen et al., 2014). En d'autres termes, c'est la combinaison entre la contrainte mécanique et la carence en eau qui limite la croissance des racines dans le sol sec (Chimungu et al., 2015).

5.3. La réponse des plantes à la contrainte mécanique

5.3.1. Limitation

Les racines sont continuellement exposées à différents niveaux de contraintes mécaniques du sol qui entraînent souvent une grande variabilité dans la morphologie de l'appareil racinaire ; comme une adaptation / réponse morphogénétique à ces stress environnementaux (Trupiano et al., 2012). Les changements du système racinaire les plus évidents en réponse aux contraintes mécaniques sont principalement des changements dans la forme, l'orientation, la production et la densité des racines latérales, et sont souvent accompagnés de modifications anatomiques comme le nombre, le modèle et la morphologie des cellules (Potocka and Szymanowska-Pułka, 2018).

Une impédance mécanique accrue du sol, causée par des couches de sol compactés, des obstacles physiques et / ou le frottement avec des particules du sol, entraîne une limitation

physique de la croissance des racines des plantes, en particulier pour l'allongement et la pénétration des racines (Bengough et al., 2011; Yan et al., 2017). Cette limitation affecte négativement l'exploration des sols en restreignant l'exploration des sols par les racines et l'accès aux nutriments et à l'eau nécessaires à la croissance et à la différenciation des plantes (Colombi et al., 2017). De plus, cette contrainte mécanique restreint l'enracinement en profondeur ainsi que l'enracinement latéral car il a été prouvé récemment, chez les plantules de *Cedrus atlantica*, que l'augmentation de l'impédance mécanique du sol diminue la longueur des racines primaires et latérales même si elle stimule la formation des racines latérales (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2020). De même, il a été démontré que le compactage élevé du milieu diminue la teneur des racines en éléments minéraux tels que P, K, Mg, Mn, Fe, Cu et Zn (Wang et al., 2019). Dans l'ensemble, la présence de couches de sol dur ou compacté sur la morphologie des racines empêche souvent l'exploitation des nutriments du sol, ce qui diminue l'absorption des éléments minéraux en raison de la faible architecture du système racinaire (Chimungu et al., 2015; Nawaz et al., 2013). En plus de l'inhibition de la longueur des racines par la dureté du sol, il stimule également l'épaississement des racines. Par conséquent, cette relation négative entre la taille du système racinaire et le compactage du sol (Czyż, 2004) oblige les plantes à investir plus d'énergie pour explorer des sols avec une impédance mécanique élevée (Colombi et al., 2017). Ce qui se reflète négativement sur la partie aérienne ; car il existe plusieurs études qui montrent que la réponse des plantes au compactage du sol entraîne une réduction significative de la biomasse, de la superficie et du nombre de feuilles et aussi de la biomasse des tiges chez les plantules de *Pinus contorta* Dougl. Ex. Loud. var. *latifolia Engelm* (Blouin et al., 2008). D'autre part, l'effet du compactage du sol sur la croissance des plantes n'est pas toujours négatif mais dépend du degré de compactage de sorte que le compactage à un niveau modéré peut influencer positivement la croissance des plantes alors que le dépassement du seuil de résistance des plantules, varie d'une espèce à une autre, entraîne une réduction de la biomasse végétale (Wang et al., 2019).

5.3.2. Réponses morphologiques

L'augmentation du diamètre des racines est la réponse commune la plus importante des plantes qui poussent à travers un sol avec une impédance mécanique très élevée. Cet ajustement racinaire modère fortement les propriétés biomécaniques des racines et la capacité des racines à pénétrer les couches dures du sol (Chimungu et al., 2015). Cependant, les racines les plus épaisses soient plus efficaces pour une bonne pénétration des couches dures de sol et offrent également une haute résistance face au sol compacté (Clark et al., 2003; Jin et al., 2013) car cela réduit le risque de flambage des racines à travers l'amélioration de la résistance à la flexion, diminue le stress de pénétration et stabilise les racines (Bengough et al., 2011; Jin et al., 2013). De plus, l'épaississement des racines en réponse à la contrainte mécanique est une caractéristique d'un large éventail d'espèces dans des conditions de terrain et de laboratoire (Colombi et al., 2017).

L'incidence de l'angle racinaire constitue un deuxième aspect important de l'adaptation du système racinaire à la contrainte mécanique, car la propagation angulaire étroite des racines a un effet important sur la probabilité de pénétration des racines et un enracinement plus profond par la suite (Jin et al., 2015). Cette réponse racinaire est favorisée par le phénomène de

gravitropisme (Yan et al., 2017). Cependant, les racines latérales sont plus susceptibles de pénétrer la couche horizontale du sol compacté ou lorsqu'elles rencontrent un obstacle physique, la probabilité accrue de pénétration horizontale peut remplacer l'échec de la racine primaire à traverser l'obstacle rencontré (Jin et al., 2015), ou même si la racine primaire ne peut pas s'échapper de ces mécano-stimulus par l'altération morphogénétique du thigmotropisme (réponse directionnelle d'un organe végétal au toucher ou au contact physique avec un objet solide) (Wyatt and Kiss, 2013; Yan et al., 2017). Par conséquent, cette interaction complexe entre la croissance racinaire et le contrôle des mecano-stimulus contribue à l'adaptation des plantes à ces types de contraintes environnementales (Yan et al., 2017). De plus, le renouvellement cellulaire et le détachement cellulaire au niveau de la coiffe racinaire contribuent fortement à l'adaptation de la plante aux conditions de sol contraignantes, malgré le fait qu'il augmente les coûts métaboliques, car ces cellules libérées dans la rhizosphère agissent, simultanément avec les mucus des exsudats racinaires, comme un lubrifiant qui modère les forces de friction entre les racines et le milieu (Colombi et al., 2017). Cependant, des interactions entre ces modifications morphogénétiques et d'autres facteurs environnementaux tels que la température, la durée du jour, la nutrition minérale peuvent également être mises en jeu (Trupiano et al., 2012).

5.3.3. Réponses anatomiques

L'augmentation du diamètre radiculaire se traduit anatomiquement par une augmentation de la surface corticale (Chen et al., 2014) ; ce qui coïncide avec un nombre et une taille plus élevés des cellules corticales et s'accompagne également d'une altération du taux de production cellulaire au niveau de la coiffe radiculaire (Iijima et al., 2003; Lipiec et al., 2012). Comme indiqué ci-dessus, les plantes doivent investir plus d'énergie pour explorer les sols à haute contrainte mécanique, il semble donc que la réduction du nombre de cellules corticales puisse réduire le coût métabolique pour l'exploration du sol mais cela affaiblit la résistance de la racine à percer les couches de sol à haute impédance mécanique (Chimungu et al., 2015). Ainsi, il a été montré sur des plantules de *Cedrus atlantica* que l'augmentation de la contrainte mécanique du milieu stimule le diamètre de la racine primaire par la stimulation de l'épiderme, du cylindre central et surtout du cortex en taille et en nombre et de cellules (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2020). Dans l'ensemble, on peut suggérer que les réponses anatomiques des racines sont les meilleurs prédicteurs de la capacité de pénétration des racines dans les milieux à forte contrainte mécanique. Cette sensibilité élevée de l'anatomie racinaire aux propriétés mécaniques du sol est due au fait que les changements dans l'anatomie racinaire modifient la capacité des plantes à utiliser efficacement l'eau et les nutriments ainsi que la résistance hydraulique du système racinaire (Lipiec et al., 2012). Ces réponses morpho-anatomiques à l'augmentation de la contrainte mécanique du sol visent à promouvoir les forces radiculaires, grâce à des contraintes de pénétration plus élevées, nécessaires pour pénétrer le sol avec succès ; par conséquent, cette stratégie racinaire des plantes nécessite de l'énergie supplémentaire pour une exploration efficace du sol et par la suite la croissance et le développement des plantes (Colombi et al., 2017; Ruiz et al., 2016). Cependant, peu d'études ont été réalisées pour comprendre la relation entre les phénotypes de l'anatomie racinaire, leurs propriétés biomécaniques et leur capacité de pénétration qui ne sont pas encore bien comprises et nécessitent plus d'investigations (Lynch and Wojciechowski, 2015).

5.3.4. Réponses métaboliques et hormonales

En plus de l'altération des évènements cytologiques décrits ci-dessus, les variations morphogénétiques impliquent également une série d'événements très complexes au niveau moléculaire, cellulaire et tissulaire, avec l'implication de la signalisation phytohormonales et d'autres voies métaboliques (Trupiano et al., 2012). Récemment, des chercheurs ont montré que le compactage du milieu augmente la teneur en Ca au niveau des racines et que le Ca était une molécule de signalisation qui pouvait réguler l'absorption d'autres éléments nutritifs, de même, ils ont montré que le Ca pouvait réguler l'absorption de P, K , Fe et Mg (Wang et al., 2019). Comme exemple de l'implication de la signalisation hormonale endogène, il a été rapporté que l'impédance mécanique du sol peut altérer la réponse de l'auxine dans les racines des plantes (Szymanowska-Pułka, 2013). De plus, Wang et al. (2019) ont montré que cette altération de la réponse de l'auxine se manifeste par une inhibition de la distribution longitudinale de l'auxine dans les cellules racinaires, suite à une augmentation de la teneur en Ca, ce qui améliore la distribution latérale de l'auxine à travers les cellules racinaires, par conséquent, elle stabilise la structure de la paroi cellulaire des racines, augmente la plasticité de la paroi cellulaire et favorise l'expansion renforcée des cellules racinaires (Hepler, 2005).

6. Caractéristiques physicochimiques du sol

6.1. L'azote

Les plantes peuvent acquérir de l'azote par leurs racines dans le sol sous des formes inorganiques (nitrate et ammonium) et organiques (urée, acides aminés, peptides) (Kiba and Krapp, 2016). Dans des conditions naturelles, la disponibilité du nitrate et de l'ammonium, les deux formes d'azote utilisées par les plantes dans la plupart des sols, est très variable en fonction de divers facteurs biotiques et abiotiques tels que les propriétés mécaniques et physico-chimiques du sol ainsi que l'activité microbienne. De plus, sa disponibilité est généralement faible dans la plupart des écosystèmes des sols forestiers et incapable de répondre aux exigences de la croissance des plantes (Song et al., 2018). Le fait que l'azote est un facteur déterminant de la croissance et du développement des plantes et il est requis en très grande quantité, cela fait de l'azote un facteur limitant majeur dans la plupart des écosystèmes terrestres (Zhang et al., 2007). De plus, la variation de la concentration de l'azote disponible dans le milieu affecte différemment la croissance des plantes à différents niveaux tels que l'état nutritionnel des plantules, le partage de la biomasse entre les racines et les pousses, la morphologie des racines, l'élasticité de la paroi cellulaire, le nombre de cellules méristématiques, la croissance cellulaire (Razaq et al., 2017b) ainsi que les réponses moléculaires telles que celles qui régissent son absorption et son transport (Nacry et al., 2013), de même, toutes ces réponses sont sous une courbe dose-effet avec un optimum.

La source d'azote inorganique est très variable à la fois dans l'espace et dans le temps, même à petite échelle (Norby et al., 2019), ce qui pousse les plantes à impliquer différentes stratégies pour lutter contre ses fluctuations dans le milieu naturel. La réponse la plus adaptée qui peut-être déployer par la plante est l'utilisation de différents types de transporteurs pour l'acquisition de l'azote ; Il est bien connu que l'ammonium et le nitrate sont absorbés activement par les cellules racinaires à travers différents ensembles de transporteurs localisés sur la

membrane plasmique (Kiba and Krapp, 2016). En fonction de la concentration d'azote dans la rhizosphère environnante, les plantes régulent leurs systèmes d'absorption vis-à-vis les sources d'azote disponibles, mais également une rétroaction systémique sur l'état de l'azote dans le sol peut être impliquée par des signaux dans la plante entière afin de réguler l'absorption d'azote (Martín-Rejano et al., 2011). Dans presque toutes les espèces étudiées à ce jour, ces systèmes d'absorption combinent deux groupes de transporteurs, tant pour le nitrate que pour l'ammonium, qui appartiennent à des familles multigéniques qui opèrent à différentes concentrations d'azote disponible. Le premier groupe de transporteurs, communément appelés systèmes de transport à haute affinité, fonctionnent à une faible concentration d'azote et ils sont capables de collecter les ions du milieu à des concentrations aussi faibles que 1 μM et sont saturables à une concentration donnée (Nacry et al., 2013). Le deuxième groupe de transporteurs, communément appelé systèmes de transport à faible affinité, fonctionne à des concentrations élevées généralement supérieures à 0,5 ou 1 mM selon les espèces, ces transporteurs ne sont pas saturables et montrent une augmentation linéaire en réponse à l'augmentation de la concentration d'azote du milieu (Nacry et al., 2013).

La plasticité de l'architecture du système racinaire est d'une importance cruciale, en particulier pour l'acquisition de l'azote à partir du sol (Martín-Rejano et al., 2011). En plus de leur capacité à réguler les systèmes de transporteurs d'absorption d'azote, les plantes sont également capables d'adapter leur croissance et leur développement racinaires pour maintenir l'homéostasie de l'azote (Nacry et al., 2013). Parce que les différents processus d'altération tels que la division cellulaire au niveau des méristèmes racinaires, l'allongement racinaire, la formation de racines latérales ont la capacité de développer différents types d'architecture racinaire en fonction des signaux locaux détectés par les racines à propos de la disponibilité d'azote dans le sol ainsi que l'état nutritionnel de la plante elle-même (Martín-Rejano et al., 2011). Cette modulation de l'architecture racinaire peut améliorer l'absorption d'azote en augmentant la surface d'absorption des racines et également en orientant la croissance des racines vers des parcelles riches en azote (Kiba and Krapp, 2016). Plusieurs aspects différents de la morphologie racinaire en réponse à l'insuffisance d'azote sont rapportés (Forde, 2014; Giehl et al., 2014). Généralement, compte tenu de la forte mobilité de l'azote dans le sol (Kiba and Krapp, 2016), la masse racinaire totale est répartie verticalement de sorte que les augmentations les plus importantes de la masse racinaire se produisent à des profondeurs de sol inférieurs à −30 cm, ce qui entraîne une meilleure extraction de l'azote à partir des couches profondes du sol (McMurtrie et al., 2012). Toutefois les mécanismes de régulation impliqués dans la réponse à la fluctuation de l'azote dans le sol sont multiples et impliquent également une régulation hormonale. En outre, il a été récemment démontré que ce réseau régulateur complexe implique également du calcium (Ca_2^+) qui agit comme messager secondaire dans la réponse primaire à la carence en azote (Riveras et al., 2015).

6.2. Le phosphore

Le phosphore est considéré comme le deuxième nutriment majeur qui limite la croissance des plantes et comme un nutriment principal pour leur croissance (Razaq et al., 2017b). Cette importance est acquise de son rôle essentiel pour la division cellulaire, la reproduction et le métabolisme des plantes et son rôle est également lié à l'acquisition, au stockage et à l'utilisation

de l'énergie (Razaq et al., 2017b), d'où sa corrélation positive avec la croissance des plantes. Par exemple, leur application stimule la hauteur de la plante, le diamètre du collet racinaire et le diamètre de la tige ainsi que d'autres paramètres de croissance (Cicek et al., 2010; Huda et al., 2007). En plus de l'effet du phosphore sur la croissance, il peut affecter indirectement le maintien des plantes par leur effet sur la composition microbienne du sol ; DeForest et al. (2012) montrent que les pools de phosphore disponibles étaient fortement corrélés à la composition microbienne. De plus, la disponibilité du phosphore peut moduler la réponse des racines au stress salin par le changement de l'architecture racinaire (Kawa et al., 2016). Cependant, la majorité des écosystèmes des sols forestiers sont généralement caractérisés par une forte carence en phosphore (Nguyen and Stangoulis, 2019). Parce que la plus grande partie du phosphore disponible pour les plantes est liée aux oxydes d'Al / Fe dans les sols acides ou au carbonate de calcium dans les sols alcalins, moins de 1% du phosphore total dans les sols (varie de 0,2 g kg^{-1} à 3,0 g kg^{-1}) est accessible aux plantes (Zhou et al., 2016). Aussi parce que l'élément phosphore est une ressource finie et s'épuise lentement de la roche-mère phosphatée (Cordell et al., 2009). D'autre part, la modification de la morphologie et l'architecture du système racinaire sont les principaux mécanismes d'adaptation que les plantes peuvent utiliser pour répondre à une carence en phosphore, par exemple, les plantes peuvent favoriser la croissance et le développement de ses racines latérales comme un ajustement de leur système racinaire en réponse à la carence en phosphore (Nguyen and Stangoulis, 2019; Niu et al., 2013). Parallèlement, cette stimulation de la densité, de la longueur et de la surface des racines latérales (Razaq et al., 2017b; Ruiz Herrera et al., 2015) implique également l'inhibition de l'allongement de la racine principale par un arrêt immédiat de l'allongement cellulaire dans la zone d'élongation suivie d'une interruption du maintien du méristème apical racinaire (Balzergue et al., 2017; Singh et al., 2018). Outre ces changements morphologiques racinaires qui permettent l'accessibilité au phosphore du sol là où elle est plus disponible (Singh et al., 2018), d'autres stratégies peuvent être utilisées pour augmenter l'absorption du phosphate du sol ; comme l'augmentation de leur mobilité dans le sol à travers la libération de différents anions, acides organiques et des phosphatases (Meng et al., 2013).

6.3. La matière organique du sol

Le sol contient le plus grand réservoir de carbone de l'écosystème terrestre beaucoup plus que dans la végétation, l'atmosphère ou les deux ensemble (Ren et al., 2018). De plus, la matière organique du sol est considérée comme l'indicateur le plus important de la qualité du sol et de la durabilité de la croissance des plantes (Giacometti et al., 2013), mais ses changements au fil du temps sont lents et leur effet sur les différentes composantes de l'écosystème nécessite beaucoup de temps avant d'être détectable expérimentalement (Giacometti et al., 2013). D'autre part, la fertilisation organique sous forme d'amendements en résidus des végétaux ligneux est bien connue pour améliorer la croissance des plantes (Z. Li et al., 2018) en améliorant le carbone organique du sol qui maintient et améliore les propriétés biologiques, physiques, chimiques et hydrologiques du sol (L.-J. Li et al., 2018). Le carbone organique du sol améliore les propriétés biologiques du sol (Godde et al., 2016) grâce à l'amélioration de l'activité, la fonction et la biomasse microbienne, parce que la matière organique du sol agit comme une source de carbone et d'énergie pour les communautés microbiennes du sol (Jin et al., 2018). De plus, la matière

organique du sol améliore également les propriétés physiques du sol (Godde et al., 2016) car elle s'intègre aux constituants minéraux du sol et agit comme un constituant léger facilement pénétrable par les racines en présence d'une barrière mécanique. De plus, la matière organique du sol affecte la distribution des agrégats du sol en tant qu'agent de liaison, ce qui augmente la proportion de grands et de petites macro-agrégats (Mangalassery et al., 2019) ; par la suite, la réduction de la contrainte mécanique du sol (Bulmer et al., 2007). Le carbone organique du sol joue un rôle important dans le renouvellement des nutriments dans le sol (Ding et al., 2017) et améliore la fertilité du sol agissant d'une part comme source de nutriments et d'autre part comme un réservoir des nutriments du sol (Mangalassery et al., 2019). Il a été démontré que les éléments N, P et K du sol sont considérablement améliorés suite à un amendement par la matière organique forestière (Z. Li et al., 2018). Outre leur effet sur les nutriments du sol, la matière organique du sol améliore les propriétés chimiques du sol (Godde et al., 2016) puisqu'elle agit comme un tampon qui équilibre les autres propriétés chimiques telles que le pH, la conductivité électrique et peut même doubler la capacité d'échange cationique dans le sol (Z. Li et al., 2018; Ramos et al., 2018). D'autre part, la capacité de rétention d'eau du sol dépend en grande partie de la teneur en matière organique du sol, cependant, l'augmentation du carbone organique du sol est largement considérée comme un élément bénéfique pour l'état hydrique du sol (Godde et al., 2016). Il a été démontré que les amendements par la matière organique améliorent la persistance de l'humidité dans le sol (Z. Li et al., 2018), cette amélioration des propriétés hydrologiques du sol est réalisée grâce à la capacité de la matière organique végétale à augmenter les capacités d'infiltration, de capture et de rétention de l'eau (Mangalassery et al., 2019) ; afin qu'il fonctionne mieux qu'un film du plastique-polyéthylènique pour maintenir une humidité élevée dans le sol (Splawski et al., 2016).

6.4. Le pH du sol

Un faible pH et une haute activité des ions hydrogène (H^+) sur les sols acides, généralement à un pH inférieur à 5,0, stimulent la libération de l'aluminium sous une forme ionique soluble (Chen and Liao, 2016). Parallèlement, le faible pH améliore la fixation du phosphore par les oxydes d'aluminium et de fer (Fink et al., 2016). Ainsi, une forte baisse de la biodisponibilité du phosphore inorganique (DeForest et al., 2012) et par conséquent une mauvaise croissance des plantes (Iqbal, 2014). Cela suggère que le sol acide exerce un effet double et simultané sur la croissance et le développement des racines des plantes, à la fois toxicité de l'aluminium et carence en phosphore inorganique (Chen and Liao, 2016). D'un autre côté, l'alcalinité du sol peut également affecter négativement l'accumulation de nutriments et la croissance des plantes. Ce stress alcalin fait référence à l'abondance de différents sels alcalins tels que $CaCO_3$, Na_2CO_3 ou $NaHCO_3$. Il a été abordé dans de nombreuses études que l'alcalinité plutôt que la salinité est la principale contrainte pour la croissance et le développement des plantes (Paz et al., 2012). Parce que les sols alcalins notamment calcaires inhibent la croissance des plantes directement par adsorption et diminuent ainsi la solubilité de certains éléments minéraux comme le fer, le manganèse et le zinc (Labidi et al., 2012), induisant par la suite un déséquilibre des ions du sol (Ishida et al., 2009). De même, ce déséquilibre chimique provoqué par le stress d'alcalinité peut fortement influencer la structure et les fonctions de la communauté microbienne du sol (DeForest et al., 2012). En dépit du fait que le carbonate de calcium peut stimuler le

développement du mycélium des champignons ectomycorhiziens comme le champignon de la truffe d'été (*Tuber aestivum*; Gryndler et al. 2017), la croissance et la richesse de la majorité des champignons ectomycorhiziens sont considérablement réduites dans des conditions alcalines (Kernaghan et al., 2002) parce que la plupart des champignons ectomycorhiziens préfèrent les sols modérément acides aux acides dans les écosystèmes forestiers (Ishida et al., 2009).

7. Conclusion

D'après cette étude bibliographique il apparaît clairement que *Cedrus atlantica* est une espèce emblématique pour le Maroc et l'Afrique du Nord généralement, elle offre une multitude d'avantages pour l'environnement et pour les populations locales. Cette espèce qui montre une large flexibilité adaptative envers les changements climatiques et les conditions environnementales contraignantes, est confrontée à de nombreux problèmes, particulièrement d'origine anthropique, liée principalement aux stades de développement précoces ce qui affecte dramatiquement la régénération naturelle de cette essence forestière. Cependant, la régénération naturelle est le pilier principal de la dynamique des populations forestières. Malgré le fait que l'ectomycorhization des plantules du cèdre jeux un rôle primordial dans la résistance et le maintien de ces plantules dans les conditions environnementales extrêmes, c'est l'hétérogénéité des facteurs biotiques et abiotiques du sol qui détermine le succès de la régénération naturelle ou d'un reboisement ; parce que la formation de l'ectomycorhize elle-même dépend de l'architecture racinaire qui est contrôlée par les différents facteurs pédologiques. D'où la nécessité d'étudier les effets des facteurs a/biotiques du sol sur la croissance et le développement du système racinaire des plantules du cèdre et l'utilisation de ces acquis pour réussir l'ectomycorhization dans les différentes conditions de sol et par la suit la régénération et le maintienne durables des différentes cédraies.

8. Objectifs généraux de la thèse

Compte tenu du déclin dramatique des surfaces naturelles des cédraies et de la faible régénération naturelle constatée sur les différents sites prospectés au cours de la préparation de cette thèse et aussi ceux annoncés dans les essais de reboisement par les forestiers d'une part, d'autre part, la grande difficulté à mycorhizer le cèdre aux stades juvéniles, malgré le fait que cette symbiose est indispensable pour le succès du reboisement de cette espèce, nous avons essayé de répondre dans ce travail de thèse aux hypothèses suivantes :

Tester la réaction des plantules de *Cedrus atlantica*, à la variabilité physicochimique et texturale des sols forestiers naturels de point de vue architecture racinaire qui est un facteur crucial pour sa mycorhization.

Sachant que le niveau d'azote et du phosphore dans le sol affecte la croissance de la plante, du champignon et la formation de l'association mycorhizienne, il serait intéressant d'étudier l'effet de la concentration et de la forme d'azote sur le développement des racines des jeunes plantes du cèdre entre et au sein des provenances ; ainsi que déterminer l'organe qui détermine la forme de l'architecture racinaire en réponse à la fluctuation de l'azote et par conséquent la mycorhization du cèdre au stade juvénile.

Sachant que les propriétés hydromécaniques du sol constituent un facteur majeur qui contrôle le développement du système racinaire et la mycorhization des plantules du cèdre, il nous a semblé nécessaire d'étudier la réponse des plantules de *Cedrus atlantica* aux variations des caractéristiques hydromécaniques du sol et comment peuvent t'ils affecter la réceptivité des racines aux champignons mycorhiziens et donc le succès du reboisement.

Le fait que beaucoup de travaux n'arrivent pas à réussir une ectomycorhization artificielle du cèdre, nous avons fixé comme objectif d'étudier l'effet des communautés microbiennes natives du sol sur la croissance et le développement des plantules de *C. atlantica* dans l'objectif de comprendre comment ils peuvent favoriser la colonisation ectomycorhizienne des racines du cèdre aux stades juvéniles.

À la fin de cette thèse nous voyons la nécessité d'appliquer les leçons tirées des chapitres précédent pour la sélection et la préparation des sols dans le but de piéger le maximum de champignons mycorhizienne capable de former une association mycorhizienne avec les plantules de *Cedrus atlantica* du stade juvénile, les caractériser et les identifier. Ainsi évaluer le pouvoir mycogène des principales cédraies du Moyenne Atlas marocain.

CHAPITRE II
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ch II. Matériel et méthodes

1. Prospection et choix des sites d'études

Après les études bibliographiques ce travail de thèse a été débuté par une large prospection des différentes cédraies Marocaines du Moyen et du Haut Atlas afin de mettre le point sur l'état sanitaire des plantes du cèdre aux différentes tranches d'âge, localiser les plantes porte-graines dans les différents sites à étudier ainsi que le pouvoir germinatif sur ces différents sites et la persistance des gérminats ; puisque la régénération constitue une phase essentielle pour la dynamique des populations forestières et résume les processus impliquant le cycle de vie de la plante depuis la production des graines, leurs dispersion, leurs stockage, leurs germination jusqu'à l'installation des semis assurée par la qualité et la continuité de la croissance et du développement.

Du fait que le sol est l'élément majeur qui détermine la réussite ou non des jeunes gérminats puisqu'il héberge la majorité des interactions vitales entre la plante et leur environnement, on a donné une importance cruciale à ce paramètre avant le démarrage de ce travail de thèse à travers le dépistage des conditions abiotiques tel que la nature de la roche-mère, le taux de développement de la fraction sol, la richesse et la diversité de la litière, et des conditions biotiques telles que l'abondance de fructifications fongiques et leurs diversités.

2. Caractéristiques générales des sites d'études

Le Moyen Atlas est une chaîne de montagnes allongée sur 350 km, du Sud-Ouest au Nord-Est du Maroc, situé au cœur du Maroc entre le Rif et le Haut Atlas, et couvre une superficie totale de 27 550 km^2. Il se caractérise par un climat méditerranéen de montagne où les précipitations sont généralement sous forme de neige au-delà de 1400 m d'altitude. Au-dessus de 1600 m, les précipitations hivernales sont presque toujours neigeuses et la majeure partie de neige dure de décembre à février. Cependant, la répartition géographique des précipitations, la durée d'enneigement et les variations de la température sont intimement corrélées à l'altitude et à l'exposition (Jihad, 2016).

2.1. Le parc naturel d'Ifrane

Le parc naturel d'Ifrane se présente comme une chaîne de moyenne montagne au relief aéré ou quasi-tabulaire à l'Ouest et fortement plissé et accidenté à l'Est. Il constitue la zone forestière par excellence et une zone d'élevage extensif des moutons. Il se situe à la tranche altitudinale comprise entre 1300 et 2440 m. Les formations géologiques sont essentiellement des schistes, des dolomies sableuses, des dolomies litées, des calcaires dolomitiques et des bancs alternés de calcaires marneux et calcaires. Du point de vue bioclimatique trois étages se succèdent de bas en haut : le Méso-méditerranéen (1200 à 1600 m), le Supra-méditerranéen (1600 à 2000 m) et le Montano-méditérranéen (2000 à 2440 m) (AEFCS, 2006).

2.2. Le parc naturel d'Azrou

Le parc naturel d'Azrou offre quatre grands groupes de sols : les sols sur roches volcaniques bruns fersiallitiques, les sols sur roches volcaniques bruns andiques, les sols sur roches calcaires rouges fersiallitiques et les sols sur roches dolomitiques pararendzines. Avec une grande

ressemblance au parc naturel d'Ifrane, les forêts se répartissent principalement sur les hautes régions de la chaîne qui reçoivent des précipitations moyennes annuelles supérieures à 800 mm/an. D'une manière générale, la couverture forestière comprend une cédraie et une chênaie à chêne vert et cèdent la place à des matorrals à thym et à adénocarpe, et à des steppes à xérophytes épineuses qui se développent davantage sur les hautes altitudes du Moyen Atlas plissé (Labhar and Lebaut, 2012; Quezel, 1998). Cependant, les cédraies constituent l'ensemble le plus important du parc qui se développe principalement sur les substrats dolomitiques.

2.3. Le parc naturel de Tazekka

Le parc naturel de Tazekka est rattaché à la province de Taza. Limité par le Rif au Nord, le Moyen Atlas au Sud, la plaine du Rharb à l'Ouest et la plaine de Guercif à l'Est, il forme la terminaison septentrionale du Moyen Atlas qui s'étend sur une longueur de 50 km, une largeur de 15 km et sur des altitudes comprises entre 500 et 1980 m. Il est intensément raviné et entaillé avec de multiples facettes et expositions. Les versants sont caractérisés par de fortes pentes qui fluctuent entre 10 à 70 % (El Fellah, 1983). De point de vue pédologique, il est constitué par des schistes traversés par un pointement granitique hercynien et des terrains secondaires représentés par des argiles, des dolomies, des calcaires et des marnes. Ce massif rassemble dans un espace réduit 6 espèces forestières de grande importance pour le Maroc : *Cedrus atlantica*, *Quercus faginea*, *Q. suber*, *Q. rotundifolia*, *Q. coccifera* et *Tetraclinis articulata* (Fougrach et al., 2007). La cédraie de Tazekka se développe sur une superficie d'environ 850 ha principalement sur des schistes primaires non calcaires (Mhirit 1999).

3. Récolte et germination des graines

Des graines du cèdre de l'Atlas ont été récoltées sous forme de cônes matures (semi-ouverts) sur un arbre semencier, isolé et bien ensoleillé, seules les graines de même taille ont été utilisées. Les graines homogènes ont été rincées trois fois à l'eau distillée et stratifiées à 4 °C pendant 15 jours à l'obscurité en conditions semi-axéniques. Les graines stratifiées ont été trempées dans l'eau distillée pendant 48 h pour imbibition et elles ont été transférées dans des boîtes de germination tapissées avec du papier-filtre humide et mises à germer jusqu'à l'apparition d'une radicule d'environ 1,5 cm.

4. Conditions et supports de culture

Vu l'importance qu'on s'aperçoit avoir le support de culture pour la croissance et le développement des jeunes plantules du cèdre on a testé dans cette thèse une multitude de supports de culture de différentes caractéristiques physico-chimique, texturale, hydromécanique et microbiologique : plusieurs provenances de sols de cédraies, hydroponie, sciure, vermiculite, sable, concasseur ou des mélanges entre ces substrats.

Les pots de cultures sont maintenus dans une chambre de culture, ventilée, montée sur des tables de 67 cm de hauteur équipées par 4 tubes néons fluorescents de 26/1200 mm diamètre/longueur de 40 W et 3 lampes spirale en néon fluorescent de 26 W (Figure 8) avec une intensité lumineuse moyenne de 70 µmol m^{-2} s^{-1}. Les plantules du cèdre sont cultivées sous une photopériode de 16/8 h, une température allant de 24 à 32 °C et une humidité relative allant de 50 à 70%.



Figure 8. Jeunes plantules de *Cedrus atlantica* cultivés dans des pots de 07 × 07 × 25 cm sous les conditions de la chambre de culture.

5. Caractérisation des propriétés du sol

Les substrats utilisés dans les différentes manipes sont caractérisés de point de vue :

- Physico-chimique par un dosage de la teneur en azote, en phosphore, en carbone et en carbonate de calcium, et la mesure de la salinité, la conductivité et du pH,
- Granulométrique à travers le pourcentage des différentes fractions texturales : gravier, sable grossier, sable fin, limon grossier et limon fin-argile,
- Hydromécanique à travers la mesure de la perméabilité, la porosité, la densité apparente, la densité à saturation et la capacité de rétention d'eau,
- Microbiologique à travers l'abondance de la microflore viable totale, des champignons filamenteux, des levures, actinomycètes et des champignons mycorhiziens.

6. Paramètres de croissance et de mycorhization

Dans notre étude, l'estimation de la croissance et du développement des plantules du cèdre a été effectuée par l'analyse :

- Des paramètres physiologiques à travers le gain de la masse de matière sèche et fraîche, et la teneur relative en eau des aiguilles ; de la tige, de la racine principale, des racines secondaires et des racines tertiaires,
- Des paramètres morphologiques au niveau de l'architecture racinaire par la mesure de la longueur, du diamètre et du nombre des différentes classes de racines ainsi leur densité et leur branchement,
- Des paramètres anatomiques à travers la mesure du nombre, de la longueur, de la surface et du diamètre des différents tissus racinaires,
- Des paramètres myogènes à travers le comptage du nombre de pointes mycorhizées, le calcul de leurs densités, et la détermination des critères morphologiques, anatomiques et la réaction des mycorhizes avec les différents réactifs chimiques.

7. Analyses statistiques

Les données brutes obtenues par les manipes de cette thèse ont fait l'objet de plusieurs types d'études statistiques à travers le calcul des moyennes, des écarts types, des maximums, des minimums et des coefficients de variations. Ces données on fait également l'objet des analyses statistiques comme l'analyse de la variance (ANOVA) et la comparaison des moyennes par le test post hoc de la Différence Significative Minimale (LSD) de Fisher à $P < 0,05$, l'analyse des coefficients de la corrélation bilatérale de Pearson au niveau individuel et à un risque d'erreur de 5% et l'analyse de correspondance multiple.

8. Outils informatiques

Les critères anatomiques sont examinés et photographiés à l'aide du logiciel Optimias d'une caméra intégrée à un microscope optique (Optika DM-15). Les mesures géométriques sont effectuées à l'aide du logiciel ImageJ (version 1.50i, 2016). Toutes les études statistiques ont été effectuées par IBM SPSS Statistics (version 20.0, 2011). Le dessin des graphiques et des tableaux a été effectué par le logiciel Excel (Microsoft Office, 2016). Les caractères morphologiques, morpho-anatomiques et chimiques sont déterminés en utilisant la liste des caractères du logiciel (NaviKey v. 5.0).

CHAPITRE III

EFFETS DE CERTAINES PROPRIÉTÉS DES SOLS DE CEDRAIÉS SUR LES RACINES SECONDAIRES DE *CEDRUS ATLANTICA* MANETTI

L'article de ce chapitre a été accepté et ajouté à la base de données AGRIS Géré par l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO).
https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=CZ2020000190

Ch III. Effets de certaines propriétés des sols de cédraies sur les racines secondaires de *Cedrus atlantica* Manetti

Belkacem EL AMRANI, Mohammed BENDRISS AMRAOUI

Ce chapitre a été publié : El Amrani, B., Bendriss Amraoui, M., 2018. Effects of some properties of cedar forest soils on secondary roots of *Cedrus atlantica* Manetti. J. For. Sci. 64, 506–513. https://doi.org/10.17221/69/2018-JFS

Mots-clés

Architecture ; croissance ; plasticité ; plantules ; sol

1. Introduction

Les conifères, qui ont de longs cycles de régénération et un génome de très grande taille, occupent une grande surface dans le globe terrestre (Ralph et al., 2008). Dans la famille des Pinacées, l'espèce *Cedrus atlantica* Manetti est un arbre forestier endémique du nord de l'Afrique avec des valeurs bioécologiques et socioéconomiques importantes (M'hirit, 1994). La longue évolution confère à cette espèce une place de choix dans les projets de création et de revalorisation des populations méditerranéennes (M'hirit, 1994). Grâce à ce pouvoir d'adaptation exceptionnel vis-à-vis des conditions variées et souvent difficiles, de nombreux scientifiques se sont intéressés à cette espèce devenue hors de son aire naturelle comme une essence de base pour la reconstruction de forêts improductives ou dégradées et la restauration de montagnes dénudées (Lanier, 1993). Malgré cela, il est reconnu depuis longtemps que le cèdre est soumis à de nombreux obstacles, dont le plus important est la faible régénération naturelle qui entraînent de grandes difficultés dans la conservation du capital forestier et le rajeunissement de la forêt du cèdre (Zin el Abidine et al., 2013). La difficulté de la germination des semences et du maintien des plantules pour traverser la période de chaleur estivale et le froid tardif est le nœud du problème, autour duquel gravitent tous les facteurs de l'environnement. Parmi ces facteurs étudiés, ceux qui affectent le plus la régénération du cèdre : la lumière et la température (Grossnickle, 1988; Taskin and Eler, 1994), les propriétés du sol (Ezzahiri and Belghazi, 2000; Ladjal et al., 2007; Le Tacon et al., 1997), la densité et la composition des peuplements, le génotype, la morphologie et la physiologie (Lamhamedi and Chbouki, 1994). De plus, le fait que les cédraies marocaines déclinent plus et se rajeunissent moins aujourd'hui peut aussi être dû à l'impossibilité d'être colonisé par des mycorhizes, naturellement ou artificiellement, lorsque les conditions optimales sont absentes (Boukcim et al., 2001; Gaba-Chahboub et al., 2016; Nezzar-Hocine et al., 1998).

La croissance des plantes est contrôlée par des programmes génétiques, des hormones endogènes et l'action des stimuli environnementaux (Malamy, 2005). Le sol des écosystèmes forestiers est hétérogène à la fois dans le temps et dans l'espace, même à petite échelle (Šmilauerová and Šmilauer, 2002). Dans des conditions naturelles, le chevauchement simultané des facteurs biotiques et abiotiques du sol régule la croissance et le développement des plantes aux niveaux physiologique et morphologique (Kiba et al., 2011). Le carbone organique du sol

a un effet majeur sur la croissance des plantes et des racines en affectant l'activité microbienne et les propriétés du sol (Z. Li et al., 2018) et constitue une source importante d'azote dans les forêts de conifères (Zhang et al., 2018). Il régule le niveau des composés d'azote organique primaire et secondaire, la croissance et la ramification des racines (Walch-Liu et al., 2006) selon le stade de croissance et le type de racine impliqué (Forde and Lorenzo, 2002). Les quelques études de Boukcim et al. (2001) et Boukcim and Plassard (2003) chez l'espèces *Cedrus atlantica* ont montré que l'architecture du système racinaire, le nombre de racines latérales et la densité de ramification racinaire sont très sensibles à l'apport d'azote par contre les informations sur la réponse du cèdre au niveau d'azote dans les sols naturels sont manquantes. Le phosphore est une ressource finie qui s'épuise lentement (Cordell et al., 2009) ; sa disponibilité pour les plantes est principalement liée à son association avec Ca et Fe, Al dans les sols alcalins et acides, respectivement (Richardson et al., 2009). L'accès des plantes au phosphore du sol est en outre affecté par les caractéristiques racinaires et les processus biochimiques de solubilisation du phosphore rocheux (Lambers et al., 2006). Chez de nombreuses espèces, les scientifiques ont également montré que la croissance et la morphologie des racines sont corrélées avec la disponibilité du phosphore dans le sol (Zhang et al., 2012) comme indiqué pour les espèces du cèdre de l'Atlas sur sol artificiel par Boukcim and Mousain (2001), mais jusqu'à présent aucune étude n'existe sur la variation de ces caractères racinaires du cèdre aux différents stades de croissance avec des niveaux naturels de phosphore dans le sol.

La plasticité de l'architecture racinaire joue un rôle très important dans la réponse des racines aux propriétés du sol (Fan and Yang, 2007). Il est bien connu que la texture du sol affecte la circulation de l'eau, la capacité d'échange d'ions, la distribution et la taille des pores et donc la disponibilité de l'eau, et la croissance (Aderoju and Festus, 2013; Dexter et al., 2008) et l'architecture racinaire (Lipiec et al., 2012). L'impédance mécanique augmente l'épaisseur des racines, favorise la ramification du système racinaire et diminue l'allongement des racines (Bengough et al., 2011; Lipiec et al., 2012), cependant, cette réponse a été réduite par un stimulateur de floculation induit par salinité ('t Lam et al., 2016). De plus, l'architecture racinaire joue un rôle important dans le maintien des jeunes plants pour assurer la régénération de l'espèce (Šmilauerová and Šmilauer, 2002).

Le but de ce chapitre est de comprendre comment la texture du sol et les changements des éléments nutritifs affectent l'architecture racinaire de *C. atlantica* qui peut contrôler sa mycorhization au stade plantule. Ce chapitre décrit également la caractérisation des réponses des plantules de *Cedrus atlantica* M. aux changements dans cinq sols de cédraies naturelles en analysant les paramètres architecturaux des plantules âgées de 4 et 8 mois cultivés sur ces sols.

2. Matériel et méthodes

2.1. Caractéristiques des sols

Les sols étudiés ont été échantillonnés de cinq localités (Tableau 3). Avec cinq répétitions, le carbone organique total du sol (C_{org}) a été déterminé selon la méthode titrimétrique de Walkley and Black (1934). La teneur en azote total (N_{tot}) et en phosphore total (P_{tot}) du sol ont été estimées par la méthode colorimétrique selon Berthelot (1859) et Murphy and Riley (1962), respectivement, après minéralisation de 100 mg de sol par le mélange acide sulfurique et le

peroxyde d'hydrogène selon la méthode de Kjeldahl (1883). Après séchage et tamisage de 100 g de sol, les caractéristiques granulométriques des sols de cédraies ont été déterminées selon Bouyoucos (1935).

Tableau 3. Les coordonnées géographiques et climatiques des provenances de sols.

Localité	Acronymes	Latitude	Longitude	Altitude	Moyenne annuelle	
				(m asl)	T (°C)	P (mm)
Zerouka	Zrk	33°32'22,56"N	5°06'00,88"O	1675	11,3	843
Tioumlilin	Tio	33°24'46"N	5°12'31"O	1654	14,2	779
Moudemame	Mdm	33°24'49"N	5°11'48"O	1746	14,2	779
Saheb	Sah	33°22'04"N	5°13'23"O	1824	14,2	779
Tazekka	Taz	34°05'03"N	4°10'36"O	1782	12,1	456

T : température ; P : précipitation ; asl : au-dessus du niveau de la mer.

2.2. Conditions de croissance des plantules

Après 48 h d'imbibition dans l'eau, des graines du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) récoltées sur un arbre abattu dans la forêt de Saheb (21.09.2013), ont été transférées sur papier humide jusqu'à l'apparition d'une radicule d'environ 1,5 cm.

Les graines germées sont transplantées dans des pots d'un litre contenant des sols de cédraie de cinq provenances (Tableau 3) et maintenu jusqu'à 4 et 8 mois. La culture a été réalisée à une température allant de 24 à 32 °C, une photopériode de 16/8 h et une humidité relative de l'ordre de 50 à 70% dans une chambre de croissance de novembre à juillet. Les plantules sur tous les sols ont été irriguées avec de l'eau courante deux fois par semaine et une humidification quotidienne pendant les périodes sèches. La croissance a été estimée en mesurant la longueur et le nombre de racines à l'aide du logiciel ImageJ (version 1.50i, 2016) et en pesant la masse sèche de la racine principale (R1), des racines secondaires (R2) et des racines tertiaires (R3) obtenus après séchage à 70 °C pendant 48 h.

2.3. Analyses statistiques

Avec quatre répétitions de chaque organe, les données obtenues ont été soumises à l'analyse de variance (ANOVA) et les moyennes ont été comparées par le test de Différence Significative Minimale (LSD) de Fisher à $P < 0,05$. Les coefficients de la corrélation bilatérale de Pearson ont été calculés pour estimer la relation entre les sols et les paramètres racinaires des plantules à un risque d'erreur de 5%. Toutes ces statistiques ont été réalisées par IBM SPSS Statistics (version 20.0, 2011).

3. Résultats

3.1. Caractéristiques texturales des sols de cédraies

La texture des sols testés dans cette étude est présentée dans le tableau 4. Le sol de Tazekka est le plus aéré avec seulement 0,36% limon-argile et 19,64% de sable fin contre 80% de gravier et de sable grossier. Le sol de la forêt de Saheb est le plus sablonneux avec plus de 90% de sable. Celles de Zerouka et Tioumlilin ont presque les mêmes tendances avec plus de 50% de

particules fines (sable fin, limon-argile) et une faible teneur en gravier. En revanche, le sol de Moudemame est caractérisé par une prépondérance limon-argile et de sable grossier, contenant une proportion de gravier similaire à celle du sable fin (Tableau 4).

Tableau 4. Pourcentages des caractéristiques granulométriques des sols de cédraies.

Diamètre des particules (mm)	Zerouka	Tioumlilin	Moudemame	Saheb	Tazekka
Gravier (> 2)	3,08	0	16,02	7,66	19,28
Sable grossier (0,2–2)	41,4	49,54	34,8	60,62	60,72
Sable fin (0,05–0,2)	35,32	25,6	13,64	30,8	19,64
Limon-argile (< 0,05)	20,2	24,86	35,54	0,92	0,36

3.2. Caractéristiques chimiques des sols de cédraies

La caractérisation physico-chimique des sols étudiés dans ce chapitre est présentée dans le tableau 5. Les sols de Zerouka et de Tazekka ont la plus forte teneur en carbone organique (> 14%). En retour, le sol de Tioumlilin possède le pourcentage le plus bas avec seulement 0,934%. Les deux sols Saheb et Moudemame contiennent 7,937 à 9,788% de carbone organique. Pour l'azote total, seul le sol de Tioumlilin a une très faible quantité de l'ordre de 0,31 mmol g^{-1} de sol contre 4,2 à 5,55 mmol g^{-1} dans les autres sols. La teneur en phosphore présente la même tendance que celle de l'azote total avec une faible quantité de l'ordre de 10,3 mg g^{-1}de sol à Tioumlilin et une teneur élevée de 39,4 à 52,87 mg g^{-1} dans les autres sols. Le sol Moudemame dispose de la salinité la plus élevée avec 0,6 et elle est bas sur le sol de Tioumlilin avec 0 ppm (Tableau 5).

Tableau 5. Caractéristiques chimiques des sols de cédraies utilisés.

Localité	C_{org} (%)	pH	N (mmol·g^{-1})	P (mg·g^{-1})	Salinité (ppm)
Zerouka	14,215 ± 0,233	7,16 ± 0,02	5,50 ± 0,520	52,16 ± 0,88	0,1
Tioumlilin	0,934 ± 0,001	6,89 ± 0,03	0,31 ± 0,035	10,3 ± 0,3	0
Moudemame	7,937 ± 0,452	6,73 ± 0,1	5,55 ± 0,530	49,21 ± 0,89	0,6
Saheb	9,788 ± 0,002	7,01 ± 0,04	4,20 ± 0,193	52,87 ± 0,41	0,1
Tazekka	14,914 ± 0,02	5,35 ± 0,03	4,90 ± 0,606	39,4 ± 3,85	0,3

C_{org} : carbone organique.

3.3. Croissance du jeune cèdre sur différents sols

Parmi les cinq sols, la longueur moyenne de R1 ne montre pas de différence significative au 4ème mois mais elle augmente sur le sol de Tioumlilin (43,8 cm) et diminue sur les sols de Saheb et de Zerouka au 8ème mois (Figure 9a). La longueur cumulée de R2 au 4ème mois est faible dans le sol Tazekka et élevée dans le sol Moudemame, alors qu'au 8ème mois elle devient similaire sur les sols Tazekka et Moudemame avec un maximum de 232,10 cm sur le sol Tioumlilin (Figure 9a) qui stimule également le nombre de R2 aux deux stades de croissance (53,8 à 79,3 ; Figure 9b). Les moyennes du nombre et de la longueur cumulée de R3 diminuent

sur le sol de Tioumlilin, Tazekka et Saheb au stade de 4 mois (Figures 9a et b). En contrepartie, la longueur cumulée du R3 sur le sol de Tazekka (235,5 cm) dépasse considérablement celle des autres sols au stade de 8 mois, alors que le nombre de ces racines reste inchangé à ce stade de croissance (Figures 9a et b).

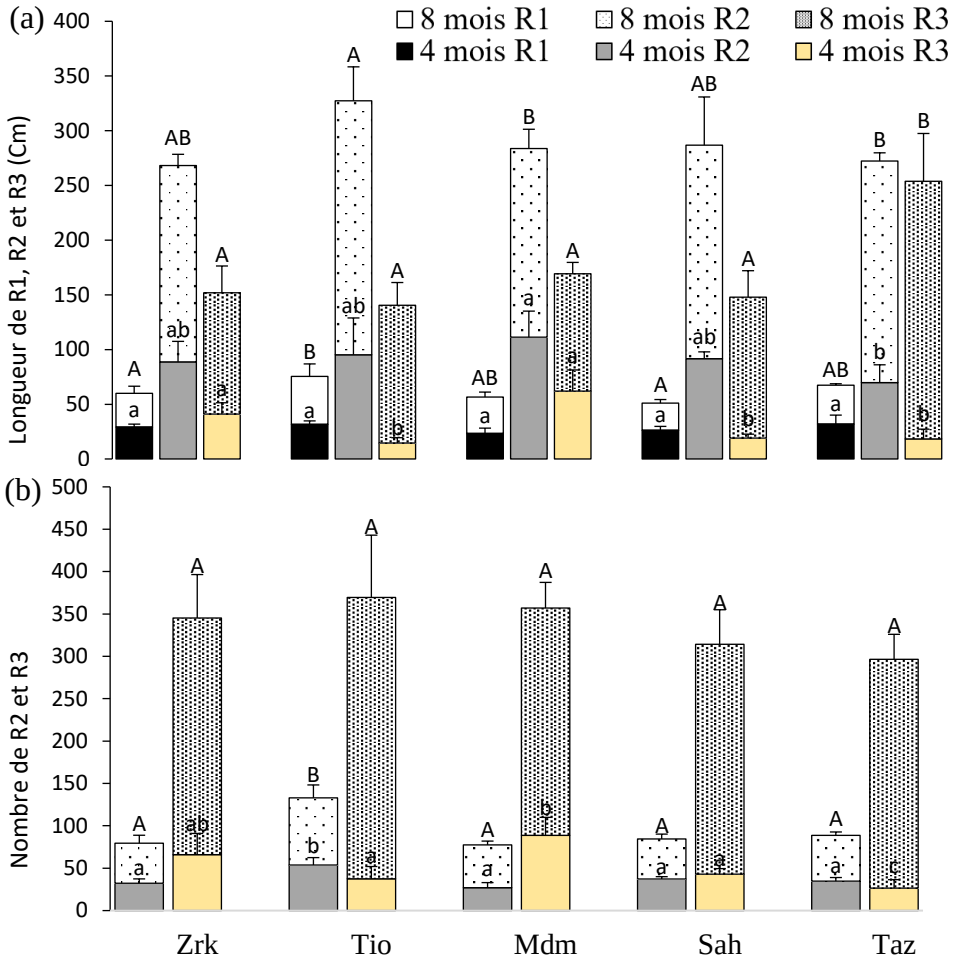


Figure 9. Moyenne de la longueur cumulée (a) de la racine principale (R1), des racines secondaires (R2) et des racines tertiaires (R3), et le nombre (b) de R2 et R3 cultivés sur des sols de cédraies pendant 4 et 8 mois. Les lettres minuscules et majuscules indiquent les différences significatives (*P* <0,05 test de LSD) au 4ème et au 8ème mois, respectivement. Les acronymes des sols sont ceux indiqués dans le tableau 3.

La figure 10 montre que le type de sol affecte l'architecture racinaire au stade 4 mois. Au stade 8 mois, la longueur de R1 distingue significativement l'architecture racinaire du cèdre sur le sol de Tioumlilin de celles de Zerouka et Saheb mais pas de Tazekka et Moudemame (Figure 9a), tandis que la longueur du R2 sur le sol de Tioumlilin est distincte de celles de Tazekka et Moudemame mais pas de Zerouka et Saheb (Figure 9a). La densité de R2 (nombre de R2 / longueur de R1) est stimulée par Tioumlilin alors que la densité des racines tertiaires (nombre de R3 / longueur de R2) est stimulée par le groupe des sols de Zerouka et Moudemame (Figure 11a). Le type de sol affecte la densité de R2 au stade de 8 mois de la même manière qu'au 4ème mois (Figure 11b). En revanche, aucun effet du sol sur la densité de R3 au 8ème mois n'a été observé.

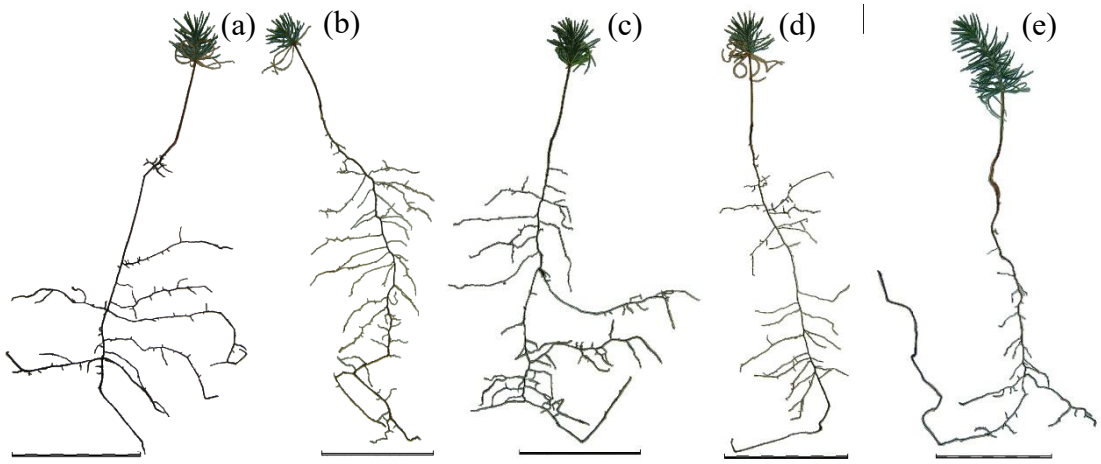


Figure 10. L'architecture racinaire des plantules du cèdre cultivées sur cinq sols de cédraies pendant 4 mois (la barre d'échelle correspond à 10 cm) : Zerouka (a), Tioumlilin (b), Moudemame (c), Saheb (d), Tazekka (e).

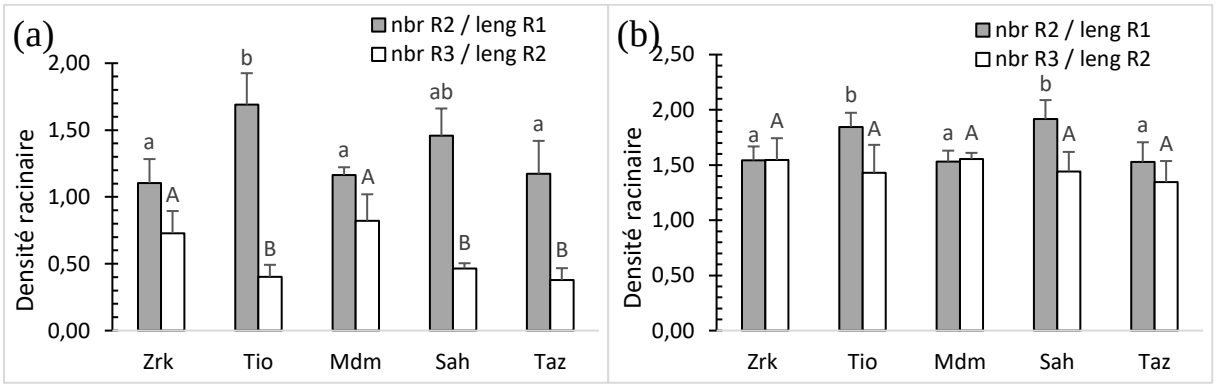


Figure 11. Densité des racines secondaires (R2) et tertiaires (R3) de *Cedrus atlantica* Manetti cultivé sur des sols de cédraies pendant 4 (a) et 8 (b) mois, R1 : racine principale ; les lettres minuscules et majuscules indiquent des différences significatives (P <0,05 test de LSD) de la densité racinaire secondaire et tertiaire, respectivement. Les acronymes des médiums sont ceux indiqués dans le tableau 3.

4. Discussion

4.1. Effet des caractéristiques texturales sur l'architecture racinaire

La texture correspond à la distribution granulométrique des particules minérales primaires dans le sol. Différentes textures donnent lieu à une différenciation dans la taille des pores, l'impédance mécanique et la rétention de l'eau dans le sol. L'équilibre entre ces paramètres contrôle la croissance du système racinaire et de la plante entière par la suite (Lipiec et al., 2012). Le compactage du sol affecte la distribution, la taille, la géométrie des pores, les flux de gaz et d'eau, et par conséquent la croissance des racines (Dexter et al., 2008; Lipiec and Hatano, 2003). Comme le montre le tableau 4, le sol de Tioumlilin peut provoquer une impédance de compression car il contient 50% de particules fines (argile, limon et sable fin) avec une faible teneur en matière organique (Tableau 5). Dans ce sol, l'allongement et le nombre de R2 ont augmenté (Figures 9a et b) par rapport au sol de Tazekka qui ne contient que 20% de particules

fines, 19,28% de gravier et 60,72% de sable grossier (Tableau 4) avec 14,91% de matière organique (Tableau 5). Sur un sol ayant des caractéristiques similaires à celles du sol de Tazekka, Dexter (2004) s'est révélé fournir un état léger et aéré avec une faible rétention d'eau dans le système du sol.

Le pourcentage élevé de particules fines dans les sols Saheb, Tioumlilin, Moudemame et Zerouka (30 à 50%) peut provoquer une impédance mécanique dans ces sols induisant ainsi une augmentation du nombre de racines secondaires, un aplatissement des racines et la modification de leur forme comme on le trouve dans le sol Tioumlilin (Figures 9b, 10 et 12). Cette réponse est conforme aux conclusions de Bengough et al. (2011) et Lipiec et al. (2012), qui ont montré que l'impédance mécanique du substrat augmente l'épaisseur de la racine et favorise la ramification du système racinaire et aplatit la racine. De plus, il est bien connu que le compactage augmente également la teneur en eau du sol mais déshydrate les racines et implique toujours de l'acide abscissique (Moura et al., 2010; Richard et al., 2001; Sreenivasulu et al., 2012).

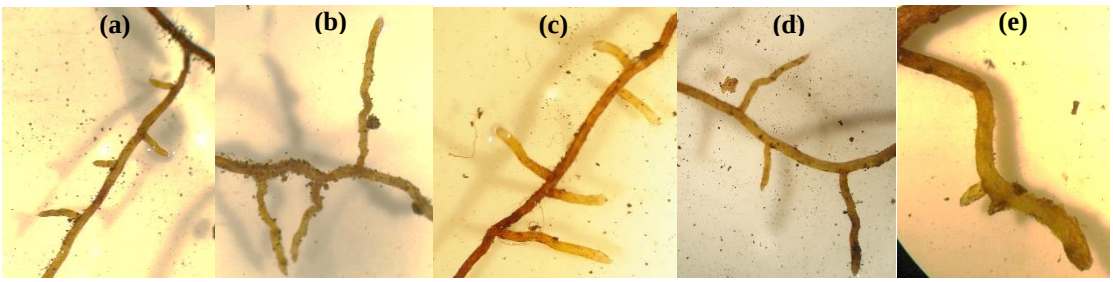


Figure 12. Forme des racines des plantules du cèdre cultivées sur des sols de cédraies de Zerouka (a), Tioumlilin (b), Moudemame (c), Saheb (d), Tazekka (e) et pendant 4 mois.

Les plantules cultivées sur le sol de Tazekka présentent une croissance rapide, par rapport aux autres, bien que sa salinité moyenne (0,3 ppm) se situe au milieu de la plage de variation de la salinité (Figure 13 et Tableau 5). De plus, l'excès de salinité réduit l'impédance mécanique du sol en contribuant à la formation de floculation (‘t Lam et al., 2016). Ces données montrent que les sols de Tioumlilin, Zerouka et Saheb qui ont de faibles salinités et une barrière mécanique causée par le niveau élevé de particules fines (30–50%) peuvent être responsables de la diminution de la croissance des plantules entières (Figure 13). Le fait que sur le sol de Moudemame la croissance diminue malgré une salinité de 0,6 ppm suggère que d'autres facteurs peuvent réduire la croissance des plantules ou 0,6 ppm n'est pas suffisante pour réduire considérablement ses obstacles mécaniques.

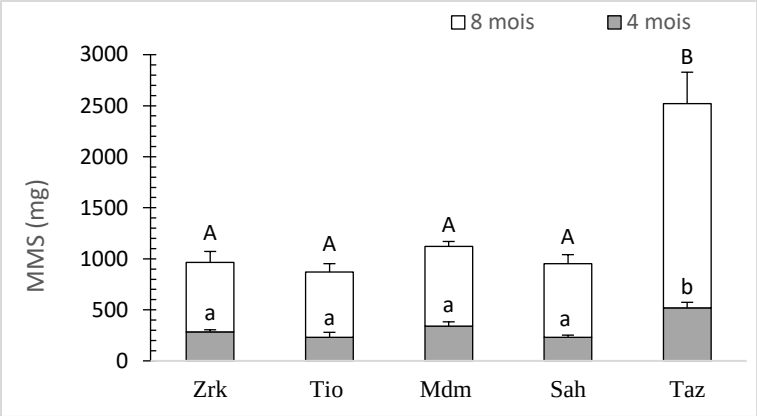


Figure 13. La masse de matière sèche (MMS) des plantules entières cultivées sur des sols de cédraies pendant 4 et 8 mois respectivement. Les lettres minuscules et majuscules indiquent des différences significatives (P <0,05 test de LSD) aux 4ème et 8ème mois, respectivement. Les acronymes des sols sont ceux indiqués dans le tableau 3.

4.2. Effets des caractéristiques physicochimiques du sol sur l'architecture racinaire

Les faibles teneurs en N, P et C_{org} dans le sol de Tioumlilin stimulent le nombre de racines secondaires aux deux stades de croissance par rapport aux autres sols (Figure 9), ce qui se révèle être fortement et négativement corrélé avec ces trois paramètres (Tableau 6). De même, la longueur de la racine principale et des racines secondaires au stade 8 mois s'avère également être stimulée et corrélée avec la faible teneur en P et N du sol de Tioumlilin (Tableau 6). Cette observation a été confirmée par Boukcim (1999) et Boukcim and Mousain (2001), qui ont montré que le niveau de fertilité minérale dans les milieux de culture affecte la croissance du système racinaire des plantules du cèdre de l'Atlas qui a tendance à adopter une ramification ou un allongement intense lorsque l'apport de P ou N est très faible, respectivement. Il est bien connu que la carence en azote induit des changements dans le métabolisme du carbone et des protéines dans les racines et les feuilles (Møller et al., 2011). Récemment, Møller et al. (2011) ont constaté que la méthylmalonate-semialdéhyde déshydrogénase (MSD) et son action sur l'allongement des racines augmente par la carence en azote. D'un autre côté, de nombreux gènes et protéines avaient été régulés à la hausse lorsque les plantes souffraient d'une carence en P (Hammond et al., 2003; Wu et al., 2003). De plus, une carence en P a provoqué un stress oxydatif chez les plantules ce qui a régulé à la hausse la phosphoprotéine APK2A et les facteurs d'élongation, protéines 1-bêta, dans les racines (Yao et al., 2011).

Ces résultats ont montré une cohérence avec la réponse des plantules du cèdre au sol à faible teneur en N et P comme le cas du sol de Tioumlilin comparé aux autres sols (Tableau 5). Dans les plantules cultivées sur le sol de Tioumlilin, la présente étude a démontré pour la première fois comment les plantules de *C. atlantica* répondent aux limitations concomitantes de N et de P en augmentant à la fois l'allongement des racines primaires et secondaires (longueur de R1 et R2) et en se ramifiant hors de la racine primaire (nombre de R2) (Figure 9). Ce gain en allongement peut être causé par la MSD induite par une faible teneur en N tandis que l'augmentation de la ramification par la régulation positive des protéines liées à la formation de la racine latérale, telles que la familles des protéines sensibles aux auxines dans les racines et les protéines comme le saccharose-phosphate synthase dans les racines et les feuilles, et la

régulation négative des protéines liées à la croissance des feuilles et à l'organisation cellulaire des racines sous la carence en P. Ces événements sont développés chez les plantules cultivées sur le sol de Tioumlilin qui ont montrées le système racinaire le plus long et le plus ramifié au détriment de la biomasse foliaire (non montrée ici) affichant une capacité d'adaptation élevée de *C. atlantica* à la carence en azote et en phosphore.

Tableau 6. Coefficients de corrélation de Pearson entre les caractéristiques chimiques du sol et la croissance des organes du cèdre âgés de 4 et 8 mois avec un risque d'erreur de 5%.

		4 mois			8 mois		
		P	N	C_{org}	P	N	C_{org}
Longueur	R_1	-0,34	-0,26	0,02	-0,59**	-0,46*	-0,38
	R_2	0,01	-0,03	-0,27	-0,52*	-0,52*	-0,33
	R_3	0,43	0,51*	0,11	-0,09	0,07	0,38
Nombre	R_2	-0,72**	-0,79**	-0,57**	-0,77**	-0,72**	-0,62**
	R_3	0,36	0,38	-0,01	-0,36	-0,37	-0,31

R_1 : racine principale, R_2 : racines secondaires, R_3 : racines tertiaires, N : azote, P : phosphore et C_{org} : carbone organique. La corrélation bilatérale est significative au niveau de 0,01 (**) ou 0,05 (*).

Dans cette partie, nous étudions l'architecture racinaire de *C. atlantica* pour tester si elle est affectée par la disponibilité de N, P, C_{org} et la texture du sol car il a été vérifié pour la hauteur de la partie aérienne et la capacité photosynthétique en transplantation sous l'effet de la sécheresse (Kaushal and Aussenac, 1989). En revanche, sa tolérance à la sécheresse réside principalement dans la flexibilité de son architecture racinaire (Courbet et al., 2012). Nos résultats sont en accord avec leurs conclusions et selon les critères d'architecture racinaire (Figures 9 et 11), nous constatons que le type de sol affecte l'architecture racinaire aux deux stades de croissance (Figure 10) par la disponibilité de N, P, C_{org} et la texture du sol, comme cela a été signalé dans plusieurs études (Boukcim and Mousain, 2001; Boukcim and Plassard, 2003; Dexter, 2004). Les critères de l'architecture racinaire utilisés dans ce chapitre montrent que la longueur de la racine principale influence significativement l'architecture racinaire sur le sol de Tioumlilin par rapport à celles de Zerouka et Saheb mais pas à celles de Tazekka et Moudmame (Figure 9a). La longueur des racines secondaires différencie significativement l'architecture des racines du sol de Tioumlilin de celles de Tazekka et Moudemame mais pas de celles de Zerouka et Saheb (Figure 9a). En revanche, la densité des racines secondaires et tertiaires discrimine significativement le groupe de sols Tioumlilin et Saheb de ceux de Zerouka et Moudemame (Figure 11a) et la densité des racines secondaires et tertiaires de Tazekka suit toujours le groupe avec la valeur faible (Figure 11a). Les résultats montrent quatre stratégies différentes du développement de l'architecture racinaire des plantules de *C. atlantica* en réponse aux caractéristiques physiques et chimiques des sols et ces stratégies peuvent expliquer les variations dans la réceptivité des plantules du cèdre aux champignons ectomycorhiziens. Ils montrent également une nette distinction entre R1 et (R2 + R3) en réponse aux limites physicochimiques du sol. Ces stratégies sont certainement contrôlées par l'homéostasie de l'auxine induite par les paramètres du sol étant donné que l'auxine régule positivement la taille du méristème apical racinaire en favorisant la division cellulaire de manière antagoniste à la

cytokinine. Il est également impliqué dans la régulation de l'allongement cellulaire par l'éthylène (Muday et al., 2012) comme le principal régulateur de chaque étape de formation de la racine latérale (Fukaki and Tasaka, 2009). De même, il a été constaté que l'ABA est impliqué dans la réponse de l'architecture racinaire par son effet négatif sur l'allongement des racines et l'émergence des racines latérales en réponse aux contraintes mécaniques du sol (Tracy et al., 2015). Les résultats ont démontré également que les mécanismes hormonaux doivent être étudiés chez les plantules du cèdre Atlas sous des conditions limitantes du sol pour élucider comment la texture, N, P et C_{org} ont provoqué la modification de l'architecture racinaire du cèdre. Des informations moléculaires supplémentaires sur ces sujets peuvent aider à sélectionner des conditions de sol efficaces qui peuvent contribuer à obtenir des plantules de cèdre de l'Atlas colonisés par des ectomycorhizes pour les projets de reboisement.

CHAPITRE IV

EFFET DE LA CONCENTRATION D'AZOTE ET DES COTYLÉDONS SUR LA PRÉFÉRENCE DE LA FORME AZOTÉE CHEZ LES PLANTULES DE *CEDRUS ATLANTICA* M.

Ch IV. Effet de la concentration d'azote et des cotylédons sur la préférence de la forme azotée chez les plantules de *Cedrus atlantica* M.

Mots-clés

Cotylédons ; N-forme ; racines secondaires ; provenance des graines ; *Cedrus atlantica*

1. Introduction

Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) occupe 2,8 % de la superficie forestière totale du Maroc avec une superficie forestière totale de 160 km^2 dans les montagnes du Rif et de 1160 km^2 dans le Haut Atlas moyen et oriental (Terrab et al., 2008) et contribue à la satisfaction des besoins de la population locale. Cette espèce d'intérêt international est en danger (Thomas, 2013) résultant d'une multitude de problèmes (Bentouati and Bariteau, 2006; Derak et al., 2008) auxquels s'ajoutent les contraintes climatiques et édaphiques (Demarteau et al., 2007; EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018; Linares et al., 2011).

Le fait que *C. atlantica* est une espèce dont la longévité est supérieure à 600 ans et dont la migration ou l'adaptation génétique ne peuvent pas suivre le changement rapide des conditions climatiques comme les autres espèces (Sniderhan et al., 2018) ; par conséquent, pourrait produire des semences adaptées aux nouvelles conditions de l'environnement. Cette hypothèse concorde avec les données de (Terrab et al., 2006) qui ont constaté que *C. atlantica* maintient une grande diversité génétique dans le Moyen et le Haut Atlas marocain. Une observation similaire a été montrée pour *Pinus pinea* L. dans laquelle les conditions environnementales contrôlent la variabilité adaptative et induisent des caractéristiques variées chez les semences de différentes provenances (Court-Picon et al., 2004) et des individus au sein de la population (Terrab et al., 2006).

Les cotylédons sont les caractéristiques les plus importantes des graines car les embryons de conifères ont un nombre variable de cotylédons même au sein d'une même espèce (Holloway et al., 2018). Mughal and Thapliyal (2012) considèrent que le nombre de cotylédons peut constituer une base pour sélectionner et délimiter les provenances de *Cedrus deodara*. Cette importance accordée aux cotylédons est principalement due à leurs rôles dans les réserves alimentaires et la photosynthèse qui seront utilisés pendant la germination des graines et la croissance précoce des semis (Johnson et al., 2011; Marshall and Kozlowski, 1976). De plus, pendant la croissance et le développement des graines, il existe un continuum intégré des cotylédons aux aiguilles primaires en passant aux aiguilles secondaires. Ainsi, le développement des aiguilles primaires nécessite des métabolites des cotylédons (Kozlowski and Pallardy, 1997). À cet égard, les cotylédons qui sont physiologiquement efficaces, jouent un rôle majeur dans la croissance, le développement et l'établissement des plantules (Mughal and Thapliyal, 2012). D'autre part, l'état physiologique des cotylédons est déterminé par les conditions de la plante-mère à la période de formation des graines, en particulier la quantité

d'eau et la forme de N disponibles et absorbées du sol (Masclaux-Daubresse et al., 2010; Zhang et al., 2018).

La matière organique du sol joue un rôle primordial dans les propriétés du sol en affectant l'agrégation du sol et les caractéristiques biochimiques (Mangalassery et al., 2019). Elle favorise la rétention et le cycle des nutriments (Molina-Herrera and Romanyà, 2015), affectant l'activité microbienne du sol (Z. Li et al., 2018) et constitue un réservoir d'azote pour le sol des forêts de conifères (Zhang et al., 2018). L'azote est l'un des nutriments les plus importants pour les plantes qui affectent leurs fonctions du métabolisme cellulaire à la croissance (Saiz-Fernández et al., 2015). Dans la plupart des sols forestiers, la disponibilité de l'azote est faible et incapable de répondre aux besoins de la croissance des arbres (Song et al., 2018) en raison de l'abattage abusif des arbres et de la faible minéralisation de la matière organique. De plus, malgré l'abondance d'azote à l'état organique, seulement 1 à 3% peuvent se présenter sous forme inorganique assimilable dans le sol (Baldock and Nelson, 2000). Sous l'influence des types de sol, ce faible taux a été trouvé varier de 0,31 à 5,55 mmol de $N.g^{-1}$ dans le sol de cédraie (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018). À notre connaissance, aucune étude n'a testée la préférence de la forme d'azote chez des provenances de *C. atlantica* par rapport à la matière organique et aux cotylédons, bien que cela puisse déterminer la capacité des populations à s'adapter aux changements environnementaux (Houlton et al., 2007), la productivité végétale, la compétition, la coexistence et la succession écologique (Zhang et al., 2018).

L'objectif du présent chapitre est d'étudier la différence interpopulation de la préférence de la forme d'azote chez la descendance de deux populations de *Cedrus atlantica*.

2. Matériel et méthodes

2.1. Échantillonnage des graines

Des graines de cèdre de deux localités de la cédraie marocaine, la forêt d'Arz Gouraud et la forêt de Moudmame, ont été récoltées le 26/05/2014 sur des arbres quasi-isolés (exposés depuis le nord-est jusqu'au nord-ouest à travers le sud d'un ongle de 270°) d'environ le même âge (de 3,51 et 3,24 m de diamètre, et de 26,5 et 27 m de hauteur, respectivement), porte-graines (productif de gaines d'un taux de germination élevé et en quantité) (Tableau 7).

Tableau 7. Caractéristiques de la rhizosphère et coordonnées géographiques de la plante-mère des deux provenances.

		Arz Gouraud	Moudmame
Latitude		33° 25' 11,05" N	33° 22' 1,84" N
Longitude		5° 10' 11,10" O	5° 13' 23,15" O
Altitude (m asl)		1749	1835
Texture (%)	Sable-grossier	17,195	16,782
	Sable-fin	43,747	39,161
	Limon-grossier	20,894	18,998
	Limon-fin-argile	18,164	25,059
Physico chimie	% C_{org}	4,80 $_{\pm 0,72}{}^{a}$	8,16 $_{\pm 0,24}{}^{b}$
	[N] mmol/g	3,301 $_{\pm 0,056}{}^{a}$	3,632 $_{\pm 0,255}{}^{a}$
	[P] mg/g	50,094 $_{\pm 3,308}{}^{a}$	50,124 $_{\pm 1,762}{}^{a}$
Litière dominante		Cèdre pure	Cèdre, chêne-vert et oxycèdre
Sol		Développer Argileux, brun Peu de de MO non décomposée	Développer, riche en graviers Silt argileux, noir sombre Riche en MO sous forme d'humus

$\%C_{org}$: teneur en carbone organique, [N] : teneur en azote, [P] : teneur en phosphore, MO : matière organique. Moyenne ±SD, les lettres indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD).

2.2. Conditions de croissance des plantules

Les graines imbibées pendant 48h, puis transférées sur papier humide jusqu'à l'apparition d'une radicule d'environ 1,5 cm. Dans la première expérience un lot de graines de la provenance Arz Gouraud et Moudemame ont été caractérisées par les traits physiologiques et morpho-anatomiques par dissection sous la loupe binoculaire. Le deuxième lot de graines germées des deux provenances a été transférées séparément dans des pots de 07×07×25 cm de dimensions contenant un substrat organique (la sciure de bois rouge) et fertilisées chaque semaine avec une solution nutritive à base de nitrate [$Ca(NO_3)_2$] ou d'ammonium (NH_4Cl) à faible (0,1 mM) ou à concentration élevée (5,0 mM). La composition minérale des solutions fournies était la même à l'exception de l'azote [1 mM KCl ; 0,2 mM KH_2PO_4 ; 0,2 mM $CaCl_2$; 0,1 mM $MgSO_4$; 0,5% $FeCl_3$; 0,2 ml. L^{-1} de la solution d'oligo-éléments (Morizet and Mingeau, 1976), pH 5,5]. Dans la deuxième expérience les graines germées de la provenance Moudemame ont été triées en fonction du nombre de cotylédons et transplantées dans des pots, de mêmes dimensions, contenant un sol forestier de la même provenance et arrosées chaque semaine à l'eau courante. Les cultures sont maintenues à une température allant de 24 à 32 °C, une photopériode de 16/8 h et une humidité relative de l'ordre de 50 à 70% dans une chambre de croissance. Toutes les plantules ont été quotidiennement humidifiées avec de l'eau pendant les périodes sèches.

2.3. Analyses statistiques

La moyenne de la masse de matière sèche a été déterminée sur quatre répétitions en pesant la matière fraiche après séchage dans une étuve pendant 48 heures à 70 °C. La production de racines secondaires a été estimée en comptant le nombre de racines à l'aide du logiciel ImageJ (version 1.50i, 2016). Les données obtenues ont fait l'objet d'une analyse de variance (ANOVA) et les moyennes ont été comparées par le test de Différence Significative Minimale (LSD) de

Fisher à $P < 0,05$. Les coefficients de corrélation bilatérale de Pearson avec un risque d'erreur de 5% ont été calculés pour estimer la relation entre le poids sec des cotylédons et la croissance des organes des plantules du cèdre. Une deuxième corrélation bilatérale de Pearson a été calculée pour estimer la relation entre la différence de la masse de matière sèche des cotylédons et la différence de la masse de matière sèche (MMS) des organes sur l'ammonium et sur le nitrate, comme le montre la formule : corrélation entre ΔC et ΔO avec ΔC = [MMS des cotylédons sur (NH_4^+) - MMS des cotylédons sur (NO_3^-)] et ΔO = [MMS des organes sur (NH_4^+) - MMS des organes sur (NO_3^-)]. Toutes ces analyses statistiques ont été effectuées par IBM SPSS Statistics (version 20.0, 2011). La moyenne, le maximum, le minimum, le coefficient de variation, et l'écart type sont calculés pour décrire les caractéristiques physiologiques et morpho-anatomiques des graines des deux provenances, et celle de la masse de matière sèche pour les cotylédons, les plantules et le système racinaire au stade 120 jours.

3. Résultats

3.1. Expérience 1

Le tableau 8 décrit la réponse des plantules de *Cedrus atlantica* des deux provenances à la forme et à la concentration d'azote sur 210 jours. Au stade de 15 jours, les graines qui avaient une masse de matière sèche de 33,8 et 30,8 mg pour Arz Gouraud et Moudemame, respectivement ont été transplantées sur le substrat organique fertilisé. À l'âge de 30 jours, les plantules de la provenance Arz Gouraud montrent une croissance rapide lorsqu'ils reçoivent du NO_3^- par rapport à NH_4^+. Au stade de 120 et 210 jours, l'augmentation de la concentration de NO_3^- de 0,1 à 5 mM stimule de manière significative la croissance des plantules de la provenance Arz Gouraud. Contrairement à cette dernière provenance, les plantules de Moudemame sont moins sensibles à la forme et à l'augmentation de la disponibilité en azote. La comparaison entre la réponse des deux provenances montre que Moudemame préfère significativement la forme ammoniacale à forte concentration aux stades 120 et 210 jours avec 122,6 mg et 167,5 mg, respectivement, cependant le reste des formes et des concentrations ne montrent aucune différence significative (Tableau 8).

Tableau 8. Moyennes de la masse de matière sèche (mg) de deux provenances du cèdre en réponse à la forme et à la concentration en azote pendant 210 jours.

Jours	Arz Gouraud				Moudemame			
	0,1 NH_4^+	5 NH_4^+	0,1 NO_3^-	5 NO_3^-	0,1 NH_4^+	5 NH_4^+	0,1 NO_3^-	5 NO_3^-
15	$33,8_{\pm1,34}{}^{*}$	$33,8_{\pm1,34}{}^{*}$	$33,8_{\pm1,34}{}^{*}$	$33,8_{\pm1,34}{}^{*}$	$30,2_{\pm1,76}$	$30,2_{\pm1,76}$	$30,2_{\pm1,76}$	$30,2_{\pm1,76}$
30	$40,0_{\pm1,44}{}^{a}$	$43,3_{\pm4,38}{}^{ab}$	$54,2_{\pm2,11}{}^{b}$	$48,3_{\pm3,35}{}^{ab}$	$43,3_{\pm2,89}{}^{a}$	$54,5_{\pm4,46}{}^{a}$	$50,0_{\pm3,25}{}^{a}$	$53,2_{\pm2,56}{}^{a}$
120	$98,9_{\pm5,26}{}^{ab}$	$88,4_{\pm4,23}{}^{a*}$	$79,2_{\pm1,23}{}^{a}$	$127,8_{\pm10,74}{}^{b}$	$97,4_{\pm10,60}{}^{ab}$	$122,6_{\pm13,94}{}^{a}$	$86,7_{\pm6,15}{}^{b}$	$105,3_{\pm1,39}{}^{ab}$
210	$101,9_{\pm6,51}{}^{a}$	$117,1_{\pm21,20}{}^{ab*}$	$104,4_{\pm5,94}{}^{a}$	$160,2_{\pm6,94}{}^{b}$	$125,3_{\pm15,93}{}^{a}$	$167,5_{\pm10,30}{}^{a}$	$127,3_{\pm17,20}{}^{a}$	$124,1_{\pm11,23}{}^{a}$

Moyenne ±SD. Les lettres et les astérisques indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD) entre les traitements d'azote et entre les provenances, respectivement.

Vu les résultats significatifs trouvés, seulement, au niveau de la concentration 5 mM, on cherche l'effet de cette concentration au niveau des différentes parties de la plantule. L'allure générale des courbes de croissance des racines et de la partie aérienne montre que la masse de matière sèche moyenne de la provenance Arz Gouraud se distingue, depuis le stade 30 jours,

par une préférence significative vers la forme nitrique au niveau des racines ; cette préférence apparaît également au niveau de la partie aérienne mais sans différence significative (Tableau 9). Tandis qu'au niveau de la provenance Moudemame la moyenne de la masse de matière sèche des racines et de la partie aérienne ne présente aucune différence significative vis-à-vis de la forme d'azote. Les plantules de la provenance d'Arz Gouraud diffèrent positivement et significativement de Moudemame en réponse au NO_3^- depuis le 120ème jour de croissance avec 37,025 contre 28,575 mg et se poursuit au 210ème jour avec 54,8 contre 35,25 mg, respectivement. En revanche, au niveau de NH_4^+, la provenance Arz Gouraud diffère négativement et significativement de celle de Moudemame au 210ème jour de croissance avec 27,83 contre 52,75 mg, successivement (Tableau 9).

Tableau 9. Variation de la masse de matière sèche des racines et de la partie aérienne des plantules des deux provenances en réponse à la forme d'azote.

		Âge (Jours)	15	30	120	210
PA	Grd	5 NH4	$29{,}025_{\pm 1{,}38}{}^{A}$	$38{,}325_{\pm 3{,}79}{}^{A}$	$70{,}6_{\pm 2{,}75}{}^{AB}$	$89{,}275_{\pm 15{,}54}{}^{A}$
		5 NO3	$29{,}025_{\pm 1{,}38}{}^{A}$	$42{,}625_{\pm 2{,}91}{}^{A}$	$90{,}75_{\pm 6{,}23}{}^{B}$	$105{,}375_{\pm 5{,}47}{}^{A}$
	Mdm	5 NH5	$25{,}6_{\pm 1{,}45}{}^{A}$	$47{,}05_{\pm 3{,}98}{}^{A}$	$84{,}675_{\pm 11{,}96}{}^{A}$	$114{,}7_{\pm 7{,}18}{}^{A}$
		5 NO4	$25{,}6_{\pm 1{,}45}{}^{A}$	$47{,}4_{\pm 2{,}30}{}^{A}$	$76{,}675_{\pm 2{,}33}{}^{A}$	$88{,}85_{\pm 5{,}48}{}^{A}$
RT	Grd	5 NH4	$4{,}75_{\pm 0{,}33}{}^{a}$	$4{,}975_{\pm 1{,}06}{}^{a}$	$17{,}775_{\pm 1{,}81}{}^{a}$	$27{,}825_{\pm 5{,}66}{}^{a}$
		5 NO3	$4{,}75_{\pm 0{,}33}{}^{a}$	$5{,}675_{\pm 0{,}44}{}^{a}$	$37{,}025_{\pm 4{,}51}{}^{c}$	$54{,}8_{\pm 4{,}55}{}^{b}$
	Mdm	5 NH4	$4{,}625_{\pm 0{,}36}{}^{a}$	$7{,}425_{\pm 0{,}94}{}^{a}$	$37{,}95_{\pm 4{,}04}{}^{c}$	$52{,}75_{\pm 3{,}13b}$
		5 NO3	$4{,}625_{\pm 0{,}36}{}^{a}$	$5{,}825_{\pm 0{,}34}{}^{a}$	$28{,}575_{\pm 2{,}01}{}^{b}$	$35{,}25_{\pm 6{,}94}{}^{a}$

PA : partie aérienne, RT : racine totale, Grd : Arz Gouraud, Mdm : Moudemame. Les lettres majuscules et minuscules indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD) au niveau de la partie aérienne et des racines, respectivement.

Depuis les premiers jours du suivi de la croissance, l'écart entre la masse de matière sèche des racines secondaires (R2) sur NO_3^- et NH_4^+ augmente avec l'âge et se caractérise par une forte préférence de la forme nitrique chez les plantules d'Arz Gouraud (Figure 14). Contrairement à Arz Gouraud, les racines secondaires de la provenance Moudemame montrent une préférence de la forme ammoniacale mais n'est statistiquement significative qu'à 210 jours de croissance. La comparaison de la réponse des racines secondaires des deux provenances à la forme azotée montre une différence très significative au-delà des 120 jours. Elle révèle que les racines secondaires d'Arz Gouraud et de Moudemame préfèrent les formes NO_3^- et NH_4^+, respectivement (Figure 14).

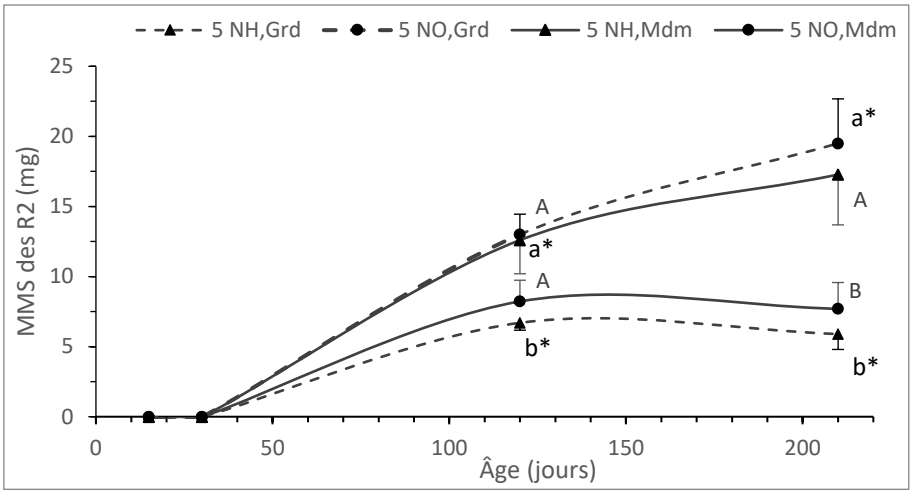


Figure 14. Moyennes de la masse de matière sèche (MMS) des racines secondaires (R2) de *Cedrus atlantica* M. des deux provenances Arz Gouraud (Grd) et Moudemame (Mdm), en réponse à la variation de la forme d'azote. Les lettres et les astérisques indiquent des différences significatives (P <0,05 test LSD) entre les formes azotées et les provenances, respectivement.

Le nombre moyen de racines secondaires en réponse à la forme azotée montre que le NO_3^- a augmenté de manière significative la ramification du système racinaire secondaire par rapport à NH_4^+ pour la provenance Arz Gouraud (Figure 19). Cependant, pour les plantules de la provenance de Moudemame, la production des racines secondaires est indifférente à la forme d'azote. La comparaison des deux provenances montre que seul le NO_3^- provoque des différences significatives dans le nombre moyen de racines secondaires entre Arz Gouraud et Moudemame (Figure 19).

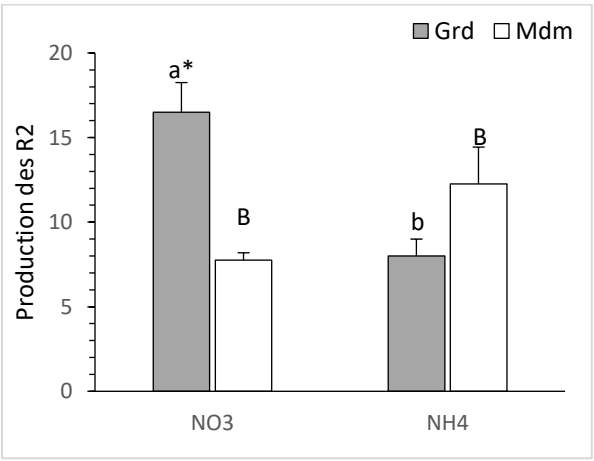


Figure 15. Production de racines secondaires (R2) au stade 210 jours des deux provenances de *Cedrus atlantica*, Arz Gouraud (Grd) et Moudemame (Mdm), en réponse à la variation de la forme d'azote. Les lettres minuscules et majuscules indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD) entre la nutrition nitrique et ammoniacale au niveau d'Arz Gouraud et Moudemame, respectivement ; les astérisques indiquent des différences significatives entre Arz Gouraud et Moudemame.

Que ce soit au niveau d'Arz Gouraud ou Moudemame, en nutriment ammoniacale ou nitrique, la variation de la croissance dépend de la variation de la masse de matière sèche des cotylédons ; de sorte que les plantules de Moudemame sur nutrition ammoniacale présentent une masse sèche des cotylédons qui varie entre un maximum de 51,9 mg et un minimum de 10 mg ce qui donne lieu à un grand coefficient de variation (CV) de 45,30. Elles présentent également une grande variabilité dans la croissance des plantules, du système racinaire et des racines secondaires avec un CV de 22,74, 21,28 et 38,10, respectivement (Tableau 10). Par contre les graines d'Arz Gouraud sur NH_4^+ présentent une faible variabilité de la masse des cotylédons (CV de 11,37) et une faible variabilité au niveau de la croissance du système racinaire et de la croissance totale des plantules (Tableau 10).

Tableau 10. Description statistique de la masse de matière sèche (mg) des organes des deux provenances en alimentation ammoniacale ou nitrique élevée (5 mM) au stade 120 jours.

		Arz Gouraud				Moudmame			
		Cotd	Pln	RT	R2	Cotd	Pln	RT	R2
5 NH_4^+	$\bar{X}$	26,93	88,38	17,78	6,70	29,53	122,63	37,95	12,60
	M	30,20	105,30	23,70	8,40	51,90	178,40	45,90	16,30
	m	20,80	80,40	11,20	4,60	10,00	95,80	21,80	3,00
	CV	11,37	9,58	20,39	15,67	45,30	22,74	21,28	38,10
	SD	3,06	8,46	3,63	1,05	13,38	27,89	8,08	4,80
5 NO_3^-	$\bar{X}$	28,73	127,78	37,03	13,00	27,50	105,25	28,58	8,23
	M	42,30	151,20	47,90	18,80	32,30	107,70	32,70	12,90
	m	18,50	104,00	21,10	9,40	22,30	99,70	21,70	4,80
	CV	35,25	16,81	24,38	22,31	14,18	2,64	14,09	36,78
	SD	10,13	21,48	9,03	2,90	3,90	2,78	4,03	3,03

$\bar{X}$: moyenne ; M : maximum ; m : minimum ; CV : coefficient de variation ; SD : écart type ; Cotd : cotylédon ; Pln : plantule ; RT : racines totales ; R2 : racines secondaires.

Les graines de la provenance Moudmame se caractérisent par une nette supériorité et une faible variabilité (coefficient de variation), par rapport à ceux de Arz Gouraud, au niveau de la masse de matière sèche et la teneur en eau de la graine, et au niveau de la masse de matière sèche et la longueur de l'embryon. Cependant la teneur en eau à saturation de la graine, le nombre de cotylédons et la longueur de la radicule malgré le fait qu'ils sont supérieurs au niveau des graines de la provenance Moudmame, ils montrent un coefficient de variation élevé par rapport à Arz Gouraud. La teneur en eau de l'embryon et la longueur des cotylédons se caractérisent par une nette supériorité et une faible variabilité au niveau de la provenance Arz Gouraud en comparaison à celle de Moudmame (Tableau 11, Figure 16).

Tableau 11. Description statistique des caractéristiques physiologiques et morpho-anatomiques des graines des deux provenances.

		Graine			Embryon			Cotylédon		Radicule	
		MMS	Wt%	Wt_{sat}%	MMS	Wt%	Lg	Nb	Lg	Ø	Lg
Arz Gouraud	$\bar{X}$	63,50	12,28	74,72	6,50	154,96	0,89	8,70	0,59	0,12	0,24
	M	73,30	16,72	103,28	8,40	173,08	1,00	10,00	0,67	0,13	0,27
	m	30,50	9,21	63,77	5,20	128,57	0,74	7,00	0,48	0,10	0,23
	CV	10,61	19,08	7,98	11,69	7,08	7,01	7,13	7,30	5,86	4,18
	SD	6,74	2,34	5,97	0,76	10,97	0,06	0,62	0,04	0,01	0,01
Moudmame	$\bar{X}$	75,02	13,41	82,12	8,42	129,13	1,02	8,80	0,67	0,12	0,26
	M	79,50	20,35	120,35	10,60	160,00	1,15	10,00	0,75	0,14	0,30
	m	69,40	10,58	67,42	5,90	106,52	0,91	8,00	0,62	0,11	0,22
	CV	2,15	16,70	10,52	11,16	9,38	4,33	9,09	5,17	5,59	8,90
	SD	1,61	2,24	8,64	0,94	12,11	0,04	0,80	0,03	0,01	0,02

$\bar{X}$: moyenne, M : maximum, m : minimum, CV : coefficient de variation, SD : écart type, MMS : masse de matière sèche en mg, Wt% : teneur en eau, Wt_{sat}% : la teneur en eau à saturation, Lg : longueur en mm, Nb : nombre et Ø : diamètre à la limite entre l'hypocotyle et la radicule en mm.

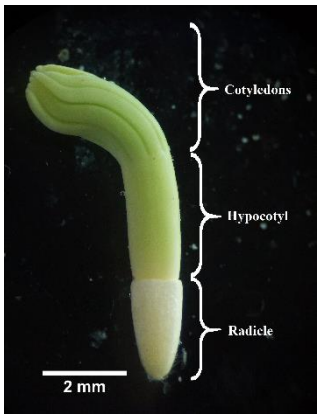


Figure 16. Photo prise sous une loupe binoculaire (SZX10) montrant un embryon de *Cedrus atlantica* M.

3.2. Expérience 2

Au niveau de la provenance Moudemame la croissance des plantules et des aiguilles diminue avec la diminution du nombre de cotylédons. Les plantules ayant 7 et 10 cotylédons ont respectivement la masse des plantules la plus petite (229,5 mg) et la plus grande (466,4 mg), tandis que les plantules avec 11 cotylédons sont statistiquement similaires à ceux avec 10 (Figure 17). La croissance de la tige montre la même tendance que celle des aiguilles et des plantules sauf que la tige des plantules avec 11 cotylédons devient significativement plus faible que ceux avec 10 cotylédons. La racine principale et les racines secondaires des plantules avec 10 cotylédons montrent la plus grande masse de matière sèche par rapport à celles avec 8 et 7 ; tandis que les plantules avec 11 et 9 cotylédons ont une moyenne de la masse de matière sèche intermédiaire sur ces catégories de racines. Les racines tertiaires des plantules avec 11 cotylédons montrent la masse de matière sèche la plus élevée tandis que la plus petite valeur est montrée au niveau des plantules avec 7 cotylédons (Figure 17).

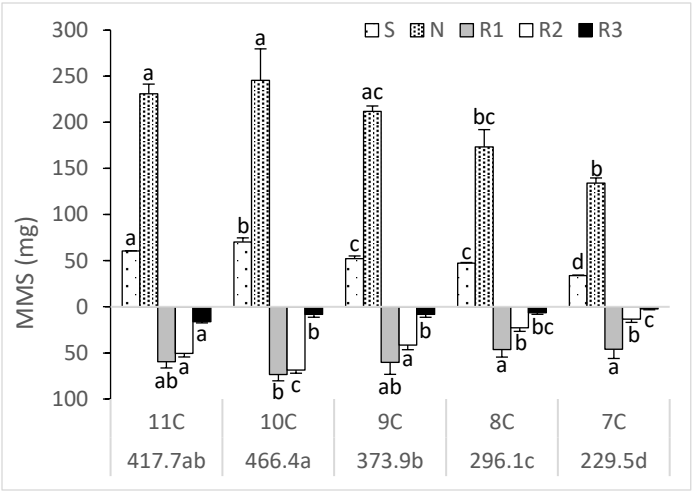


Figure 17. Moyennes de la masse de matière sèche (MMS) des plantules et des organes en réponse au nombre de cotylédons (C). N : aiguilles, S : tige, R1 : racine principale, R2 : racines secondaires et R3 : racines tertiaires. Les valeurs à la base des histogrammes indiquent la masse de matière sèche moyenne des plantules. Les lettres indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD).

Le tableau 12 montre une corrélation positive entre la croissance des organes et la masse de matière sèche des cotylédons pendant 210 jours à l'exception de la racine principale et des aiguilles au stade 120 jours. De même, la croissance des plantules est fortement et positivement corrélée avec la masse sèche des cotylédons à un niveau de signification de P <0,001 à tous les stades de croissance étudiés. Les racines secondaires et tertiaires sont également corrélées positivement avec la masse de matière sèche des cotylédons aux stades de croissance tardifs (Tableau 12).

Tableau 12. Coefficients de corrélation de Pearson entre la masse de matière sèche des cotylédons et celle des plantules et ces organes pendant 210 jours de croissance.

	Jours	Plantules	Aiguilles	Tige	R_1	R_2	R_3
MMS des Cotylédons	15	0,859**	na	0,693**	0,676**	na	na
	30	0,712**	0,357*	0,614**	0,447*	na	na
	120	0,615**	0,240	0,642**	0,306	0,582**	na
	210	0,615**	0,426*	0,522**	0,564**	0,390*	0,474**

MMS : masse de matière sèche, R_1 : racine principale, R_2 : racines secondaires, R_3 : racines tertiaires et na : non applicable. La corrélation bilatérale est significative au niveau de 0,01 (**) ou 0,05 (*).

L'étude de la corrélation de Pearson entre la masse de matière sèche des cotylédons et celle des plantules sur la nutrition ammoniacale et nitrique montre que la variation de la masse des cotylédons est significativement et positivement corrélée avec la réponse des plantules à la forme d'azote (Tableau 13). La corrélation positive avec la masse de matière sèche des cotylédons se manifeste également au niveau de la partie aérienne et des racines à tous les stades de croissance étudiés, et surtout au stade 120 jours où elle est significative à un taux de P <0,001. La corrélation au niveau des organes montre que la masse de matière sèche des aiguilles est significativement corrélée avec celle des cotylédons uniquement au stade de 120 jours, tandis que la racine principale est significativement corrélée au cotylédon à tous les stades de

croissance. La tige, les racines secondaires et les racines tertiaires sont faiblement et positivement corrélées avec la masse de matière sèche des cotylédons à un coefficient allant de 0,291 à 0,450 (Tableau 13).

Tableau 13. Coefficients de corrélation de Pearson pendant 210 jours entre (i) la différence de la masse de matière sèche des cotylédons sur NH_4^+ et NO_3^-, et (ii) la différence de croissance des plantules sur NH_4^+ et NO_3^-.

	Âge (Jours)	ΔO (mg)							
		Pln	PA	PR	N	S	R_1	R_2	R_3
	15	na	na	na	na	na	na	na	na
ΔC	30	0,584*	0,506*	0,527*	0,291	0,413	0,527*	na	na
(mg)	120	0,692**	0,615**	0,632**	0,529*	0,435	0,521*	0,353	na
	210	0,588*	0,517*	0,533*	0,45	0,437	0,510*	0,415	0,36

ΔC = [MMS des cotylédons sur (NH_4^+) - MMS des cotylédons sur (NO_3^-)], ΔO = [MMS des organes sur (NH_4^+) - MMS des organes sur (NO_3^-)], MMS : la masse de matière sèche, Pln : plantules, PA : partie aérienne, PR : partie racinaire, N : aiguilles, S : tige, R_1 : racine principale, R_2 : racines secondaires et R_3 : racines tertiaires. La corrélation bilatérale est significative au niveau 0,01 (**) ou 0,05 (*).

4. Discussion

Les cotylédons sont un paramètre caractérisant les graines des "pinaceae" car elles peuvent être très variables, notamment en nombre, entre et au sein d'une même espèce (Holloway et al., 2018; von Aderkas, 2002), ce qui en fait une base pour la sélection de différents génotypes de la famille des pinacées. Dans cette étude, l'analyse de la croissance des plantules en fonction du nombre de cotylédons montre que la masse de matière sèche de presque tous les organes est proportionnelle au nombre de cotylédons. D'une part la variabilité de la croissance, en réponse à la forme azotée, entre les deux provenances dépend de la variabilité de la masse de matière sèche des cotylédons, d'autre part la forte corrélation entre les organes et les cotylédons confirment cette relation. Ces résultats suggèrent que les cotylédons contrôlent la croissance des plantules du cèdre (Ci) ce qui est en accord avec des études précédentes qui ont montré, chez les plantules de *Cedrus deodara*, que les cotylédons physiologiquement efficaces constituent un élément-clé de la croissance, du développement et de l'établissement des plantules (Mughal and Thapliyal, 2012).

D'autre part, cette étude montre également que la forme et la concentration d'azote affectent différemment la croissance et le développement des plantules de cèdre selon les provenances avec une préférence significative de celle de Moudemame vers la forme ammoniacale et celle d'Arz Gouraud vers la forme nitrique. Cette différence est plus apparente au niveau des racines et en particulier les racines secondaires qui montrent une différence significative entre les deux provenances en réponse aux formes azotées. Ces résultats sont en accord avec des résultats précédents qui montrent une différence très significative entre les provenances pour la croissance des plantules d'*Abies guatemalensis* Rehder, *Pinus nigra* Arnold et *Cedrus atlantica* Manetti en réponse aux substrats (Aoujdad et al., 2015; Mataruga et al., 2010; Strandby Andersen et al., 2008). Ce qui suggère l'existence de différences intrapopulations au sein de *C.*

atlantica pour la nutrition azotée de sorte que les différentes provenances présentent une préférence vis-à-vis d'une forme d'azote ou une autre (C_{ii}).

À partir des conclusions (C_i) et (C_{ii}), on peut se demander si cette préférence de la forme d'azote dépend uniquement de la provenance de graines. Pour répondre à cette hypothèse, On s'est basé sur les cotylédons comme caractéristique séparant les différents génotypes et nous avons étudié la corrélation bilatérale de Pearson entre (i) la différence de la masse des cotylédons sur NH_4^+ et NO_3^-, et (ii) la différence de la masse des organes sur NH_4^+ et NO_3^- (Tableau 13). Ce test statistique montre que la variation de la masse de matière sèche des cotylédons, selon la forme d'azote, est corrélée significativement et positivement avec la réponse de la croissance à la forme azotée au niveau des plantules, de la partie aérienne et des racines à tous les stades étudiés. Ceci signifie que la différence entre la croissance sur NH_4^+ et NO_3^- dépend des cotylédons. Les présents résultats sont cohérents avec ceux de Stöcklin and Armbruster (2016) qui montrent que les individus producteurs de graines diffèrent fortement de point de vue moléculaire les unes des autres malgré leur proximité. Dans l'ensemble, on peut suggérer que la préférence de la forme d'azote par les plantules dépend des cotylédons qui eux-mêmes dépendent de la disponibilité et la forme d'azote dans la rhizosphère de la plante-mère pendant la formation des graines qui sont les puits de l'azote assimilés au stade de la reproduction de la plante-mère (Strandby Andersen et al., 2008; Tegeder and Masclaux-Daubresse, 2018). Cette conclusion suggère la nécessité de comparer les plantules issues de ces sols de point de vue teneur en nitrate et en ammonium ainsi que les activités enzymatiques impliquées dans les deux formes de nutrition azotée. Il serait aussi opportun de caractériser la minéralisation de la matière organique par les microorganismes dans nos sols.

Jusqu'au stade de croissance 210 jours, les racines secondaires des plantules de la provenance d'Arz Gouraud et celles de Moudemame montrent une préférence significative vers NO_3^- et NH_4^+, respectivement (Figure 14). Au stade 420 jours, lorsque les plantules ont perdu leurs cotylédons par senescence, les plantules d'Arz Gouraud et leurs racines secondaires continuent à préférer la forme NO_3^- alors que celles de Moudemame ont perdu leurs préférences pour la forme NH_4^+ (Figure 18). Ces résultats suggèrent que la préférence de la forme NO_3^- par la provenance Arz Gouraud est liée à d'autres facteurs en plus des cotylédons ce qui concorde avec les résultats antérieurs de Mughal and Thapliyal (2012) qui ont montré que les valeurs d'héritabilité de l'espèce dépendent de 31,29% du nombre de cotylédons suggérant que ces caractères étaient sous un fort contrôle génétique. Ceci signifie que les cotylédons ne font que séparer entre les différents génotypes et affectent peu la préférence du NO_3^-. Au contraire, la préférence de la forme NH_4^+ par Moudemame est liée à la présence de cotylédons ce qui est en accord avec le fait que la photosynthèse et la capacité de stockage des nutriments des cotylédons contrôlent la croissance des plantules de Pinaceae (Johnson et al., 2011; Johnson and Smith, 2005; Kozlowski and Pallardy, 1997; Mughal and Thapliyal, 2012). Cette deuxième suggestion est confirmée par le fait que les graines des deux provenances au stade de 15 jours, avaient en moyenne des masses de matières sèches significativement différentes, (33,8 mg pour Arz Gouraud et 30,2 mg pour Moudemame) (Tableau 8 Tableau 11). Cet effet des cotylédons sur la préférence de la forme ammoniacal est en accord avec les résultats de Zhang et al. (2018) qui ont trouvé que la préférence de la forme d'azote est liée à l'âge. Cette préférence peut être obtenue grâce à l'augmentation du niveau de transcription des gènes SbGln1.3 et à

l'accumulation de la glutamine synthétase dans les racines et / ou dans les cotylédon comme trouvé par El Omari et al. (2010) pour la tolérance de l'ammonium. Depuis le stade précoce, la présence d'une différence significative entre Arz Gouraud et Moudemame dans la production de R2 sur NO_3^- alors qu'elle n'est pas significative sur NH_4^+ suggère que *C. atlantica* présente deux formes d'adaptation vers l'alimentation en azote ; le premier est lié à l'âge (présence des cotylédons) et le second est déterminé génétiquement (stade post-cotylédonaire). Du fait que les différences entre les provenances de graines sont attribuées à la sélection naturelle des différents caractères dans leurs habitats naturels (Rawat and Uniyal, 2011) ; nous pouvons suggérer que ces réponses présentées ici représentent différentes stratégies de génotype / provenance de *C. atlantica* pour s'adapter aux fluctuations de l'azote dans le sol. Cet aspect nécessite une étude plus approfondie des réserves et des activités enzymatiques des cotylédons entre les différents génotypes et provenances de *C. atlantica*.

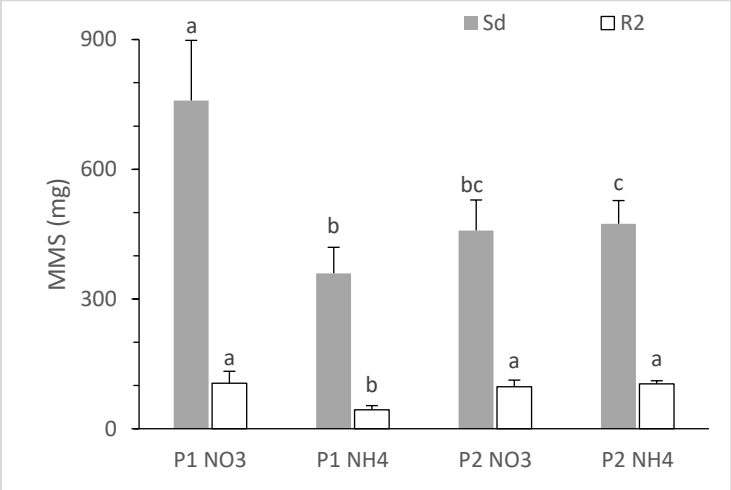


Figure 18. Moyennes de la masse de matière sèche (MMS) des plantules de deux provenances du cèdre en réponse à la forme azotée au stade 420 jours. Sd : plantules, R2 : racines secondaires, P1 : Arz Gouraud, P2 : Moudemame. Les lettres indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD).

Dans le milieu organique, le NO_3^- à 5 mM stimule significativement la croissance des plantules du cèdre de la provenance Arz Gouraud, tandis que ceux de Moudemame montrent une préférence vers NH_4^+ à 5 mM (Tableau 8). Ce qui montre les exigences élevées des plantules du cèdre en azote. Ces résultats sont cohérents avec ceux sur les milieux artificiels et naturels qui ont montré une augmentation de la croissance en réponse à l'augmentation de la concentration d'azote (Boukcim et al., 2006; EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018).

Le fait que les deux provenances modulent la croissance des racines secondaires en réponse à la forme de l'azote comme le montre cette étude et aux propriétés physico-chimiques du sol (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018) ; suggère que les racines secondaires sont l'organe qui s'adapte en premier aux fluctuations du sol. Cette observation est en accord avec les résultats de Courbet et al. (2012) qui soulignent le rôle important des racines de *C. atlantica* dans l'adaptation aux contraintes environnementales. À partir de ces constats sur les racines secondaires et d'autres qui rapportent la contribution de ces racines dans la compétitivité des génotypes de *Pinus radiata* D. Don (Gautam et al., 2003), nous pouvons supposer que la compétitivité des différentes arbres au sein de la même provenance est liée au niveau de

préférence de chaque génotype à adopter et à utiliser les différentes formes d'azote, et la flexibilité de la croissance des racines secondaires en réponse à la fluctuation des ressources en azote du sol.

5. Conclusion

Les résultats de ce chapitre révèlent une différence intraspécifique au sein des provenances de *C. atlantica* pour la nutrition azotée. Ils montrent aussi que la préférence de l'azote est liée à l'âge des plantules et aux cotylédons en tant que critère qui sépare les différents génotypes. Les plantules de *C. atlantica* présentent un besoin élevé en azote et leur adaptation / préférence n'est visible qu'à des concentrations élevées par la formation et la croissance des racines secondaires en tant qu'organe le plus réactif à la fluctuation de l'azote dans le sol. La présente étude constitue une information préliminaire des besoins en forme et en disponibilité d'azote des différents génotypes au moins au stade juvénile pour stimuler la régénération du cèdre dans les programmes de reboisement. Toutefois, des études futures seront nécessaires pour élucider comment les cotylédons sont-ils liés avec des facteurs génétiques dans la préférence de la forme azotée, et expliquer l'existence de génotype du cèdre préférant le NO_3^- malgré que les sols de cèderais Marocaines sont généralement acides défavorables à la minéralisation.

CHAPITRE V

RÉPONSES DE LA BIOMÉCANIQUE DES RACINES DE *CEDRUS ATLANTICA* M. AUX CARACTÉRISTIQUES HYDROMÉCANIQUES DU MILIEU

Témoignage sur l'article de ce chapitre :

L'article évalué aborde un sujet de grand intérêt dans le domaine forestier, car il étudie les caractéristiques des racines des plants de cèdre au vu des différentes exigences du milieu de culture. Les découvertes sur le comportement des racines de cèdre face aux différentes conditions hydromécaniques du milieu de croissance seront d'une importance fondamentale dans le domaine forestier, principalement, mais elles peuvent aussi être à la base de nombreux autres travaux, dans différents domaines, tels que fruits, café et même dans l'agriculture. J'ai particulièrement aimé cet article et j'ai trouvé la lecture très intéressante (Rev N° 20, Scientifica).

Ch V. Réponses de la biomécanique des racines de *Cedrus atlantica* M. aux caractéristiques hydromécaniques du milieu

Belkacem EL AMRANI[1], Mohammed BENDRISS AMRAOUI[1]

Ce chapitre a été publié : EL Amrani, B., Amraoui Bendriss, M., 2020. Biomechanics of Atlas Cedar Roots in response to the Medium Hydromechanical Characteristics. Scientifica 2020, 1–11. https://doi.org/10.1155/2020/7538698

Mots-clés

Architecture racinaire ; plantules de *Cedrus atlantica* M. ; propriétés hydromécaniques ; croissance

1. Introduction

La croissance des plantules forestières est conditionnée par de nombreux facteurs abiotiques, en particulier la physique du sol et son statut hydrologique (Kormanek et al., 2015). Ils rendent les plantules dépendant de l'architecture racinaire optimale (Šmilauerová and Šmilauer, 2002; Szymanowska-Pułka, 2013) ce qui permet la détection et la réponse aux défis environnementaux par le changement de croissance (Chimungu et al., 2015; Colombi et al., 2017; Pandey et al., 2017). De plus, il a été rapporté que la croissance de la partie aérienne et de la plantule totale sont liées à la performance / adaptation du système racinaire, qui est en contact direct avec la variation des propriétés hydromécaniques du sol. Par conséquent, la croissance du système racinaire est cruciale pour la survie des plantules et la régénération des forêts. Ce constat concorde avec les études réalisées par Zha et al. (2016) et Yan et al. (2017) qui ont démontré que les mécanismes de développement, qui régulent la réponse des racines aux forces mécaniques du sol, jouent un rôle central dans le développement de la partie aérienne et la survie des plantes.

Bien que sa réaction à plusieurs contraintes ait été peu étudiée, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière est une plante-modèle des forêts méditerranéennes. Elle joue un rôle économique et écologique important et il s'agit d'une espèce candidate au boisement en Méditerranée (Hapla et al., 2000; Nezzar-Hocine et al., 1998). De plus, sa régénération naturelle et sa transplantation sont en fait exposées à de nombreux obstacles liés aux qualités biologiques, chimiques et surtout physiques du sol. En plus de ces obstacles naturels, les plantules du cèdre sont contestées par la croissance lente aux stades précoce (Savill and Wilson, 2015) et la faible mycorhization (Abourouh, 1996; Boukcim et al., 2001; Nezzar-Hocine et al., 1998).

Tous les essais antérieurs pour l'inoculation mycorhizienne des plantules de *Cedrus atlantica* prouvent que les faibles taux d'infection ou l'échec du développement de la mycorhize sont liés à la faible réceptivité racinaire en raison du développement lent des racines latérales et de la moindre disponibilité de racines fines (Boukcim et al., 2001; Gaba-Chahboub et al., 2016; Nezzar-Hocine et al., 1998). Certains de ces auteurs ont conclu que la différence de taux d'infection et le faible nombre de racines susceptibles à l'infection mycorhizienne résultent de l'effet du milieu (Boukcim et al., 2001). D'autres auteurs confirment que la formation de racines

fines peut être augmentée par le milieu de culture (Nezzar-Hocine et al., 1998). Récemment, des progrès ont été réalisés dans la réponse du cèdre de l'Atlas à la texture naturelle du sol (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018) mais nos connaissances restent encore incomplètes sur l'effet de la physique du sol et de son état hydrologique sur les stratégies de croissance de l'architecture racinaire. De même, il a été signalé, dans un large éventail d'espèces, que le développement de l'architecture racinaire dépend des propriétés mécaniques du sol (Potocka and Szymanowska-Pułka, 2018). Également, il a été démontré que l'impédance mécanique est la principale cause de la faible croissance et développement du système racinaire (Bengough et al., 2011). Par exemple, l'allongement des racines est contrôlé davantage par les propriétés mécaniques du sol plutôt que par les propriétés chimiques (Rogers and Benfey, 2015). Les propriétés hydrauliques du sol jouent également un rôle important dans la détermination de l'architecture du système racinaire (Nada et al., 2019; Tron et al., 2015). Cependant, dans des conditions naturelles, les propriétés hydrauliques du sol dépendent principalement des caractéristiques mécaniques et texturales, et plusieurs études ont montré une forte relation entre ces propriétés. Par exemple il a été constaté que la capacité de rétention de l'eau et la perméabilité tiennent énormément compte de la densité (Garg and Ng, 2015) et de la porosité du sol (Dexter et al., 2008) et dépendent également de la présence de la matière organique et du gravier (Saxton and Rawls, 2006). À notre avis, l'étendue du compactage qui est habituellement évaluée en termes de densité du sol, de porosité du sol et de taux de pénétration des racines (Cambi et al., 2017) peut également affecter l'architecture des racines.

Pour un succès maximal du boisement et de la mycorhization des plantules du cèdre, nous devons encore en savoir plus sur son architecture racinaire et les moyens pour contrôler sa croissance et son développement. Par conséquent, nous devons comprendre les facteurs hydrologiques et mécaniques du milieu qui augmentent la réceptivité des racines envers les champignons mycorhiziens. Sur cette base, nous avons étudié la réponse de la croissance des plantules de *Cedrus atlantica* à la variation des caractéristiques hydromécaniques du milieu à travers la morphologie et l'anatomie de leur système racinaire.

2. Matériel et méthodes

2.1. Conditions de croissance des plantules

Une trentaine de cônes de cèdre de l'Atlas matures (semi-ouverts), contenant en moyenne 115 graines, ont été récoltés en septembre 2017 sur un arbre ensoleillé au bord de la cédraie marocaine de Saheb (33° 22' 4" N ; 5° 13' 23" O ; 1824 m). Les écailles des cônes ont été retirées et les graines ont été collectées et triées en fonction de leur taille et de leur poids. Par la suite, les graines homogènes ont été sélectionnées et immédiatement stratifiées à 4 °C pendant 15 jours. Les graines stratifiées ont été trempées pendant 48 h, puis transférées sur un papier humide jusqu'à l'apparition d'une radicule d'environ 1,5 cm. Les graines germées ont été transplantées séparément (cinq plantules par milieu de culture à raison d'une plante par pot) dans des pots de 07 × 07 × 25 cm contenant des milieux avec des propriétés mécaniques différentes (hydroponie : Hyd, vermiculite : Ver, vermiculite-gravier : VGr (2/1, V / V), sciure rouge : Saw et sable : San) (Tableau 14). Toutes les plantules ont été fertilisées chaque semaine avec une solution nutritive composée de 5,0 mM de Ca $(NO_3)_2$; 1 mM KCl ; 0,2 mM $CaCl_2$;

0,2 mM de KH_2PO_4 ; 0,1 mM de $MgSO_4$; 0,5% $FeCl_3$; 0,2 ml L^{-1} d'une solution d'oligo-éléments (Morizet and Mingeau, 1976), pH 5,5. Les cultures ont été maintenues pendant 90 jours dans une chambre de croissance contrôlée à une température allant de 24 à 32 °C, une photopériode de 16/8 h, une intensité lumineuse de 70 µmol m^{-2} s^{-1} et une humidité relative de l'ordre de 50 à 70%. Toutes les plantules ont été quotidiennement humidifiées avec de l'eau pendant les périodes sèches.

2.2. Caractéristiques des milieux de culture

Les propriétés mécaniques et hydrauliques des milieux de culture ont été caractérisées par (1) la perméabilité (K, cm s^{-1}): a été déterminée selon la loi de Darcy par l'équation: (Q × L) ÷ (t × A × h) avec Q : volume d'eau recueillie (mL), L: hauteur d'échantillon (cm), t: durée de la collecte d'eau (sec), A: surface en coupe du milieu (cm^2), h: hauteur constante totale (cm) ; (2) Porosité (n) qui est déterminée par le rapport du volume des vides sur le volume total du milieu ; (3) Densité apparente (ρd, g cm^{-3}) qui est déterminée comme la masse sèche des particules solides par unité de volume (Benavente et al., 2019) ; (4) Densité à saturation (ρsat, g cm^{-3}) qui est déterminée comme le poids des particules solides plus l'eau par unité de volume ; (5) Capacité de rétention d'eau (WHC,%) calculée selon la méthode européenne en pourcentage d'eau contenue dans l'échantillon (V / V) (He and Wang, 2019).

Le milieu hydroponique possède de manière significative des valeurs maximales de la perméabilité, la porosité et la capacité de rétention de l'eau et les valeurs minimales au niveau de la densité apparente et de la densité à saturation par rapport aux milieux sable et vermiculite-gravier. Alors que les milieux vermiculite et sciure montrent des valeurs significativement intermédiaires de toutes les propriétés hydromécaniques par rapport aux autres substrats, sauf entre les milieux hydroponiques et sciure en densité à saturation et entre les milieux sciure et vermiculite-gravier en capacité de rétention d'eau (Tableau 14).

Tableau 14. Caractéristiques mécaniques et hydrauliques des milieux de culture.

Milieux	Acronyme	K cm.s^{-1}	n	ρ_d g.cm^{-3}	ρ_{sat} g.cm^{-3}	WHC %
Hydroponie	Hyd	$1.000_{\pm 0.0000}{}^{a}$	$1.000_{\pm 0.0000}{}^{a}$	$0.000_{\pm 0.000}{}^{a}$	$1.000_{\pm 0.0000}{}^{a}$	$100_{\pm 0.00}{}^{a}$
Vermiculite	Ver	$0.106_{\pm 0.0003}{}^{b}$	$0.951_{\pm 0.0139}{}^{b}$	$0.349_{\pm 0.013}{}^{b}$	$1.300_{\pm 0.002}{}^{b}$	$73.75_{\pm 1.87}{}^{b}$
Sciure	Saw	$0.046_{\pm 0.0027}{}^{c}$	$0.839_{\pm 0.0406}{}^{c}$	$0.209_{\pm 0.016}{}^{b}$	$1.049_{\pm 0.043}{}^{a}$	$56.25_{\pm 1.87}{}^{c}$
Vermiculite-gravier	VGr	$0.022_{\pm 0.0007}{}^{d}$	$0.685_{\pm 0.0297}{}^{d}$	$1.089_{\pm 0.105}{}^{c}$	$1.773_{\pm 0.096}{}^{c}$	$57.50_{\pm 2.50}{}^{c}$
Sable	San	$0.016_{\pm 0.0003}{}^{e}$	$0.472_{\pm 0.0074}{}^{e}$	$1.480_{\pm 0.060}{}^{d}$	$1.952_{\pm 0.052}{}^{d}$	$27.50_{\pm 3.75}{}^{d}$

K : perméabilité, n : porosité, ρ_d : densité apparente, ρ_{sat} : densité à saturation et WHC : capacité de rétention d'eau. La moyenne ±SD suivie de lettres indiquent les différences significatives (test $P < 0,05$ LSD).

2.3. Mesures de la croissance

La croissance a été estimée sur quatre répétitions en pesant la masse de matière sèche des aiguilles, de la tige, de la racine principale, des racines latérales et des racines courtes obtenues après séchage à 70 °C pendant 48 h. La teneur en eau a été estimée par la différence entre la masse de matière fraîche (MMF) et la masse de matière sèche (MMS) de chaque organe et calculée selon l'équation : (MMF-MMS) × 100 ÷ (MMS). La ramification des racines a été estimée en mesurant la longueur et le nombre de différentes catégories de racines à l'aide du

logiciel ImageJ (version 1.50i, 2016). La densité racinaire est déterminée par le rapport du nombre de racines latérales / la longueur de la racine principale. La valeur moyenne du taux de pénétration des racines du cèdre a été déterminée comme le rapport dl / dt avec dl : la variation de la longueur de la racine principale (mm) et dt : la variation du temps (jour) à partir du semis des graines germées jusqu'à ce que les plantules soient récoltées.

Les caractéristiques anatomiques les plus importantes des racines telles que la largeur de l'épiderme, du cylindre central et du cortex, le diamètre de la racine principale, ainsi que le diamètre et le nombre de cellules du cortex ont été obtenus par une coupe transversale à main levée de 25 à 35 mm derrière l'apex racinaire (Chimungu et al., 2015; Okamoto et al., 2008). Ensuite, les préparations ont été immédiatement photographiées à l'aide d'une caméra intégrée à un microscope optique (Optika DM-15). Les cinq meilleures coupes transversales ont été sélectionnées et utilisées pour déterminer les caractéristiques anatomiques de chaque plantule. Du fait que la racine n'est pas parfaitement circulaire sous l'effet des particules solides du milieu ; le nombre de cellules corticales, la largeur et le diamètre des tissus ont été évalués à dix endroits différents de chaque coupe transversale, tandis que la surface a été mesurée une fois à l'aide du logiciel ImageJ (Version 1.50i, 2016). La valeur moyenne du diamètre des cellules du cortex a été calculée par le rapport de la largeur du cortex / le nombre de cellules du cortex.

2.4. Analyses statistiques

Les données obtenues ont été soumises à l'analyse de la variance (ANOVA) et les moyennes ont été comparées par le test de Différence Significative Minimale (LSD) de Fisher à P <0,05. Les coefficients de corrélation bilatérale de Pearson ont été calculés à un risque d'erreur de 5%. Toutes ces statistiques ont été réalisées par IBM SPSS Statistics (version 20.0, 2011).

3. Résultats

3.1. Croissance des plantules

Les plantules de 90 jours ont montré la masse de matière sèche la plus élevée sur le milieu hydroponique et le plus bas sur le mélange vermiculite-gravier. Le milieu hydroponique stimule significativement la croissance des aiguilles et de la tige (P < 0,009), alors que les valeurs les plus faibles sont observées sur les milieux gravier-vermiculite et sable. La croissance du système racinaire montre un comportement différent de celui de la partie aérienne, de sorte que le sable, par rapport aux autres milieux, stimule de manière significative (P <0,002) la racine principale avec une moyenne de 69,43 mg. La masse de matière sèche des racines latérales est significativement maximale (P < 0,0001) et minimale (P < 0,023) sur la sciure et l'hydroponie, respectivement (Figure 19).

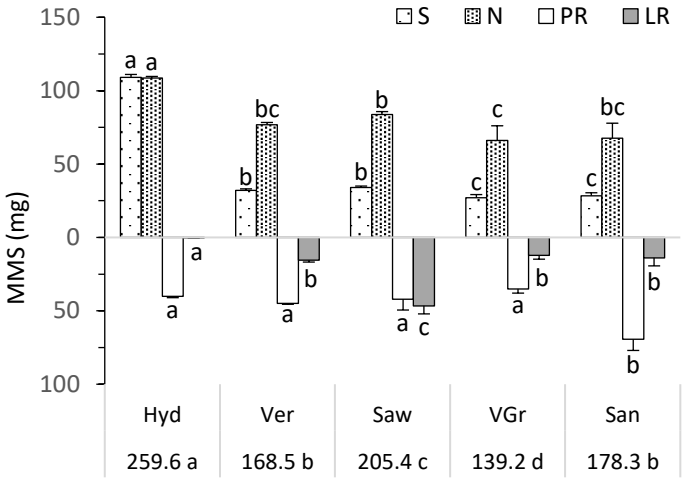


Figure 19. Moyennes de la masse de matière sèche (MMS) des plantules du cèdre en réponse aux différents milieux de culture. N : aiguilles, S : tige, PR : racine principale, LR : racines latérales. Les valeurs à la base des histogrammes indiquent la masse de matière sèche moyenne des plantules. Les lettres indiquent des différences significatives (P <0,05 test LSD). Les acronymes des milieux de culture sont ceux indiqués dans le tableau 14.

3.2. Statut hydrologique des plantules

La teneur en eau des plantules du cèdre dépend en grande partie de l'impédance mécanique causée par la nature du milieu utilisé. Le milieu hydroponique diminue la teneur en eau des plantules notamment au niveau de la tige (P <0,0001) avec une moyenne de 2,18% contre 125,49% comme valeur la plus faible sur les autres milieux. De même, elle diminue significativement (P <0,0001) la teneur en eau des racines latérales à 13,64%, alors que le maximum est observé sur la sciure et la vermiculite avec 457,03 et 436,58%, respectivement. En revanche, à P <0,028, la sciure et la vermiculite diminuent considérablement la teneur en eau des aiguilles, tandis que l'hydroponie augmente la teneur en eau de la racine principale (Tableau 15).

Tableau 15. Teneur en eau au niveau des organes des plantules du cèdre.

H_2O %	Aiguilles	Tige	Racine principale	Racines latérales
Hyd	263,96 $_{\pm 1,10}{}^{a}$	2,18 $_{\pm 0,83}{}^{c}$	579,85 $_{\pm 20,16}{}^{a}$	13,64 $_{\pm 4,36}{}^{d}$
Ver	198,29 $_{\pm 40,15}{}^{b}$	176,58 $_{\pm 5,12}{}^{a}$	264,28 $_{\pm 14,09}{}^{b}$	436,58 $_{\pm 19,91}{}^{a}$
Saw	134,07 $_{\pm 18,02}{}^{c}$	125,49 $_{\pm 4,76}{}^{b}$	213,29 $_{\pm 28,24}{}^{c}$	457,03 $_{\pm 8,42}{}^{a}$
VGr	299,23 $_{\pm 3,38}{}^{a}$	195,25 $_{\pm 13,96}{}^{a}$	209,38 $_{\pm 17,76}{}^{c}$	346,98 $_{\pm 14,61}{}^{b}$
San	263,64 $_{\pm 15,45}{}^{a}$	190,32 $_{\pm 23,44}{}^{a}$	247,61 $_{\pm 15,07}{}^{bc}$	133,98 $_{\pm 25,12}{}^{c}$

La moyenne ±SD suivie de lettres indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD). Les acronymes des milieux de culture sont ceux indiqués dans le tableau 14.

3.3. Architecture racinaire des plantules

L'hydroponie stimule significativement (P <0,0001) la longueur de la racine principale (59,47 cm) par rapport aux autres milieux et réduit fortement le nombre de racines latérales par rapport à la sciure et au sable, et la longueur des racines latérales par rapport à la vermiculite, la sciure et la vermiculite-gravier. L'abondance moyenne des racines courtes (<0,5 mm) est

maximale sur la sciure et minimale sur le milieu hydroponique (Figures 20a et 21). Une densité racinaire élevée est observée sur le sable avec 2,57, tandis qu'elle est faible sur l'hydroponie avec seulement 0,36 (Figure 20b).

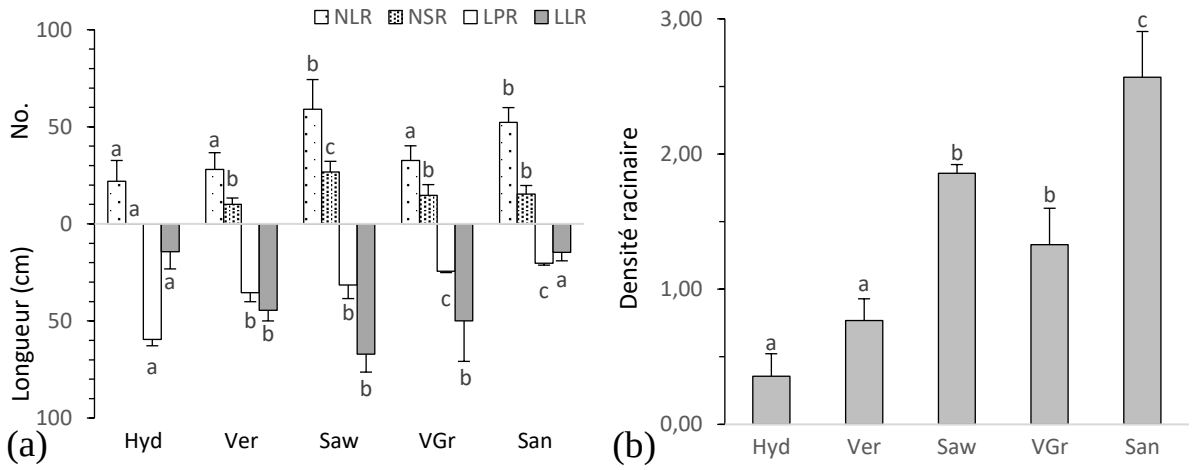


Figure 20. Architecture racinaire de *Cedrus atlantica* Manetti en réponse à la variation de la contrainte hydromécanique du substrat. (a) : nombre de racines latérales (NLR) et de racines courtes (NSR) ; longueur de la racine principale (LPR) et des racines latérales (LLR). (b) : densité racinaire. Les lettres indiquent des différences significatives (P <0,05 test LSD). Les acronymes des milieux de culture sont ceux indiqués dans le tableau 14.

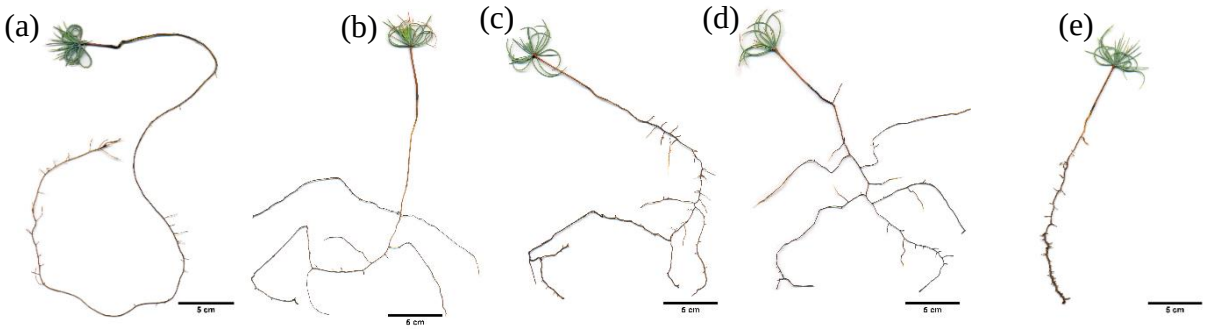


Figure 21. L'architecture du système racinaire des plantules du cèdre sur les cinq milieux de culture avec différentes contraintes hydromécaniques ; a : hydroponie, b : vermiculite, c : sciure rouge, d : vermiculite-gravier, e : sable. La barre d'échelle correspond à 5 cm.

3.4. Caractéristiques anatomiques des racines

L'anatomie racinaire des plantules du cèdre montre que le sable et la vermiculite, respectivement, augmentent et diminuent le diamètre de la racine principale et des cellules du cortex, et la largeur de l'épiderme, du cylindre central et des tissus du cortex (P <0,0001) par rapport aux autres milieux de culture, sauf entre l'hydroponie et la vermiculite pour le diamètre des cellules du cortex et la largeur du cortex. Le tissu du cortex est également stimulé en nombre de cellules par le milieu sable (P <0,012). Cependant, la stimulation des milieux sciure, hydroponie et vermiculite-gravier est statistiquement plus faible que celle de sable (Tableau 16).

Tableau 16. Dimensions des structures anatomiques racinaires.

	Hyd	Ver	Saw	VGr	San
D. racine principale (µm)	$783{,}67_{\pm 2{,}56}{}^{d}$	$733{,}00_{\pm 14{,}77}{}^{e}$	$933{,}14_{\pm 17{,}85}{}^{b}$	$852{,}25_{\pm 6{,}43}{}^{c}$	$1614{,}73_{\pm 6{,}51}{}^{a}$
W. épiderme (µm)	$25{,}18_{\pm 1{,}15}{}^{b}$	$14{,}00_{\pm 0{,}73}{}^{c}$	$27{,}17_{\pm 0{,}54}{}^{b}$	$25{,}74_{\pm 1{,}28}{}^{b}$	$37{,}55_{\pm 1{,}28}{}^{a}$
W. cortex (µm)	$182{,}80_{\pm 1{,}13}{}^{d}$	$186{,}16_{\pm 4{,}37}{}^{d}$	$267{,}46_{\pm 5{,}52}{}^{b}$	$221{,}43_{\pm 6{,}27}{}^{c}$	$487{,}08_{\pm 7{,}84}{}^{a}$
N. cellules du cortex	$6{,}68_{\pm 0{,}15}{}^{cb}$	$7{,}18_{\pm 0{,}23}{}^{b}$	$6{,}56_{\pm 0{,}10}{}^{c}$	$6{,}50_{\pm 0{,}16}{}^{c}$	$7{,}98_{\pm 0{,}18}{}^{a}$
W. cylindre central (µm)	$186{,}29_{\pm 3{,}92}{}^{b}$	$155{,}66_{\pm 4{,}00}{}^{c}$	$175{,}15_{\pm 3{,}85}{}^{b}$	$175{,}74_{\pm 1{,}55}{}^{b}$	$289{,}39_{\pm 3{,}07}{}^{a}$
D. cellules du cortex (µm)	$27{,}74_{\pm 0{,}56}{}^{d}$	$26{,}38_{\pm 0{,}91}{}^{d}$	$41{,}12_{\pm 1{,}24}{}^{b}$	$34{,}74_{\pm 1{,}50}{}^{c}$	$62{,}07_{\pm 1{,}88}{}^{a}$

W : largeur, D : diamètre et N : nombre. La moyenne ±SD suivie de lettres indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD). Les acronymes des milieux de culture sont ceux indiqués dans le tableau 14.

3.5. Vaisseaux du cylindre central racinaire

La mesure de la zone des faisceaux vasculaires de la racine principale du cèdre montre que le sable augmente significativement (P <0,0001) la zone du xylème et du phloème avec 84,55 × 10^3 et 174,27 × 10^3 µm^2, respectivement, par rapport aux autres milieux. De plus, les zones du xylème et du phloème sont respectivement larges et étroites sur le milieu hydroponique par rapport à la sciure. Bien que l'hydroponie et le sable aient une impédance mécanique extrême (faible et élevée, respectivement), ils révèlent une valeur statistiquement similaire du rapport phloème / xylème. En revanche, la sciure de bois qui a une impédance mécanique intermédiaire révèle une valeur maximale du rapport phloème / xylème avec 3,14 (Figure 22).

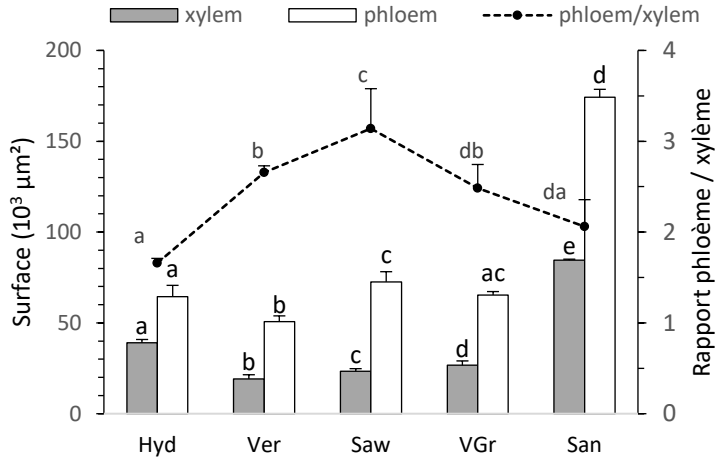


Figure 22. Caractéristiques du phloème et du xylème de la racine principale du cèdre. Les lettres indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD). Les acronymes des milieux de culture sont ceux indiqués dans le tableau 14.

Une diminution progressive de la capacité de pénétration racinaire a été observée du milieu hydroponique au milieu sable en réponse à l'augmentation et à la diminution de l'impédance mécanique du milieu et des propriétés hydrauliques, respectivement. Le milieu hydroponique présente un taux de pénétration élevé de 0,661 mm / jour contre 0,226 mm / jour pour le milieu sable avec une différence significative à P <0,0001 (Tableau 17).

Tableau 17. Taux de pénétration racinaire des plantules du cèdre sur les différents milieux de culture.

Milieux	Taux de pénétration mm / jour
Hyd	$0{,}661_{\pm 0{,}036}{}^{a}$
Ver	$0{,}394_{\pm 0{,}051}{}^{b}$
Saw	$0{,}350_{\pm 0{,}077}{}^{bc}$
VGr	$0{,}271_{\pm 0{,}006}{}^{ce}$
San	$0{,}226_{\pm 0{,}010}{}^{e}$

La moyenne ±SD suivie de lettres indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD). Les acronymes des milieux de culture sont ceux indiqués dans le tableau 14.

4. Discussion

Cette étude montre que la non-existence d'impédance mécanique combinée à la haute disponibilité de l'eau en milieu hydroponique améliore la croissance de la partie aérienne des plantules du cèdre (Figure 19 et Tableau 14). Alors que les barrières mécaniques continues ou partielles des milieux sable et vermiculite-gravier (particules de sable et gravier, Tableau 14) réduisent la croissance de la partie aérienne et la longueur de la racine principale (Figures 19 et 20a). Cela suggère que la croissance de la partie aérienne du cèdre dépend fortement des propriétés hydromécaniques du milieu de culture. La corrélation significative trouvée ici entre la croissance de la partie aérienne et toutes les propriétés hydromécaniques (positivement avec K, n et WHC et négativement avec ρ_d et ρ_{sat}) corrobore cette conclusion (Tableau 19). Conformément à cela, les résultats d'études antérieures ont montré que la matière sèche de la partie aérienne (Grzesiak, 2009) et l'expansion foliaire (Bengough et al., 2011) diminuent dans les traitements de sols durs. De plus, Cambi et al. (2017) ont rapporté que le compactage élevé du sol réduit la performance des plantules en termes de hauteur et de croissance racinaire. De plus, la diminution de la croissance de la partie aérienne en réponse à l'augmentation de la dureté du milieu de culture pourrait résulter de l'inhibition de la diffusion du CO_2 vers le mésophylle, et de la réduction du taux de transpiration et de photosynthèse comme il a été révélée par plusieurs études (Cambi et al., 2017; Grzesiak, 2009; Masle and Passioura, 1987; Tardieu et al., 1992). Selon ces études, la réduction de la transpiration et ses conséquences sont induites par la signalisation directe de l'acide abscissique, entre la racine et la partie aérienne (Young et al., 1997), qui est largement impliquée dans la réponse des plantes au compactage et à la sécheresse (Sreenivasulu et al., 2012; Tracy et al., 2015).

Bien que le milieu hydroponique stimule la longueur de la racine principale, la masse de matière sèche sur ce milieu de culture reste statistiquement inchangée par rapport aux autres milieux (Figures 19 et 20a). Malgré que la longueur de la racine principale diminue, sa masse de matière sèche et son diamètre augmentent sur le milieu sable (Figure 20a). Cela concorde avec les études précédentes qui montrent que la réduction de l'allongement racinaire est associée à l'expansion radiale (Bengough, 2012; Szymanowska-Pułka, 2013). La dissemblance dans la réponse de la longueur et du diamètre de la racine principale aux différents milieux était évidente et suggère que ces deux paramètres de croissance dépendent de propriétés hydromécaniques différentes. Une corrélation, dans le sens opposé, entre de ces propriétés, et la longueur et le diamètre de la racine principale a été trouvée ce qui confirme cette suggestion. Par exemple, la longueur est corrélée positivement avec la perméabilité, la porosité et la

capacité de rétention d'eau, tandis que le diamètre est négativement corrélé avec les deux derniers paramètres et vice-versa pour la densité apparente et la densité à saturation (Tableau 19). Cette constatation soutient les recherches antérieures sur différentes espèces de feuillus du genre Quercus (Bejarano et al., 2010; Cambi et al., 2017; Kormanek et al., 2015), les espèces de conifères (McNabb et al., 2001) et d'autres espèces (Rogers and Benfey, 2015) qui montrent que la longueur et le diamètre de la racine principale diminuent et augmentent, respectivement, en réponse à la densité et aux compactages élevés du sol.

Il a été démontré que le système racinaire profond et la capacité de pénétration des racines garantissent l'acquisition de l'eau et des nutriments pour la plante (Jin et al., 2015; Phule et al., 2019; Yan et al., 2017) ; donc un système racinaire peu profond et étroite diminue efficacement le taux d'exploration du sol (Rogers and Benfey, 2015). L'effet de l'augmentation de l'impédance mécanique du milieu de culture et de la diminution des propriétés hydrauliques sur le taux de pénétration racinaire des plantules de cèdre s'est révélé être fort (Tableaux 14 et 17). La réduction de la pénétration racinaire en comparaison à celle sur l'hydroponie varie de 1,7 à 2,9 fois selon le milieu. Un tel résultat expérimental suggère que le ralentissement de la croissance en longueur de la racine principale pouvait résulter d'une réduction de la taille de la zone d'allongement (Ingram et al., 2011). Une autre étude a rapporté que le taux de pénétration dépend de la pression provenant principalement de l'extension des cellules situées dans la zone d'élongation de la pointe de la racine principale (Jin et al., 2013) ou même de l'interruption de l'activité de la zone méristématique (Szymanowska-Pułka, 2013). De plus, il a été annoncé que l'impédance mécanique altère la réponse de l'auxine et de l'éthylène dans la racine, mais augmente l'acide abscissique endogène conduisant à l'élargissement du diamètre de la racine (Okamoto et al., 2008; Tracy et al., 2015). Selon ces données, nous pouvons affirmer que (i) les barrières mécaniques et les propriétés hydrauliques du milieu modifient la réponse de l'auxine et de l'éthylène dans les racines du cèdre ou (ii) l'extension cellulaire dans la zone d'élongation de la racine du cèdre n'a pas développé une pression suffisante pour contrer un compactage élevé en raison du faible gradient d'auxine dans le méristème apical racinaire (Tian et al., 2013). Cette hypothèse est confirmée par la forte diminution de la longueur de la racine principale (59,47 à 35,44 cm), développée par les plantules, lorsque la densité apparente (ρ_d) a légèrement augmenté de 0,000 à 0,349 g.cm^{-3}. De plus, lorsque la densité apparente augmente progressivement, le taux de pénétration des racines diminue de 0,661 à 0,226 mm / jour (Figure 20a, Tableaux 14 et 17). Le faible gradient d'auxine dans l'apex de la racine apicale du cèdre est également prouvé par la forte extension des racines latérales lorsque la racine principale rencontre un obstacle dont la puissance est égale ou supérieure à 0,349 g.cm^{-3}.

À l'échelle anatomique, la compaction élevée du sable induit une impédance mécanique élevée (ρ_d et ρ_{sat} élevés) et augmentent la largeur et le nombre de tous les tissus, et donc le diamètre de la racine principale surtout à travers l'augmentation de la largeur du cortex et du cylindre central (Tableaux 14 et 16). Cela rend les racines plus épaisses et plus résistantes à la pénétration de milieux forts, comme le rapportent Jin et al. (2013) et Clark et al. (2003). Ces résultats sont en accord avec ceux fournis par Chimungu et al. (2015) qui montrent que la densité tissulaire élevée améliore la rigidité et la résistance racinaire ce qui augmente la capacité de pénétration des racines dans les sols rigides. De plus, le milieu vermiculite qui s'est avéré

réduire significativement le diamètre de la racine principale au niveau de la largeur de l'épiderme et du cylindre central par rapport aux autres milieux de culture, n'a pas affecté la largeur du cortex au niveau du diamètre et du nombre de cellules par rapport à l'hydroponie seule (Tableau 16). En revanche, la vermiculite-gravier et la sciure qui ont augmenté le diamètre de la racine principale au niveau du diamètre des cellules du cortex et la largeur du cortex, n'ont pas affecté le nombre de cellules du cortex, la largeur de l'épiderme et du cylindre central par rapport à l'hydroponie (Tableau 16). Ces variations du diamètre de la racine principal au niveau de l'épiderme, du cylindre central et de la largeur du cortex, en réponse au degré de compactage du milieu de culture, montrent que le cèdre de l'Atlas ajuste sa pénétration racinaire principalement par le cortex et la surface du cylindre central sur les milieux compacts, et par l'épiderme et la zone du cylindre central sur les milieux non compacts. De plus, la forte corrélation entre la largeur de tous les tissus racinaires étudiés (épiderme, cylindre central et cortex) et les propriétés hydromécaniques confirme cette conclusion (Tableau 18). Ces données reflètent les résultats qui montrent que l'épaisseur de la racine dans les sols à haute impédance mécanique coïncide avec l'augmentation de la zone corticale chez un large éventail d'espèces (Chen et al., 2014; Colombi et al., 2017). Cela est également cohérent avec le rôle important du cortex dans la stabilisation de la racine et la réduction du coût métabolique dans le renouvellement cellulaire au niveau de la pointe racinaire pour explorer les couches de sol pendant la pénétration comme le cas des plantules du cèdre de l'Atlas (Chimungu et al., 2015; Iijima et al., 2003).

Tableau 18. Coefficients de corrélation de Pearson entre les caractéristiques hydromécaniques du sol et la largeur des tissus racinaires avec un risque d'erreur de 5%.

		K $cm.s^{-1}$	n	ρ_d $g.cm^{-3}$	ρ_{sat} $g.cm^{-3}$	WHC %
Largeur (µm)	Épiderme	-0.118	-0.705^{**}	0.537^{*}	0.431	-0.555^{*}
	Cortex	-0.425^{*}	-0.887^{**}	0.770^{**}	0.681^{**}	-0.860^{**}
	Cylindre central	-0.157	-0.833^{**}	0.738^{**}	0.662^{**}	-0.704^{**}

K : perméabilité, n : porosité, ρ_d : densité apparente, ρ_{sat} : densité à saturation et WHC : capacité de rétention d'eau. La corrélation bilatérale est significative au niveau P <0,01 (**) ou P <0,05 (*).

La saturation en eau du milieu hydroponique nécessite des vaisseaux conducteurs plus larges chez le cèdre de l'Atlas pour transporter et purger l'excès d'eau au niveau des racines par la transpiration. Cette explication est cohérente avec l'absence d'aérenchymes racinaires en présence d'un excès d'eau comme le montre la figure 23.

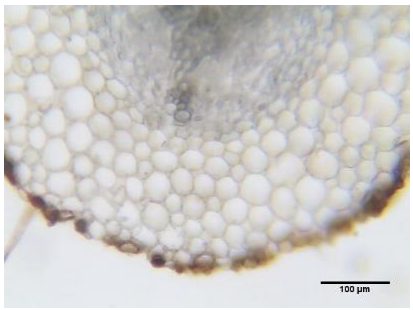


Figure 23. Coupe transversale de la racine principale chez une plantule du cèdre cultivée sur un milieu hydroponique. La barre d'échelle correspond à 100 µm.

Le milieu sable augmente de manière significative la surface du xylème et du phloème (Figure 22). Conformément à Whalley et al. (2005) et Jung et al. (2014), cette augmentation vise à augmenter la montée de l'eau et des sels minéraux jusqu'au rameau pour compenser la faible ramification racinaire et la faible capacité des plantules du cèdre à explorer un volume de sol important (Figures 20a, 21 et Tableau 17). De plus, le milieu sable diminue le rapport phl / xyl pour favoriser la montée de la sève brute au détriment de la sève élaborée comme cela a été constaté dans le cas du milieu hydroponique (Figure 22). Cette stratégie anatomique suggère que sur ces deux milieux les plantules du cèdre ont tendance à maintenir la croissance de la partie aérienne. Pour cela, nous constatons que sur ces deux milieux les plantules du cèdre ont une teneur en eau similaire et significativement élevée au niveau des aiguilles (Tableau 15). Ceci est conforme aux conclusions de Hameed et al. (2002) qui montrent que les plantules ont augmenté l'épaisseur du mésophylle comme stratégie de tolérance à la sécheresse car cela aiderait à stabiliser la photosynthèse (David et al., 2017), comme il a été trouvé ici pour la largeur du cortex racinaire. En revanche, le milieu sciure stimule le rapport Phy / Xyl (Figure 22). Cette action vise à favoriser le transport de la sève élaborée vers les racines afin de répondre aux besoins en carbone et de soutenir la stimulation de la croissance des racines latérales et courtes (Figures 19 et 20a). Cette explication est en accord avec les données sur la sciure de bois qui préserve le niveau d'eau des racines latérales en réduisant l'utilisation d'eau dans la photosynthèse, comme elle a été soutenue par la faible teneur en eau des aiguilles, et la forte teneur en eau et la croissance rapide des racines latérales (Figures 19, 20a et Tableau 15). Dans l'ensemble, ces données suggèrent que les vaisseaux conducteurs pourraient mieux expliquer la variation des stratégies de croissance chez les plantules du cèdre en réponse aux conditions hydromécaniques du sol.

La sciure de bois qui est organique à 100% et caractérisée par une faible densité (Tableau 14) stimule la masse de matière sèche, le nombre et la longueur des racines latérales et des racines courtes (Figures 19 et 20a). En revanche, le sable stimule considérablement la densité racinaire mais réduit considérablement la longueur des racines latérales (Figures 20a et b), ce qui conduit à une mauvaise architecture racinaire sur ce sol. De plus, les racines latérales sont presque absentes sur le milieu hydroponique (Figures 19 et 20a). L'absence de contrainte mécanique et la présence d'un excès d'eau donnent naissance à une racine principale très longue avec peu de racines latérales ce qui conduit à une architecture racinaire moins importante, et par conséquent, une absence totale de racines courtes ; étant donné que les racines latérales sont le principal déterminant de l'architecture racinaire du cèdre tel que rapporté par Szymanowska-

Pułka (2013) pour de nombreuses espèces. Même si la forte contrainte mécanique avec une faible perméabilité et une faible capacité de rétention d'eau (cas du sable) stimule la formation des racines latérales chez les plantules, ces racines ne s'allongent pas et ne se développent pas en une architecture racinaire en raison de la faible abondance des racines courtes. Ces résultats concordent avec plusieurs études qui ont rapporté que les propriétés mécaniques du milieu affectent l'architecture du système racinaire (Chen et al., 2014; Potocka and Szymanowska-Pułka, 2018; Yan et al., 2017).

Les résultats de ce chapitre montrent également que le milieu riche en matière organique (sciure) suivi de ceux composés de vermiculite sont optimaux pour la formation d'une meilleure architecture racinaire (racines latérales et courtes), tandis que les milieux purement hydrique ou sableux sont les pires (Figures 19 et 20). De plus, une relation étroite se trouve entre la ramification racinaire (racines latérales et courtes), et la perméabilité et la capacité de rétention d'eau (Tableau 19) ; ce qui est conforme aux données de Jung et al. (2014) qui ont montré que le manque de racines fines est dû au manque d'élévation capillaire de l'eau et au compactage du sol. Ces données sont également en accord avec les études précédentes qui ont rapporté que l'augmentation de la densité du sol entrave l'extension des racines latérales (Garg and Ng, 2015) et réduit en particulier le nombre de racines courtes comme il a été trouvé chez les plantules de *Quercus petraea* Liebl. (Kormanek et al., 2015). De plus, le milieu vermiculite, qui présente des valeurs intermédiaires de perméabilité, de porosité et de capacité de rétention d'eau entre les milieux hydroponiques et sciure (Tableau 14), donne naissance à une architecture racinaire nettement plus faible en nombre de racines latérales et courtes que la sciure. (Figure 20a). Cela confirme pourquoi la sciure est une condition optimale pour la production de racines latérales et courtes, et peut également suggérer que non seulement les propriétés hydromécaniques optimales, mais aussi l'abondance de la matière organique sont deux éléments nécessaires à la formation de racines latérales et courtes qui sont le siège de mycorhization ce qui peut faciliter la réceptivité des espèces du cèdre aux champignons ectomycorhiziens et donc à la survie des plants.

Tableau 19. Coefficients de corrélation de Pearson entre les caractéristiques hydromécaniques du sol, et la croissance et l'architecture racinaire des plantules à un risque d'erreur de 5%.

		K $cm.s^{-1}$	n	ρ_d $g.cm^{-3}$	ρ_{sat} $g.cm^{-3}$	WHC %
MMS (mg)	Sd	0,795**	0,509	-0,641**	-0,682**	0,569*
	Nd	0,829**	0,695**	-0,748**	-0,745**	0,716**
	St	0,996**	0,590*	-0,606*	-0,590*	0,784**
	PR	-0,252	-0,593*	0,534*	0,484	-0,597*
	LR	-0,536*	-0,062	-0,151	-0,251	-0,338
N	SR	-0,691**	-0,374	0,245	0,170	-0,569*
	LR	-0,479	-0,460	0,289	0,191	-0,591*
L (µm)	PR	0,904**	0,768**	-0,768**	-0,737**	0,881**
	LR	-0,471	0,153	-0,169	-0,170	-0,051
D (µm)	PR	-0,357	-0,870**	0,751**	0,662**	-0,822**

MMS : masse de matière sèche ; N : nombre ; L : longueur ; D : diamètre ; Sd : plantules ; Nd : aiguilles ; St : tige ; PR : racine principale ; LR : racines latérales ; SR : racines courtes ; K : perméabilité ; n : porosité ; ρ_d : densité apparente ; ρ_{sat} : densité à saturation et WHC : capacité de rétention d'eau. La corrélation bilatérale est significative au niveau P <0,01 (**) ou P <0,05 (*).

Les différences dans l'abondance relative entre les jeunes plantules et les adultes confirment que les forêts du cèdre de l'Atlas déclinent plus et se régénèrent moins de nos jours (Linares et al., 2011; Navarro-Cerrillo et al., 2013). En plus des activités anthropiques, le déclin de *C. atlantica* est largement lié aux conditions climatiques et édaphiques. Il a été démontré que la sécheresse affecte considérablement la conductivité hydraulique et la vulnérabilité du xylème de cette espèce (Ladjal et al., 2005). De plus, la distribution de *C. atlantica* dépend fortement de la nature du sol, de sorte que les sols carbonatés ne sont tolérés que lorsque le sol est profond et que les stations sont suffisamment pluvieuses (Brunetti et al., 2001), ou plutôt lorsque les plants sont mycorhizés (Piou, 1979). À partir de nos résultats, nous pouvons suggérer que la lutte contre les difficultés de régénération et l'échec des programmes de boisement nécessitent l'amélioration de la croissance / performance des plantules du cèdre par l'ajustement de la contrainte mécanique et la disponibilité en eau a un niveau optimal. Ou plutôt améliorer sa mycorhization par l'augmentation de la disponibilité de la matière organique dans le sol / milieu de culture qui a été trouvé ici stimule la production de racines courtes.

5. Conclusion

Le succès du boisement du cèdre de l'Atlas dépend de la croissance et de la performance des plantules, qui sont fortement liées au taux d'adaptation de leur architecture racinaire face aux propriétés hydromécaniques du sol. De plus, la contrainte mécanique élevée du milieu de culture limite la capacité de pénétration racinaire chez les plantules du cèdre mais stimule sa ramification racinaire à un niveau maximal. En revanche, la haute disponibilité en eau inhibe la ramification des racines de cèdre mais stimule leurs longueurs. La combinaison de ces deux paramètres à un niveau optimal accompagné d'un niveau élevé de matière organique (sciure de bois), donne naissance à de longues racines latérales et à une forte abondance de racines courtes. Ces caractéristiques peuvent être très utiles dans le processus de mycorhization. D'autre part, la flexibilité des racines du cèdre, à l'échelle anatomique, constitue une stratégie efficace que le

cèdre utilise pour échapper à la contrainte édaphique comme : l'augmentation de la densité tissulaire en réponse à l'impédance mécanique du sol, l'augmentation de la surface des vaisseaux vasculaires pour compenser la faible ramification racinaire et l'adaptation du rapport phl / xyl en fonction de leurs stratégies de croissance. Dans l'ensemble, toutes ces propriétés hydromécaniques doivent être prises en compte en fonction du sol de la région de boisement. Cependant, nos résultats ne représentent qu'une nouvelle contribution à l'examen des effets de ces paramètres sur les plantules des espèces forestières qui nécessite par conséquent plus d'investigations au niveau de la relation entre chaque paramètre et la réponse mycorhizienne.

CHAPITRE VI

LES COMMUNAUTÉS MICROBIENNES DU SOL AFFECTENT LE DÉVELOPPEMENT DE *CEDRUS ATLANTICA* M.

Ch VI. Les communautés microbiennes du sol affectent la croissance et le développement des plantules de *Cedrus atlantica* M.

Mots-clés

Cedrus atlantica M. ; sol ; SMC ; champignons ; croissance

1. Introduction

Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti Endl.) Est une espèce forestière endémique du Maroc et de l'Algérie avec des valeurs bioécologiques et socioéconomiques importantes (M'hirit, 1994), il occupe actuellement environ 1320 km^2 au Maroc et 300 km^2 en Algérie (Terrab et al., 2008). Sa capacité d'adaptation exceptionnelle aux conditions difficiles et son potentiel de restauration des forêts improductives ou dégradées et des montagnes dénudées, en particulier en dehors de son aire naturelle, ont suscité un grand intérêt de nombreux forestiers, écologistes, biologistes et botanistes (Sabatier et al., 2003). Malgré cela, il a été démontré que *C. atlantica* est en danger (Thomas, 2013) en raison du déclin des surfaces et de la faible régénération naturelle par diverses contraintes naturelles et anthropiques (Toth, 1980; Zin el Abidine et al., 2013).

Les plantes dépendent fortement de la présence de communautés microbiennes dans la rhizosphère (Philippot et al., 2013; van der Heijden et al., 2008) et de l'évolution de la macroflore fongique (Chaudhary et al., 2015). La plupart des tentatives de mycorhization artificielle ont été tentées pour lutter contre les difficultés de régénération naturelle du cèdre (Boukcim et al., 2002; Gaba-Chahboub et al., 2016; Nezzar-Hocine et al., 1998). Cependant, ces essais ont été confrontés à la difficulté d'obtenir une colonisation généralisée et reproductible chez les plantules du cèdre, alors que certains étaient destinés à l'échec complet (Abourouh, 1993; Boukcim et al., 2002, 2001; Nezzar-Hocine et al., 1998). Bien que des études antérieures aient montré l'importance de la réceptivité du sol (Garbaye, 1994; Gryndler et al., 2017), la présence obligatoire d'une bactérie auxiliaire (Duponnois and Garbaye, 1991; Frey-Klett et al., 2007) et la réceptivité du système racinaire (Boukcim et al., 2001) pour le succès de la mycorhization. Peu de chercheurs ont envisagé des études sur l'effet des micro-organismes de la rhizosphère naturelle sur le développement et la mycorhization du système racinaire du cèdre. Certains de ces auteurs ont orienté leurs travaux vers la nutrition minérale pour comprendre et améliorer la prédisposition des plantules de cèdre à la mycorhization (Boukcim et al., 2001; EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018).

La seule étude, à notre connaissance, qui a tenté d'étudier la production de racines de cèdre est celle de Satrani et al. (2009). Cependant, cette étude est encore fragmentaire et loin du biotope naturel du cèdre car elle fournit des informations sur la réponse de la totalité des racines aux souches bactériennes isolées du carpophore de *Tricholoma cedrorum* et *Suillus grevillei*, importées de la rhizosphère des céréales et les produits laitiers. De plus, ils ne tiennent pas compte de la réceptivité de la microflore du sol receveur à ces bactéries car il a été constaté que la communauté microbienne du sol (SMC) affecte les performances de la plante et de la rhizosphère (Ehrenfeld et al., 2005). De plus, l'effet de ces interactions sur la croissance des différentes catégories de racinaires est encore mal compris (Wang et al., 2016) malgré

l'importance des interactions SMC-plantes dans le fonctionnement des écosystèmes pédologiques. Une étude récente a également montré un effet des propriétés du sol sur l'architecture de cèdre racinaire au stade plantules (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018), tandis que des travaux antérieurs ont montré que la diversification fongique des mycorhizes se produit progressivement au fil du temps chez les jeunes plants de cèdre (Hocine et al., 1994). Malgré cela, très peu de travaux ont été fait pour aborder une éventuelle dépendance ou relation entre la régénération du cèdre et la microflore du sol.

Le fait que plus de travaux ne parviennent pas à réaliser une ectomycorhization artificielle avec un symbiotique de cèdre exclusif confirme nos présomptions et montre l'importance de la SMC de la rhizosphère naturelle pour cette espèce (Abourouh, 1993; Gaba-Chahboub et al., 2016; Nezzar-Hocine et al., 1998). L'objectif de ce chapitre est d'étudier l'effet du micro-organisme natif du sol sur la croissance et le développement des plantules de *C. atlantica*.

2. Matériel et méthodes

2.1. Caractéristiques du sol

Les sols étudiés ont été échantillonnés de cinq localités des cédraies marocaines du Moyen Atlas, comme le montre le tableau 20.

Tableau 20. Coordonnées géographiques et climatiques des provenances du sol.

Localités	Acronymes	Latitude	Longitude	Altitude (m asl.)	Moyenne annuelle	
					Température (°C)	Précipitation (mm)
Zerouka	Zrk	33°32’22,56”N	5°06’00,88”O	1675	11,3	843
Moudemame	Mdm	33°24’49”N	5°11’48”O	1746	14,2	779
Tioumlilin	Tio	33°24’46”N	5°12’31”O	1654	14,2	779
Saheb	Sah	33°22’4”N	5°13’23”O	1824	14,2	779
Tazekka	Taz	34°05’03”N	4°10’36”O	1782	12.1	456

2.2. Caractérisations microbiologiques des sols

Les dénombrements des communautés microbiennes du sol (SMC) ont été effectués en utilisant la méthode de la plaque d'étalement. Les inoculums du sol ont été préparés en mettant en suspension 5 g du sol dans 100 ml d'eau physiologique stérile (0,9% de NaCl dans de l'eau bidistillée, pH 7,0) contenant 100 µl de tween-20, puis en agitant avec un agitateur rotatif (150 rpm pendant 30 min). Des dilutions en série de 10 de chaque échantillon ont été étalées en trois réplications dans une solution de NaCl à 0,9% sur différents milieux : Tryptone-Soja-Agar pour la microflore totale, Extrait de levure Peptone Glucose contenant de l'ampicilline et du chloramphénicol pour les levures, Extrait de malt pour les champignons et Caséine-amidon - Agar pour les actinomycètes. Les plaques ont été incubées à 28 °C pendant 48 h pour la microflore totale et les levures, et jusqu'à 7 jours pour les champignons. Pour les actinomycètes, les plaques ont été incubées pendant 7 à 15 jours. Pour les actinomycètes, les échantillons de sol ont été prétraités par incubation à 50 °C pendant 10 minutes avant l'analyse microbienne des échantillons (El Hassani et al., 2007). Tous ces dénombrements ont été exprimés en moyenne de Log (UFC + $1.g^{-1}$ de sol sec) avec CFU: le nombre d'unités formant des colonies.

2.3. Traitements des graines et du sol

Après une imbibition dans l'eau pendant 48 h, des graines de *C. atlantica* récoltées sur un arbre abattu dans la forêt de Saheb (21.09.2013, Tableau 20), ont été transférées sur papier humide jusqu'à l'apparition d'une radicule d'environ 1,5 cm. Les graines germées ont été transplantées dans des pots de 07×07×25 cm de dimensions contenant cinq provenances de sols de cédraies traitées ou non avec une application de 200 ml de milieu de culture fongique (MMN, Niemi and Scagel, 2007) 1 mois avant (-1) ou 2 mois après (+2) le semis.

2.4. Conditions de croissance des plantules

La culture a été réalisée pendant 240 jours à une température allant de 24 à 32 °C, une photopériode de 16/8 h et une humidité relative de l'ordre de 50 à 70% dans une chambre de croissance de novembre à juillet. Les plantules de tous les sols ont été irriguées avec de l'eau courante deux fois par semaine avec une humidification quotidienne pendant les périodes sèches. La croissance a été estimée sur quatre plantules par traitement en mesurant la longueur et le nombre de racines à l'aide du logiciel ImageJ (Version 1.50i, 2016) et en pesant la masse sèche des aiguilles, tige, racine principale (R1), racines secondaires (R2) et des racines tertiaires (R3) obtenues après séchage à 70 °C pendant 48 h.

2.5. Analyses statistiques

Les données ont été soumises à l'analyse de la variance (ANOVA) et les valeurs moyennes ont été comparées par le test post hoc de la Différence Significative Minimale (LSD) de Fisher à $P < 0,05$. Les coefficients de corrélation bilatéraux de Pearson ont été calculés pour estimer la relation entre le SMC et les paramètres racinaires des plantules à un risque d'erreur de 5%. Toutes ces statistiques ont été réalisées par IBM SPSS Statistics (version 20.0, 2011).

3. Résultats

3.1. Croissance des plantules du cèdre

Au cours de leur croissance, les plantules de cèdre montrent un gain élevé de 2000 mg de masse de matière sèche par le sol de Tazekka par rapport aux autres sols qui ne montrent qu'une légère masse de matière sèche entre 640 à 781,4 mg. Cette augmentation apparaît de manière significative dans les aiguilles, la tige, la racine principale et les racines secondaires. La masse de matière sèche des racines tertiaires est significativement plus élevée sur le sol de Tazekka, seulement par rapport aux sols de Saheb et Moudemame, tandis que celles sur les sols Zerouka et Tioumlilin sont similaires à tous les sols (Figure 24a). La figure 24b montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les cinq sols sur le nombre total de racines alors que la longueur cumulée des racines montre une augmentation considérable sur le sol de Tazekka par rapport aux autres mais reste similaire à celle sur le sol de Tioumlilin. La densité racinaire, le rapport du nombre total de racines sur la longueur cumulée des racines, distingue significativement l'architecture racinaire du cèdre sur le sol de Tazekka avec 0,69 et sur les autres sols qui montrent une forte augmentation de 0,93 à 1,02 (Figure 24b).

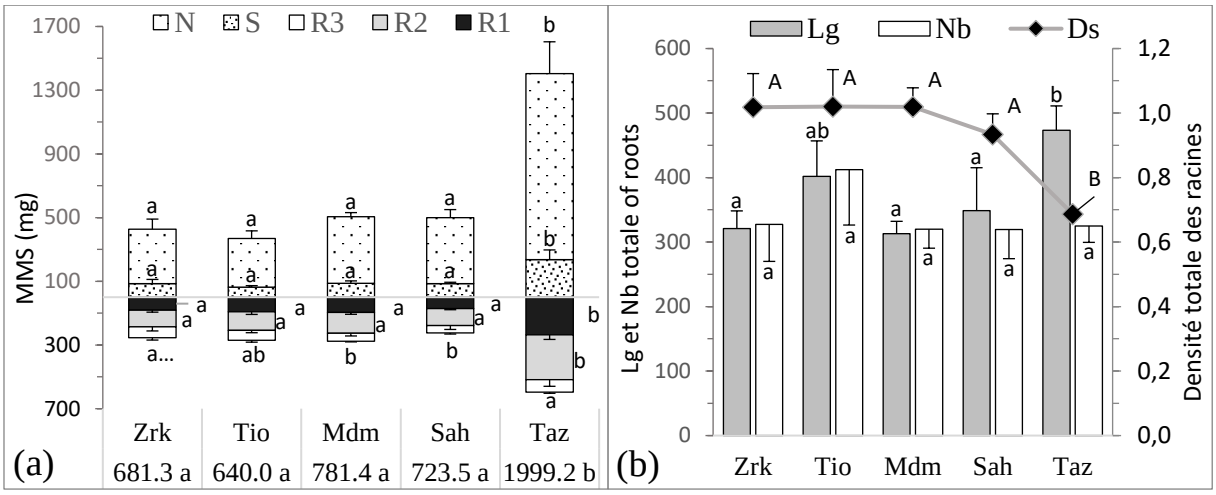


Figure 24. (a): masse de matière sèche (MMS), (b): moyenne du nombre total (Nb), de la longueur (Lg, cm) et de la densité racinaire (Ds) des plantules cultivées sur les cinq sols de cédraies. N: aiguilles, S: tige, R1: racine principale, R2: racines secondaires et R3: racines tertiaires. Les valeurs à la base des histogrammes indiquent la masse de matière sèche moyenne des plantules. Les lettres minuscules et majuscules indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD). Les acronymes des localités sont ceux indiqués dans le tableau 20.

3.2. Dynamique des populations microbiennes du sol

L'analyse de la figure 25 montre que le sol de Tazekka présente une nette supériorité de l'abondance microbienne en tant que microflore totale viable, levures et actinomycètes avec 9,48, 8,9 et 9,1 tandis que Tioumlilin montre la plus basse abondance avec 4,17, 3,5 et 4,3 Log (UFC + 1 g^{-1} de sol sec), respectivement. En revanche, les sols Tioumlilin et Zerouka sont également caractérisés par une bonne présence de champignons filamenteux à une moyenne de 7,61 et 7,67 respectivement, mais restent statistiquement inférieurs à celui de Tazekka (8,37). Alors que l'abondance des champignons filamenteux sur le sol de Moudemame et Saheb est similaire (Figure 25).

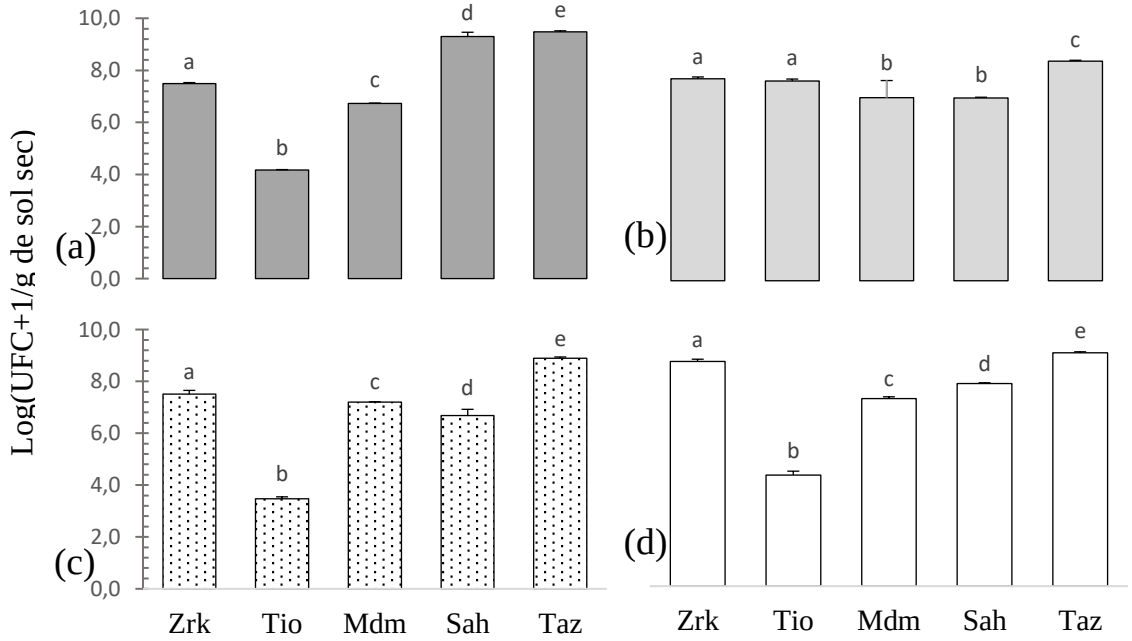


Figure 25. L'abondance de groupes microbiens fonctionnels dans les cinq sols forestiers. (a) : microflore totale viable, (b) : champignons filamenteux, (c) : levures, (d) : actinomycètes. Les lettres minuscules indiquent des différences significatives (P <0,05 test LSD). Les acronymes des localités sont ceux indiqués dans le tableau 20.

3.3. Corrélations entre SMC et la croissance des plantules

Pour déterminer les groupes microbiens fonctionnels qui contrôlent la croissance des jeunes plantules de *C. atlantica*, les tests de corrélation de Pearson ont été utilisés avec un risque d'erreur de 5%. Cette corrélation montre que l'abondance de la microflore totale viable est significativement et positivement corrélée avec la masse de matière de sèche des plantules du cèdre par leur effet positif sur les aiguilles et la tige avec un coefficient de 0,53 et 0,51, respectivement (Tableau 21). À l'inverse, l'abondance des champignons est corrélée négativement avec la masse de matière sèche des plantules par leur effet négatif sur la croissance de la racine principale et des racines secondaires avec un coefficient de -0,53 et -0,48, respectivement. Les levures et les actinomycètes n'affectent pas la masse de matière sèche mais affectent l'architecture racinaire au niveau de la longueur de la R1 (-0,63 et -0,59, respectivement) et au niveau du nombre de R2 (-0,73 et -0,72, respectivement). Ces deux paramètres architecturaux sont également en corrélation négative avec la microflore viable totale (Tableau 21).

Tableau 21. Coefficients de corrélation de Pearson entre les groupes microbiens fonctionnels du sol et les paramètres de croissance avec un risque d'erreur de 5%.

	MMS						Longueur			Nombre	
	Sd	N	S	R_1	R_2	R_3	R_1	R_2	R_3	R_2	R_3
TVM	0,49*	0,53*	0,51*	0,36	0,39	0,05	-0,51*	-0,26	0,41	-0,62**	-0,32
FF	-0,45*	-0,43	-0,38	-0,53*	-0,48*	-0,29	-0,37	0,11	-0,27	-0,09	0,07
YS	0,02	0,06	0,08	-0,10	-0,08	-0,27	-0,63**	-0,44	-0,07	-0,73**	-0,37
ACM	0,16	0,19	0,21	0,04	0,05	-0,06	-0,59**	-0,41	0,08	-0,72**	-0,33

MMS : la masse de matière sèche, Sd : plantule entière, N : aiguilles, S : tige, R_1 : racine principale, R_2 : racines secondaires et R_3 : racines tertiaires. TVM : microflore totale viable, FF : champignons filamenteux, YS : levures et ACM : actinomycètes. La corrélation bilatérale est significative au niveau 0,01 (**) ou 0,05 (*).

3.4. Réponse des plantules à l'enrichissement du sol

Pour évaluer l'effet de l'équilibre des différents groupes microbiens fonctionnels du sol, un enrichissement du sol a été réalisé par l'application d'un milieu nutritif 1 mois avant le semis (-1) ou 2 mois plus tard (+2). La figure 26a montre que la masse de matière sèche de la tige est stimulée significativement par le traitement -1 et +2 sur le sol de Saheb et Tioumlilin, respectivement, alors qu'il est inhibé par le traitement +2 sur le sol de Tazekka. L'application du MMN diminue considérablement la masse de matière sèche de la racine principale sur le sol de Tazekka par les deux traitements et l'augmente sur Saheb par le traitement -1. Le traitement -1 augmente la masse de matière sèche des racines secondaires sur le sol de Tioumlilin, Saheb et Tazekka et diminue la croissance de ces racines sur Tazekka par le traitement +2. Les deux traitements augmentent la croissance des racines tertiaires sur le sol de Tioumlilin, alors que seulement le traitement +2 induit la stimulation sur le sol de Saheb (Figure 26a). Au niveau du

développement de l'architecture racinaire, la longueur du R1 est inhibée par les deux traitements sur Tioumlilin alors qu'elle n'est stimulée que par +2 sur le sol de Sah. Le traitement -1 stimule la longueur des racines secondaires sur le sol de Sah (Figure 26b). Le traitement +2 a eu un effet significativement positif sur le nombre et la longueur moyenne des racines tertiaires sur le sol de Tioumlilin. De même, les racines tertiaires et la densité racinaire sont également stimulées par les deux traitements sur le sol de Tazekka (Figure 26b).

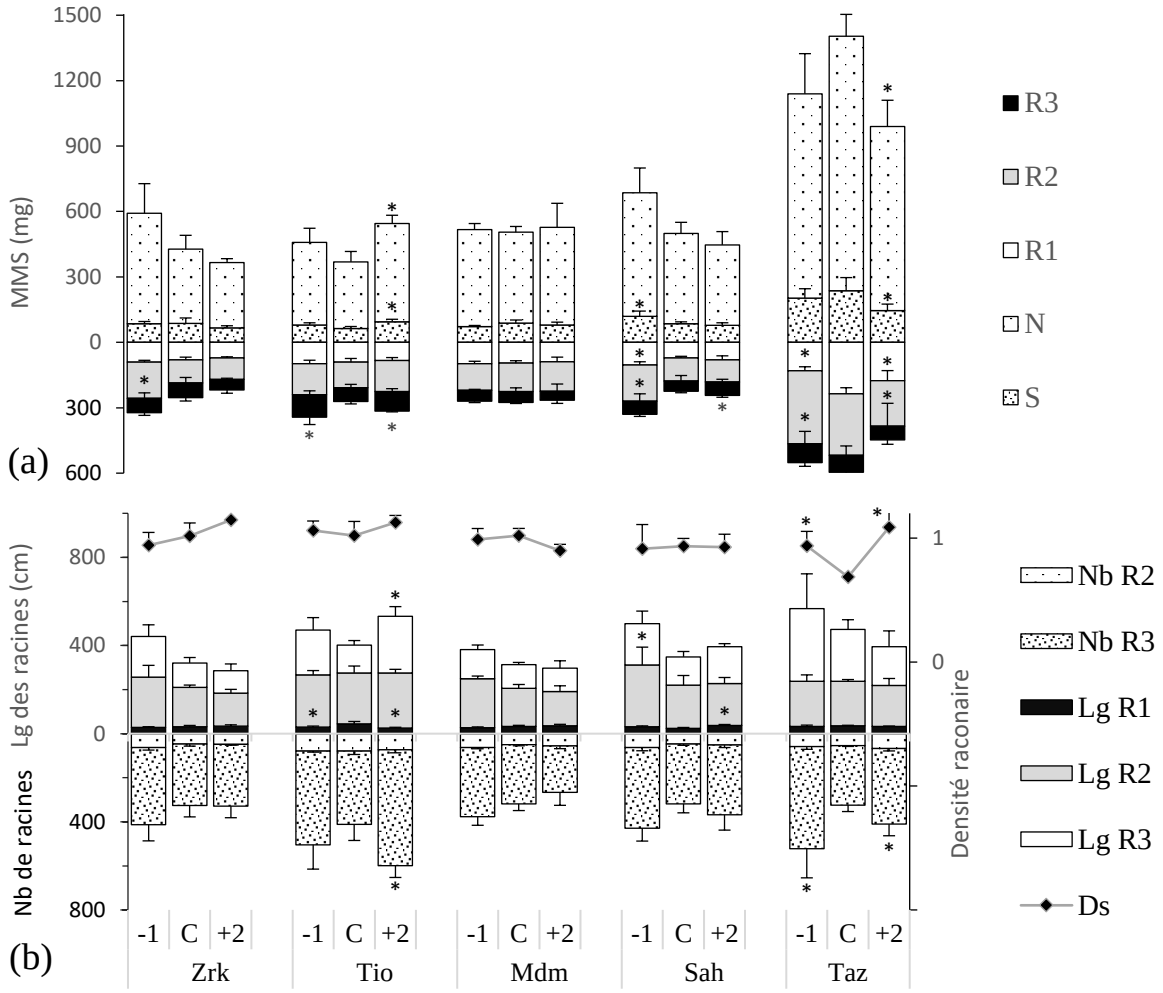


Figure 26. (a) : moyenne de la masse de matière sèche (MMS), (b) : moyennes de la longueur, du nombre et de la densité racinaire totale des plantules cultivées sur des sols de cédraies traités avec une solution de MMN. C : témoin, -1 : 1 mois avant le semis, +2 : 2 mois après le semis. N : aiguilles, S : tige, R1 : racine principale, R2 : racines secondaires, R3 : racines tertiaires, Nb : nombre de racines, Lg : longueur racinaire et Ds : densité totale des racines. L'astérisque indique des différences significatives par rapport au contrôle (P <0,05 test LSD). Les acronymes des localités sont ceux indiqués dans le tableau 20.

4. Discussion

L'étude des interactions individuelles microorganisme-plante par l'utilisation de champignons ou de bactéries isolées ne reflète pas la réalité des interactions dans la rhizosphère naturelle car les plantes sont exposées simultanément à de nombreux groupes de microorganismes qui interagissent entre eux et avec les plantes. Il est donc important de comprendre les effets résultant de toutes ces interactions entre les groupes microbiens. En plus,

les études récentes déclarent que les microorganismes du sol et leur rétroaction sur la croissance des plantes sont encore mal compris (Wang et al., 2016). La présente étude montre pour la première fois l'effet résultant de l'interaction entre tous les constituants du sol de cinq biotopes naturels de cèdre (cédraies du Moyen Atlas marocain) sur la croissance des plantules de *C. atlantica*. Le sol de Tazekka diminue la densité racinaire et stimule la masse de matière sèche de tous les organes du cèdre, ce sol stimule également la longueur totale des racines mais avec la même tendance que Tioumlilin (Figures 24a et b). Cette action favorable sur la croissance des plantules du cèdre signifie que la rhizosphère de Tazekka possède une communauté microbienne riche et / ou plus diversifiée car c'est le facteur le plus déterminant de la croissance des plantules, notamment dans les écosystèmes forestiers (Philippot et al., 2013). Ce résultat est confirmé par la figure 25 qui montre que le sol de Tazekka possède une nette supériorité dans l'abondance de tous les groupes microbiens étudiés, par rapport aux autres sols, car ce sol a des propriétés physiques et chimiques favorables pour les communautés microbiennes comme il a été signalé par Cartwright et al. (2016).

Les résultats de la figure 26 montrent que toutes les réponses de la croissance à l'enrichissement par le MMN sont positives sur le sol de Tioumlilin et négatives sur le sol de Tazekka, sauf au niveau de l'architecture racinaire où il montre une augmentation significative de l'abondance et de la densité des racines tertiaires (R3) sur le sol de Tazekka (Figures 26a et b). L'enrichissement 2 mois après le semis stimule également la croissance des aiguilles et de la tige sur le sol de Tioumlilin mais l'inhibe sur Tazekka (Figure 26a). De plus, selon Zak et al. (1994) la biomasse et la diversité microbienne sont souvent corrélées positivement avec la productivité des plantes. Ces données sont conformes à nos résultats, pour le sol de Tioumlilin, rapportés dans le tableau 21 qui montre une relation positive entre les organes aériens des plantules du cèdre et la microflore viable totale.

À première vue, ces résultats semblent contradictoires car l'enrichissement de ces deux sols a produit un effet inverse sur la croissance du cèdre par rapport au témoin (Figures 24 et 26). L'explication de ce résultat réside dans la composition du milieu MMN riche en maltose, favorable au développement des champignons (Niemi and Scagel, 2007). En revanche, l'étude d'El Amrani and Bendriss Amraoui (2018) montre que le sol de Tioumlilin a une texture et une fertilité défavorables, par rapport à Tazekka, suggèrant que l'enrichissement produit des changements sur ces sols. Cela peut s'expliquer par le fait que la composition des communautés microbiennes du sol était plus sensible aux changements des niveaux d'éléments nutritifs du sol. Ceci est conforme à la conclusion de Liu et al. (2018) qui ont constaté que l'apport en éléments nutritifs explique 82,10% de la variation totale de la composition des communautés bactériennes principales et 86,79% des genres de champignons (Liu et al., 2018b). De plus, Gamalero et al. (2002) ont rapporté que, sur une fertilité et une texture du sol favorables, les bactéries améliorent la croissance des plantes, tandis que dans des conditions défavorables, les champignons maintiennent la croissance des plantes. Ces données suggèrent que les différences dans la croissance du cèdre en réponse à l'amendement des deux sols contrastés (faible sur Tioumlilin et élevé en Tazekka) peuvent être due au fait que le MMN par sa richesse en sucre stimule les communautés microbiennes du sol (SMC) sur le sol de Tioumlilin mais induisent un déséquilibre des communautés microbiennes (forte stimulation des champignons par rapport aux autres microorganismes) sur le sol de Tazekka. Ces résultats sont soutenus par (i)

l'inhibition de la croissance de la racine principale (R1) et des racines secondaires (R2) sur le sol de Tazekka sous l'effet des traitements -1, +2 et +2, respectivement (Figure 26a), (ii) le fait que la masse de matière sèche de ces deux organes est corrélée négativement avec l'abondance des champignons (Tableau 21), et (iii) la masse de matière sèche de la racine principale et des racines secondaires sur le sol de Saheb est stimulée par le traitement -1 car ce sol contient la plus faible abondance de champignons (Figures 25 et 26a). De plus, le fait que la densité racinaire et le nombre de racines tertiaires aient été stimulés par les deux traitements MMN (-1 and +2, Figure 26b) sur le sol Tazekka confirment l'augmentation de l'abondance des champignons qui ont stimulé les racines courtes au détriment des autres types de racines (Buscot and Herrmann, 2004; Yao et al., 2009).

L'inhibition de la longueur de la racine principale sur le sol de Tioumlilin par le traitement MMN (Figure 26b) est due aux champignons, levures et actinomycètes qui ont un effet inhibiteur sur la croissance en longueur de la racine principale comme le montre le tableau 21. La corrélation négative des levures et des actinomycètes avec L'abondance des racines secondaires est une conséquence logique de l'inhibition de la longueur de la racine principale par ces deux groupes microbiens. Cependant, comment les levures et les actinomycètes agissent-ils sur la croissance des racines du cèdre ? Les travaux de Jog et al. (2016) sur les actinomycètes et Fu et al. (2016) sur les levures montrent que ces deux groupes peuvent influencer directement la croissance des plantes par de nombreuses activités favorisant la croissance des plantes, notamment la solubilisation du phosphate, la synthèse de l'acide indole-3-acétique et des sidérophores. Cependant, ils exercent, indirectement, un contrôle sur les agents pathogènes grâce à l'activité catalase et la sécrétion d'une gamme d'enzymes qui maintient la fertilité du sol et le cycle des nutriments. Ces données suggèrent que de nombreuses études sont nécessaires pour élucider le mécanisme par lequel ces deux groupes agissent sur la croissance du cèdre.

CHAPITRE VII

CARACTÉRISATION MORPHOLOGIQUE, ANATOMIQUE ET CHIMIQUE DES MYCORHIZES DE *CEDRUS ATLANTICA* M.

Ch VII. Caractérisation morphologique, anatomique et chimique des mycorhizes de *Cedrus atlantica* M.

Mots-clés

mycorhization ; champignons ; cédraie ; architecture racinaire ; plantules de *Cedrus atlantica*

1. Introduction

Les champignons ectomycorhiziens sont des espèces qui vivent de manière asymptomatique à l'intérieur de leur plante hôte, formant un réseau d'hyphes entre les cellules racinaires, et jouent des rôles cruciaux dans la croissance, le développement, l'adaptation et la diversification des plantes. Ils explorent les sols, acquièrent et transfèrent des ressources aux plantes (Suz et al., 2008) et peuvent également minéraliser les formes organiques de N et transférer une partie à leurs partenaires végétaux (Smith et al., 2020) ; ce qui améliore l'acquisition du phosphore et de l'azote par les plantes dans des conditions limites (Nouri et al., 2014). Malgré le fait que la diversité des champignons ectomycorhiziens assure le rétablissement des plantes après une perturbation et améliore la survie et la croissance des plantules dans le reboisement et la colonisation de nouveaux sols (Suz et al., 2008), la santé et la forme physique des plantes sont liées à l'identité et à la fonction du partenaire fongique (Szuba, 2015). Les champignons ectomycorhiziens représentent un groupe fonctionnel d'une importance énorme, non seulement pour la plante mais aussi pour la santé et la qualité du sol, ils jouent un rôle clé dans les processus écosystémiques tels que la décomposition, le cycle des nutriments, le stockage du carbone dans le sol (Suz et al., 2008) et peuvent aussi favoriser l'agrégation du sol à différents degrés (Rillig and Mummey, 2006) ce qui améliore la structure du sol en stabilisant les particules sous des structures plus grandes et plus stables (Johnson et al., 2010; Vieira et al., 2020).

La diversité et la structure de la communauté fongique étaient principalement influencées par l'azote total, le phosphate total et le carbone total du sol (Zhang et al., 2019). Pérez et De La Ossa (2013) montrent que les sols avec de faibles teneurs d'azote et de phosphore ont une abondance élevée en endomycorhize à vésicules et à arbuscules. De plus, le succès de l'association mycorhizienne dépend des propriétés physiochimiques du sol et de la disponibilité des nutriments (Saito et al., 2018) de sorte qu'un apport élevé en phosphore a un fort effet inhibiteur sur le développement de la mycorhize mais la carence en azote domine cet effet suppressif (Nouri et al., 2014).

La texture du sol consiste en une distribution des éléments de différentes tailles réparties entre le sable, le limon et l'argile. Les différentes portions de ces éléments texturaux affectent largement la croissance et le développement de l'architecture du système racinaire des plantules de *Cedrus atlantica* (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018). De plus, la texture du sol peut également affecter la diversité des champignons mycorhiziens (Vieira et al., 2020) et également les différentes unités taxonomiques de champignons mycorhiziens peuvent montrer une adaptation

vers une texture appropriée (Saito et al., 2018). Le fait que les deux partenaires de l'association mycorhizienne, l'architecture des racines des plantes et les champignons, soient affectés par la texture du sol, fait de ce facteur l'élément majeur qui contrôle la colonisation mycorhizienne (Pérez and De La Ossa, 2013).

Les natives formations de cédraies déclinent rapidement à cause des changements climatiques et des activités anthropiques, ajouté à cela la stérilité des peuplements naturels à cause du très faible taux de régénération naturelle et des échecs successifs des programmes de reboisement (Addar et al., 2016; Cheddadi et al., 2017). En outre, les plantules de *C. atlantica* sont très vulnérable à la période de chaleur estivale, au froid tardif et au forte intensité lumineuse ; ces éléments environnementaux peuvent être encours plus grave et même destructif de toute la régénération annuelle si les conditions édaphiques ne sont pas favorables, si la station n'est pas suffisamment pluvieuse ou en présence d'un faible potentiel mycorhizien (Brunetti et al., 2001). Cependant, les plantules de *C. atlantica* peuvent tolérer ces contraintes lorsqu'ils sont mycorhizés (Nezzar-Hocine et al., 1998). Presque tous les essais antérieurs confirment la grande difficulté à l'impossibilité du développement de l'association mycorhizien des plantules du cèdre de l'Atlas dans la plupart des conditions de mycorhization et que la majorité d'essais ont vouée à l'échec (Boukcim et al., 2001; Gaba-Chahboub et al., 2016; Nezzar-Hocine et al., 1998). Pour ces raisons les objectifs de ce chapitre consistent à évaluer la mycorhization des plantules du cèdre de l'Atlas et le pouvoir mycorhizien des différentes cédraies du Moyenne Atlas marocain. D'autre part identifier et caractériser les différentes espèces fongiques capables de former une association mycorhizienne avec les plantules de *Cedrus atlantica*.

2. Matériel et méthodes

2.1. Récolte et germination des graines

Des graines du cèdre de l'Atlas ont été récoltées sous forme de cônes matures (semi-ouverts) sur un arbre semencier, isolé et bien ensoleillé de la cédraie marocaine d'Ait Harouk (Tableau 22), seules les graines de même taille ont été utilisées. Les graines homogènes ont été rincées trois fois à l'eau distillée et stratifiées à 4 °C pendant 15 jours à l'obscurité en conditions semi-axéniques. Les graines stratifiées ont été trempées dans l'eau distillée pendant 48 h pour imbibition et elles ont été transférées dans des boîtes de germination tapissées avec du papier-filtre humide et mises à germer jusqu'à l'apparition d'une radicule d'environ 1,5 cm. Les gérminats ont été transplantées séparément dans des pots de 07 × 07 × 25 cm contenant le sol des six provenances de cédraie (Tableau 22, Figure 27).

Tableau 22. Les coordonnées géographiques et les conditions climatiques annuelles des provenances de sol entre 2014 et 2019 (Climate-Data.org).

Localités	Latitude Longitude	Altitude (m asl)	Moyenne annuelle					
			tmax	tmin	ppt	pet	ws	SH
Ait Harouk (Ahk)	33°23'27,02"N 5°7'8,15"O	1962	18,87	3,99	29,94	105,46	2,90	12,25
Arz Gouraud (Grd)	33°25'11,05"N 5°10'11,10"O	1749	19,80	4,98	29,40	110,14	2,99	9,35
Moudemame (Mdm)	33°24'49"N 5°11'48"O	1746	21,91	7,01	32,60	108,01	2,96	13,25
Ras El Ma (Rmp)	33°29'41,22"N 5°07'30,09"O	1706	19,59	4,83	28,61	111,29	3,02	9,47
Boutifki (Svp)	33°24'24,56"N 5°11'1,50"O	1850	19,25	4,33	31,31	108,01	2,96	13,25
Zerouka (Zrk)	33°32'22,56"N 5°06'00,88"O	1675	19,77	5,12	28,43	111,72	2,97	9,10

tmax: température maximale (°C), tmin: température minimale (°C), ppt: précipitations (mm), pet: évapotranspiration (ET_0 ; mm), ws: vitesse du vent (m/s) et SH: humidité du sol (mm).

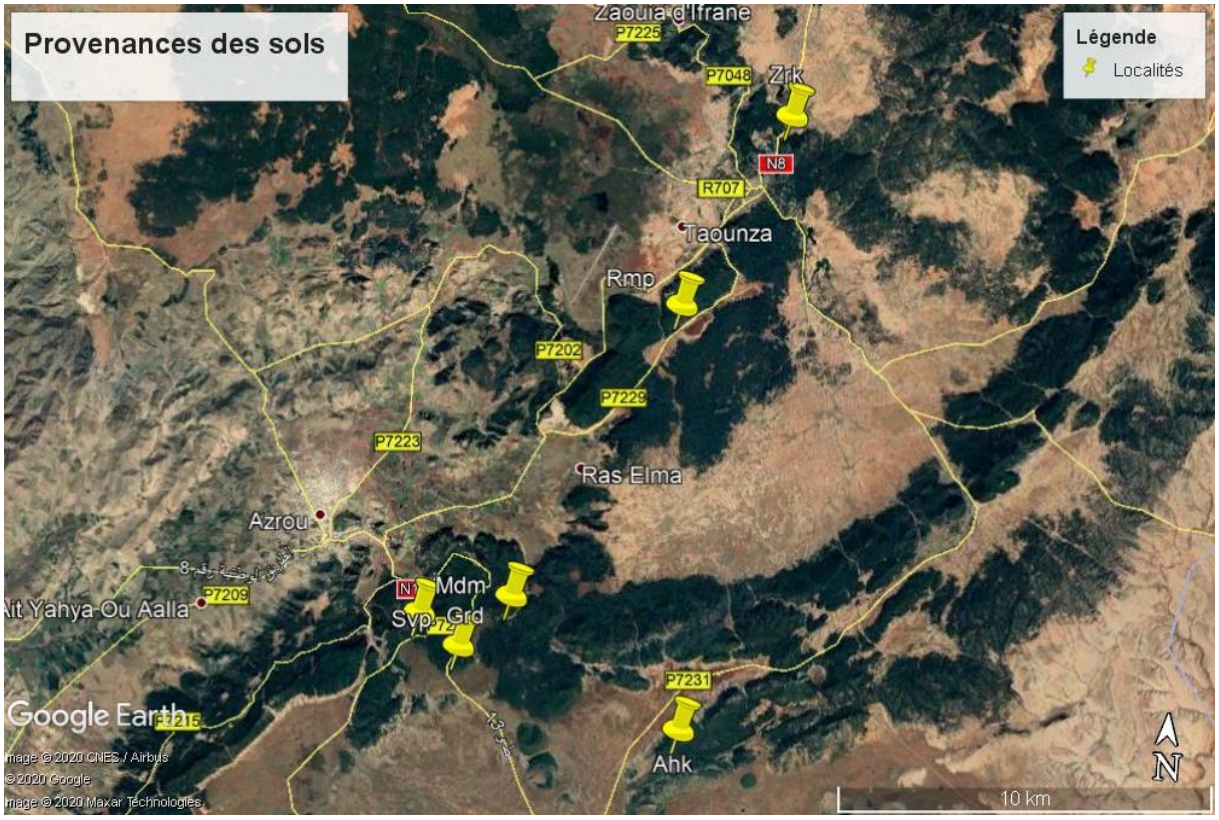


Figure 27. Carte de la répartition géographique des provenances des sols. Les acronymes des sols sont ceux indiqués dans le tableau 22.

2.2. Caractérisation et préparation des sols

Les six localités de sols sélectionnés pour la présente étude sont des sols de la cédraie, récoltés le 15/05/2018 à partir des différentes formations forestières du Moyen Atlas marocain (Tableau 22). Sur cinq répétitions de chaque provenance de sol, le carbone organique total (C_{org}) a été déterminé selon la méthode de Walkley and Black (1934). Après la minéralisation de 100 mg de sol de chaque échantillon par le mélange acide sulfurique pur et le peroxyde d'hydrogène (H_2O_2, 30%) selon la méthode de Kjeldahl (1883), la teneur en azote total (N) et en phosphore total (P) du sol ont été estimées par la méthode colorimétrique selon Berthelot (1859) et Murphy and Riley (1962), respectivement. Les caractéristiques granulométriques des sols (texture) ont été déterminées selon la méthode de Bouyoucos (1935) après séchage à 70 °C pendant 24 h, et tamisage de 100 g de sol des différentes provenances étudiées. Les données physicochimiques et texturales en plus des caractéristiques des sites étudiés sont présentées dans le tableau 23.

Dans l'étude de la mycorhization des plantules de *Cedrus atlantica*, les échantillons de sol des six provenances ont été autoclavés deux fois, avec un décalage de 48h, à 120 °C pendant 20 min, puis remplis dans les pots de culture où ils ont été épuisés par un arrosage quotidien abondant pendant les 15 jours précédant la transplantation des graines germées.

Tableau 23. Caractéristiques des sites, et les caractéristiques granulométriques et chimiques des sols de cédraies utilisés.

		Ahk	Grd	Mdm	Rmp	Svp	Zrk
Texture (%)	Sable-grossier	12,513	17,195	16,782	5,097	5,466	37,684
	Sable-fin	44,883	43,747	39,161	65,579	33,958	30,831
	Limon-grossier	13,796	20,894	18,998	14,772	27,421	8,379
	Limon-fin-argile	28,808	18,164	25,059	14,552	33,155	22,967
Physicochimie	% C_{org}	7,32 $\pm0,18^{a}$	4,80 $\pm0,72^{b}$	8,16 $\pm0,24^{a}$	3,36 $\pm0,72^{cd}$	4,44 $\pm0,42^{b}$	4,11 $\pm0,21^{bd}$
	[N] mmol/g	4,285 $\pm0,786^{ad}$	3,301 $\pm0,056^{b}$	3,632 $\pm0,255^{ab}$	2,458 $\pm0,132^{c}$	2,991 $\pm0,078^{bc}$	4,670 $\pm0,911^{d}$
	[P] mg/g	48,101 $\pm4,799^{a}$	50,094 $\pm3,308^{a}$	50,124 $\pm1,762^{a}$	38,638 $\pm0,808^{b}$	41,410 $\pm1,903^{b}$	33,463 $\pm1,114^{c}$
Régénération naturelle		Présente	Présente	Présente	Présente	Absente	Absente
Nature de la formation forestière		Pure : *C. atlantica*	Pure : *C. atlantica*	Mixte : *C. atlantica* *Q. rotendifolia Lam*	Mixte : *C. atlantica* *Q. rotendifolia Lam*	Pur : *C. atlantica*	Mixte : *C. atlantica* Juniperus oxycedrus Taxus baccata *Q. rotendifolia Lam*

$\%C_{org}$: teneur en carbone organique, [N] : teneur en azote, [P] : teneur en phosphore, Régénération naturelle : présence de jeunes plantules (<2ans) sur le site d'origine. Les acronymes des sols sont ceux indiqués dans le tableau 22. Moyenne ±SD, les lettres indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD).

2.3. Conditions de croissance des plantules

Les cultures ont été maintenues pendant 15 mois dans une chambre de croissance contrôlée sous une température allant de 24 à 32 °C, une photopériode de 16/8 h, une intensité lumineuse de 70 µmol m^{-2} s^{-1} et une humidité relative de l'ordre de 50 à 70%. Les plantules sur tous les sols ont été irrigués par de l'eau courante deux fois par semaine et quotidiennement humidifiés avec de l'eau pendant les périodes sèches.

2.4. Échantillonnage, caractérisation et identification des ectomycorhizes

Les racines sur les différentes provenances de sols ont été collectées et les pointes racinaires ectomycorhizées ont été d'abord débarrassées des particules du sol et lavées délicatement avec de l'eau du robinet sur un tamis d'une maille de 200 µm pour l'examen de la colonisation mycorhizienne. Avant la caractérisation morphologique, les échantillons d'ectomycorhize ont été immergés dans de l'eau distillée dans une boîte de Pétri. La caractérisation morphologique des différents morphotypes ectomycorhiziens a été réalisée sous une loupe binoculaire (SZX10) et photographiée pour un examen attentif suivant la liste des critères donnée par Agerer (1995, 1991). La confirmation de la colonisation des pointes racinaires par le champignon mycorhizien a été effectuée par la préparation des coupes anatomiques semi-minces des différents morphotypes récoltés. Les coupes transversales et longitudinales des morphotypes ont été examinées et photographiées immédiatement à l'aide d'une caméra intégrée à un microscope optique (Optika DM-15). Les caractéristiques morpho-anatomiques des morphotypes ont été observées et décrites en référence à la clé fournie par DEEMY (système d'informations pour la caractérisation et la détermination des ectomycorhizes, (http://www.deemy.de/), selon les critères définies par Agerer (2006, 1995, 1991). Des réactions microchimiques ont été réalisées en utilisant du lactophénol, Soudan III, KOH à 10%, $FeOSO_4^+$, guaicol, FEA (formaldéhyde : éthanol 70% : acide acétique, 5 : 90 : 5), sulfovaniline, fuchsine, ammoniac, bleu de toluidine et le bleu de trypan.

L'identification des champignons mycorhiziens est basée seulement sur les critères chimiques et morpho-anatomiques liées au partenaire fongique puisqu'il peut former différentes formes morphologiques d'ectomycorhize en fonction de la plante hôte et également vue le peu de données qui existe sur les critères morphologiques des ectomycorhizes du cèdre de l'Atlas. Ensuite, trois à cinq pointes de racines de chaque échantillon d'ectomycorhize ont été conservées dans des tubes Eppendorf de 2 ml sous une température de -20 °C pour l'extraction de l'ADN.

2.5. Estimation de la croissance et la mycorhization

L'architecture racinaire a été estimée sur 72 plantules, 12 plantules sur chaque provenance de sol, en mesurant la longueur de la racine principale (L.PR), la longueur cumulative des racines latérales (L.LR), le nombre total de racines latérales (N.LR) et le nombre total de racines courtes (N.SR, longueur ≤ 0.5cm), à l'aide du logiciel ImageJ (version 1.50i, 2016), et en calculant la densité racinaire (RD = N.LR ÷ L.PR) et le taux de racines courte (%SR = N.SR ÷ N.LR).

L'estimation de la mycorhization des plantules du cèdre a été faite par le comptage du nombre de plantules mycorhizées (N.PMc) et le nombre de pointes mycorhizées par plantule (N.Mc), et par le calcul du taux de mycorhization (%PMc) selon l'équation : (N.PMc par chaque

provenance de sol) ÷ (nombre de plantules totales par chaque provenance de sol) ×100 ; la capacité d'infection (%Mc) calculer selon l'équation : (nombre de pointes mycorhizées par plantule) ÷ (N.SR par plantule) ×100.

2.6. Analyses statistiques

Les données obtenues ont été soumises à l'analyse de variance (ANOVA) et les moyennes ont été comparées par le test de Différence Significative Minimale (LSD) de Fisher à $P < 0,05$. Les coefficients de la corrélation bilatérale de Pearson ont été calculés au niveau individuel et à un risque d'erreur de 5% pour estimer la relation entre les paramètres de l'architecture racinaire, les indices de mycorhization et les propriétés granulométriques des différentes provenances de sol. Pour identifier les ensembles de données qui varient ensemble, nous avons effectué une analyse de correspondance multiple basée sur les données de l'architecture racinaire, de la mycorhization, de la granulométrie et la physicochimie des sols, et des propriétés stationnaires des sites étudiés. Toutes ces statistiques ont été réalisées par IBM SPSS Statistics (version 20.0, 2011).

3. Résultats

3.1. Architecture des racines

Les sols Ait Harouk, Moudemame et Ras El Ma stimulent significativement la longueur de la racine principale par rapport aux Boutifki et Zerouka. Au niveau des racines latérales seul le sol de Moudemame stimule significativement (P <0.016) leurs longueurs cumulatives en comparaison aux autres sols (Figure 28a). Le nombre de racines latérales est très variable au sein du même sol et ne montre aucune différence significative entre les différents sols testés. Les plantules sur le sol de Ras El Ma montrent un faible nombre de racines courtes qui est significativement (P < 0.010) différent de Zerouka. La densité racinaire est significativement élevée sur les sols Arz Gouraud et Zerouka, par rapport à Ras El Ma seulement (Figure 28b).

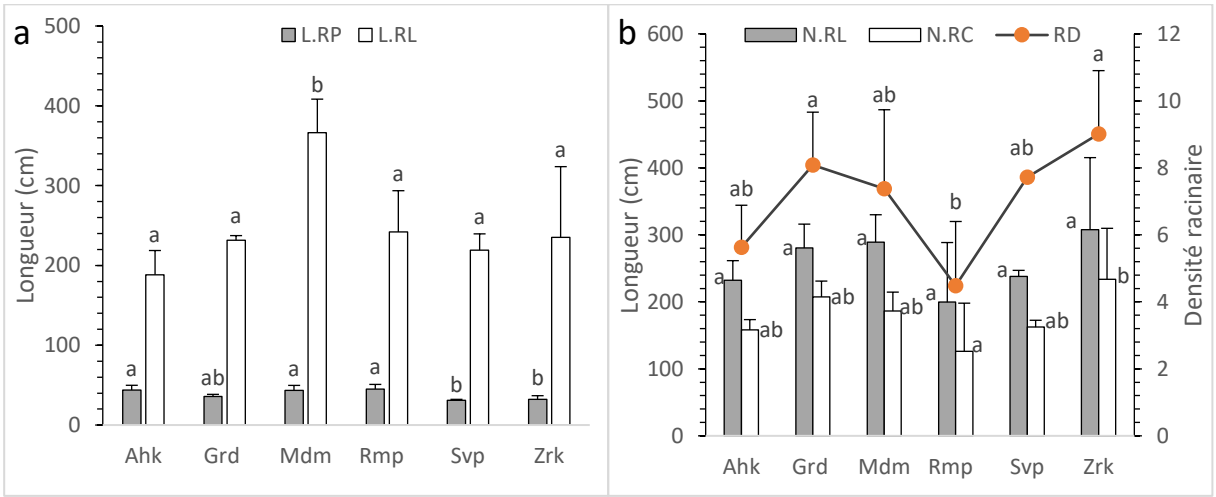


Figure 28. Architecture racinaire des plantules de *Cedrus atlantica* Manetti cultivées sur des sols de cédraies (a) : la longueur de la racine principale (L.RP) et des racines latérales (L.LR). (b) : nombre de racines latérales (N.LR) et de racines courtes (N.SR) ; densité racinaire (RD). Les lettres indiquent les différences significatives (P <0,05 test LSD). Les acronymes des sols sont ceux indiqués dans le tableau 22.

3.2. Caractérisation morphologique, morpho-anatomique et chimique des mycorhizes

3.2.1. Les mycorhizes du sol d'Ait Harouk

Morphotype 1

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : monopodial-penné, ordres de ramification de 0-1, solitaire. Les extrémités non ramifiées : de 5 à 5,5 × 0,6 à 0,7 mm (longueur × diamètre), sinueux, lisse, brun jaunâtre, immutable, parfois avec des particules de sol, ne sécrétant pas de latex ou de tout autre fluide en cas de blessure, pointe avec la même couleur que le reste de la mycorhize. Le manteau : hydrophile et non transparent. Le rhizomorphe : rarement présent (Figure 29).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateux, différenciée en manteau de surface, de type B, cellules cylindriques et non resserrée aux cloisons. Les hyphes émanant : droites, lisses, indifférenciées, peu agencées, cloisonnées, ondulées, angle de jonction des hyphes (angle) de 90°, cloison branchée d'un seul côté à ramification aiguë. Les cellules hyphales : de 20 à 90 × 0,4 à 0,5 µm, lisse, légèrement non resserré, sans crochets, cloison de même épaisseur que la paroi, pigment membraneux jaunâtre. Le réseau de hartig : en saillie vers l'endoderme, cellules avec large diamètre à la pointe racinaire qu'au reste du réseau de hartig, les cellules autour des cellules tanin sont perlées, une rangée de cellules autour des cellules tanin. Le rhizomorphe : légèrement différencié, diamètre nettement différent, certaines hyphes très épais, de type C, apparaissent répartis aléatoirement, les pores des cloisons parfois agrandis, les marges plutôt lisses (Figure 29).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec le lactophenol : transparent, avec le soudan III : tâches à l'intérieur de la cellule hyphale.

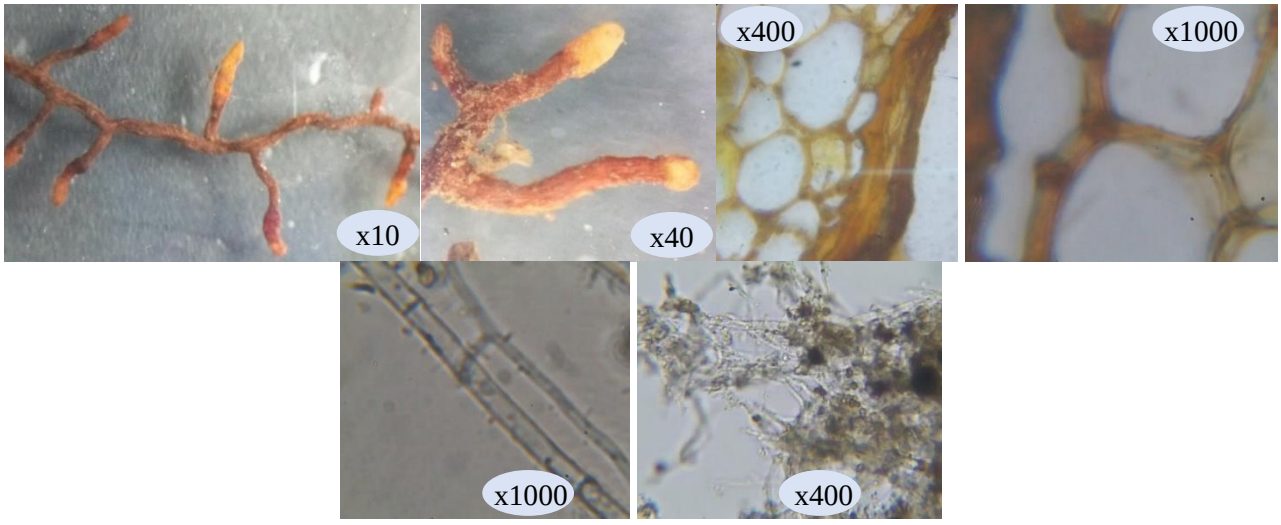


Figure 29. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 1* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

Morphotype 2

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : monopodiale pennée, ordres de ramification de 0-1, solitaire. Les extrémités non ramifiées : de 0,7 à 10 mm × 0,2 à 0,5 mm, droites, cylindriques, extrémités arrondies et gonflées, non lisses, recouvertes de particules de sol, brun jaunâtre, immuables, ne sécrétant pas de latex ou de tout autre fluide lorsqu'elles sont blessées. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles (Figure 30).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateux, de type A, non gélatineux, à cellule cylindrique, lisse et non rétrécie aux cloisons. Les hyphes émanant : droits, indifférenciés, présence d'une matrice collante sur la surface des hyphes, angle de 90°, ramification à une distance considérable de la cloison, branchée d'un seul côté. Les cellules hyphales : de 40 à 120 × 2 à 5 µm, lisse, cloisonné, légèrement resserré, sans crochets, cloisons plus minces que les parois, point de ramification aussi épais que la partie principale de la branche, pigment membraneux brunâtre à jaunâtre, extrémité distale de forme simple, d'une forme cylindrique autour des cellules tanin et corticales (épidermiques). Les anastomoses : ouvertes, avec un long pont. Le réseau de hartig : en deux rangées, n'atteignant pas l'endoderme. Le rhizomorphe : peu fréquent, arrondi, connexion au manteau distincte au milieu, dimorphisme présent, légèrement différencié, type C. Les cystides : de 30,4 à 63 × 3,5 à 5 µm, de type F, granulé, lisse, à paroi épaisse jusqu'à 0,4 µm, non cloisonné (Figure 30).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec la fuchsine : violet.

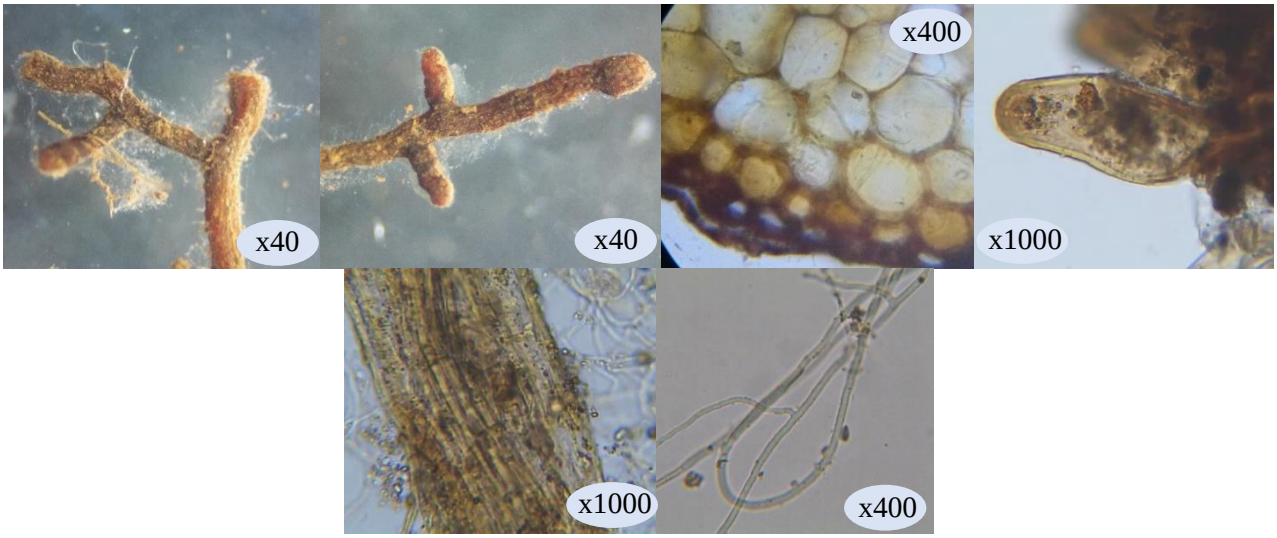


Figure 30. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 2* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

Morphotype 3

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : monopodiale pennée, ordres de ramification de 0-1, en petit nombre. Les extrémités non ramifiées : de 0,3 à 7,3 ×0,2 à 0,7 mm, droit, non gonflé, cylindrique, pointes arrondies, lisses, brun jaunâtre, immuables, ne sécrétant pas de latex ou tout autre fluide en cas de blessure. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles (Figure 31).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateux, de type B, à cellule cylindrique, lisse, rétrécie aux cloisons. Les hyphes émanant : droit, indifférencié, angle de 90°, ramification à une distance considérable de la cloison. Les cellules hyphales : de 10 à 30,6 × 2,4 à 3 µm, lisses, cloisonnées, légèrement rétrécies, sans crochets, cloison de même épaisseur que la paroi, de forme cylindrique autour des cellules tanin et corticales. Les anastomoses : fermé par une simple cloison, avec un pont court ou pont presque manquant (contact-septum). Le réseau de hartig : para-épidermique ou saillant vers l'endoderme. L'haustorium : parfois présente, de forme lobée, et de 3,6 à 4 µm de diamètre. Les cystides : de 30 à 31 × 2 à 2,8 µm, lisse, présent sur la couche externe du manteau, de type F (Figure 31).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec le soudan III : présent, avec la fuchsine : présent.

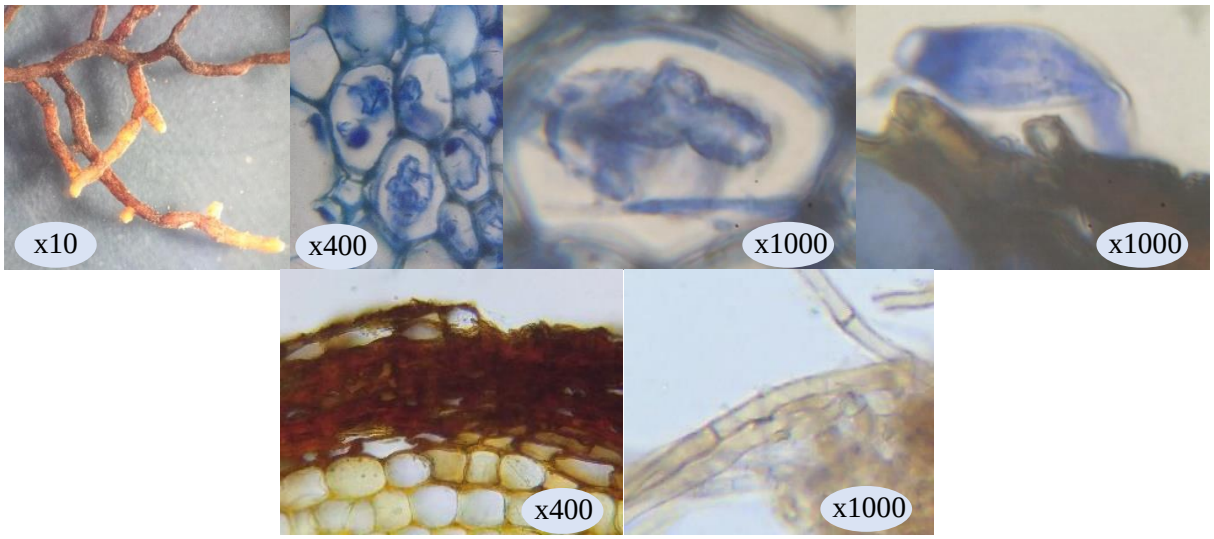


Figure 31. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 3* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

3.2.2. Les mycorhizes du sol d'Arz Gouraud

Morphotype 4

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : monopodiale pennée, ordres de ramification de 0-1. Les extrémités non ramifiées : de 0,5 à 5,5 × 0,35 à 0,68 mm, droit, non gonflé, cylindrique, pointes arrondies, surface lisse, brun jaunâtre, la partie la plus anciennes de couleur brune, immuable, ne sécrétant pas de latex ou autres fluides en cas de blessure. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles. Le rhizomorphe : arrondi, lisse, peu fréquent, aux points restreints, origine non spécifique. Hyphes émanant : présent, abondant et non spécifiquement distribué (Figure 32).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateux avec un réseau hyphique distinct, de type A, cellules du manteau non resserrées au niveau des cloisons, surface de la paroi cellulaire lisse, différentes couches du manteau ne sont pas discernables. Les hyphes émanant : droit, ramification à une distance considérable du septum, hyphes intrahyphales absentes, angle de 90°, hyphes avec des branches assez courtes, obtuses, voire en forme de doigt. Les cellules hyphales : de 43,2 à 102 × 2,5 à 8,4 µm, lisses, cloisonnées, sans crochets, la forme à l'extrémité distale est simple, de courtes protubérances sont présentes, en forme de coude, cloison de même épaisseur que la paroi, cylindrique, de forme cylindrique autour des cellules tanin et corticales. Les anastomoses : fermé par un simple septum, avec un long pont, pont d'anastomoses plus épais que la paroi cellulaire. Le réseau de hartig : une ou une demi-rangée de cellules corticales adjacentes à l'endoderme exempt de réseau de hartig, une rangée hyphale autour des cellules tanin. Rhizomorphe : lisse, dimorphisme présent, très différenciées, hyphes épaisses formant un noyau, de type F (Figure 32).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec le soudan III : présent, avec le KOH à 10% : décoloration, avec le $feso_4^+$: présent, avec le guaicol : présent, avec la fuchsine : présent.

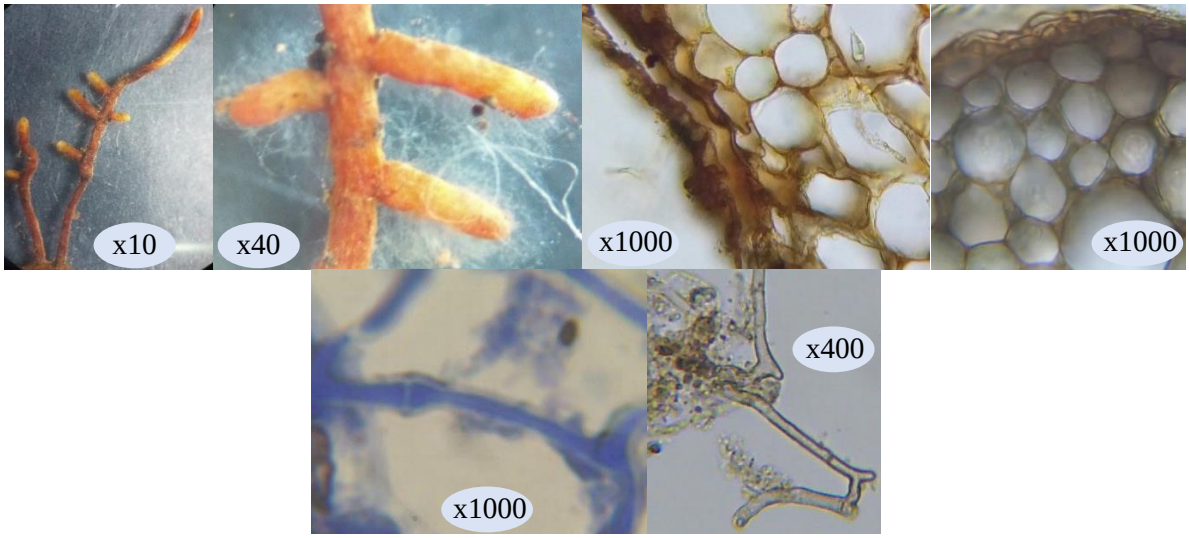


Figure 32. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 4* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

Morphotype 5

Echantillon perdue

3.2.3. Les mycorhizes du sol de Moudemame

Morphotype 6

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : irrégulièrement penné, dichotomique, ordre de ramification de 0-1. Les extrémités non ramifiées : de 0,3 à 9,6 × 0,4 à 0,8 mm, cylindrique, non gonflé, pointes arrondies, surface lisse, brun jaunâtre, immuable, ne sécrétant pas de latex ou tout autre fluide en cas de blessure. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles. Les hyphes émanant : peu fréquent (Figure 33).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateux, de type B indifférencié, non resserrées au niveau des cloisons, de cellules lisses, différentes couches du manteau ne sont pas discernables. Les hyphes émanant : indifférencié, droit à non frappant, angle de 90°, ramification à une distance considérable de la cloison, branchée d'un seul côté. Les cellules hyphales : de 59 à 105 × 3 à 7 µm, lisses, cloisonnées, sans crochets, les hyphes présentent de courtes protubérances, cloison de même épaisseur que la paroi, cylindrique, légèrement resserré, la forme à l'extrémité distale est gonflée, de forme cylindrique autour des cellules tanin et corticales. Le réseau de hartig : en saillie vers l'endoderme, une rangée de cellules autour des cellules tanin (Figure 33).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec le KOH à 10% : décoloration, avec le $feso_4^+$: présent, avec le guaicol : tâches à l'intérieur de la cellule hyphale, avec la fuchsine : présent, avec le bleu de toluidine : taches bleues à l'intérieur de la cellule hyphale.

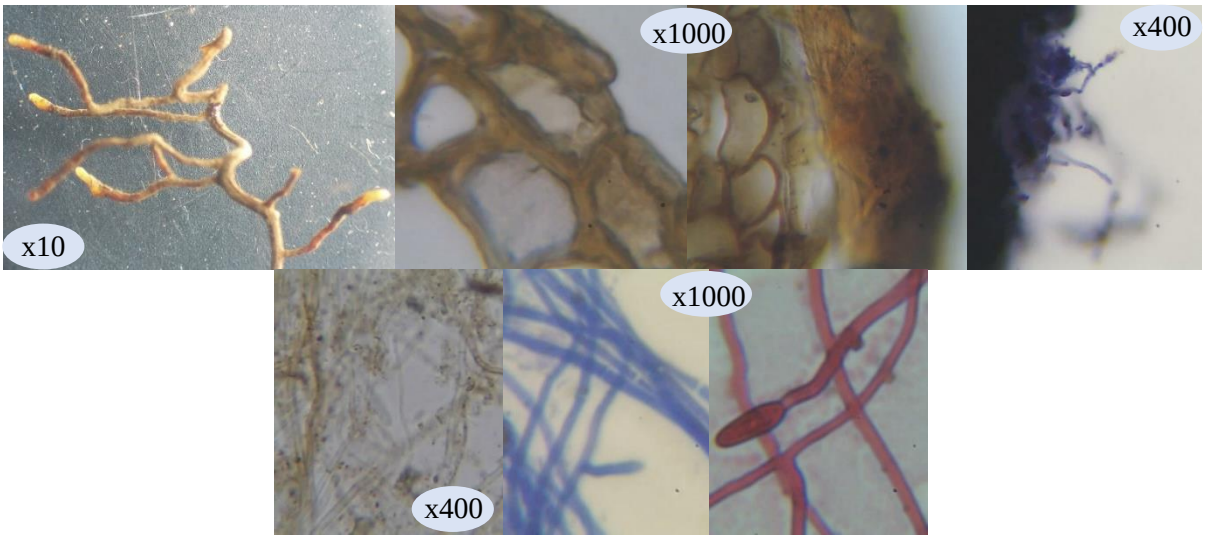


Figure 33. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 6* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

Morphotype 7

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : monopodial-penné, ordres de ramification de 0-1, en petit nombre. Les extrémités non ramifiées : de 0,3 à 6,6 × 0,2 à 0,7, non gonflé, cylindrique, surface lisse, brun jaunâtre, brun foncé à maturité, ne sécrétant pas de latex ni aucun autre fluide en cas de blessure. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles. Les hyphes émanant : peu fréquent, non spécifiquement distribué (Figure 34).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : incomplet, plectenchymateux, de type B, cellules lisse, cylindrique, non resserrée au niveau des cloisons, différentes couches non discernables. Les hyphes émanant : droit, indifférencié, angle de 45°, ramification d'un ou deux hyphes de diamètre sous la cloison, branchée d'un seul côté, point de ramification plus épais que la partie principale de la branche. Les cellules hyphales : de 9,8 à 49,5 × 2,9 à 6,3 µm, lisses, cloisonnées, uniformes, sans crochets, pas de courtes protubérances, de forme cylindrique autour des cellules tanin et corticales (épidermiques), extrémité distale simple, cloisons aussi épaisses que les parois, pigment plasmatique brunâtre, homogène. Les anastomoses : fermées par une simple cloison, avec un long pont. Le réseau de hartig : en deux rangées, n'atteignant pas l'endoderme au para-épidermique, une rangée de cellules autour des cellules tanin (Figure 34).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec le lactophenol : présent, avec le soudan III : rose clair, avec la sulfovanilin : orange clair, avec la fuchsine : présent, avec le bleu de trypan : bleuâtre, avec le bleu de toluidine : bleu lilas.

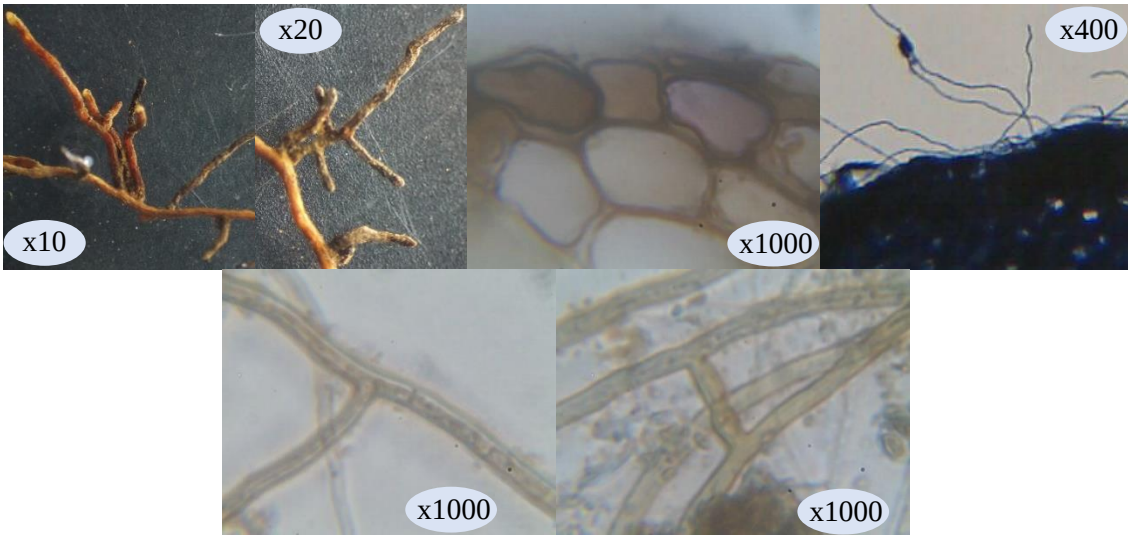


Figure 34. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 7* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

Morphotype 8

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : monopodial-penné, ordres de ramification de 0-1, en petit nombre. Les extrémités non ramifiées : de 0,3 à 3,4 × 0,3 à 0,5, droit, non gonflé, cylindrique, surface lisse, brun jaunâtre, ne sécrétant pas de latex ou tout autre fluide en cas de blessure. Le manteau : hydrophile, non transparent. Les hyphes émanant : peu fréquent, non spécifiquement distribué (Figure 35).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateux, de type B, non gélatineux, à cellules cylindriques, lisse, non resserré au niveau des cloisons, différentes couches du manteau non discernables. Les hyphes émanant : indifférencié, non frappant, angle de 45°, distance de ramification d'un ou deux hyphes de diamètre en dessous de la cloison, point de ramification aussi épais que la partie principale de la branche, cloisons branchées d'un seul côté. Les cellules hyphales : de 35 à 125 × 2,3 à 7,2, lisses, cloisonnées, sans crochets, légèrement resserrées, absence de courtes protubérances, cloison de même épaisseur que la paroi, de forme simple à l'extrémité distale, de forme cylindrique autour des cellules tanin et corticales. Les anastomoses : ouvertes, avec un long pont. Le réseau de hartig : en deux rangées dépassant parfois vers l'endoderme, une rangée de cellules autour des cellules tanin. Les cystides : de 30,4–63 × 4,8–6,4 µm, lisse, sur la couche externe du manteau, de type F (Figure 35).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec le soudan III : décoloration, avec la sulfovanilin : présent.

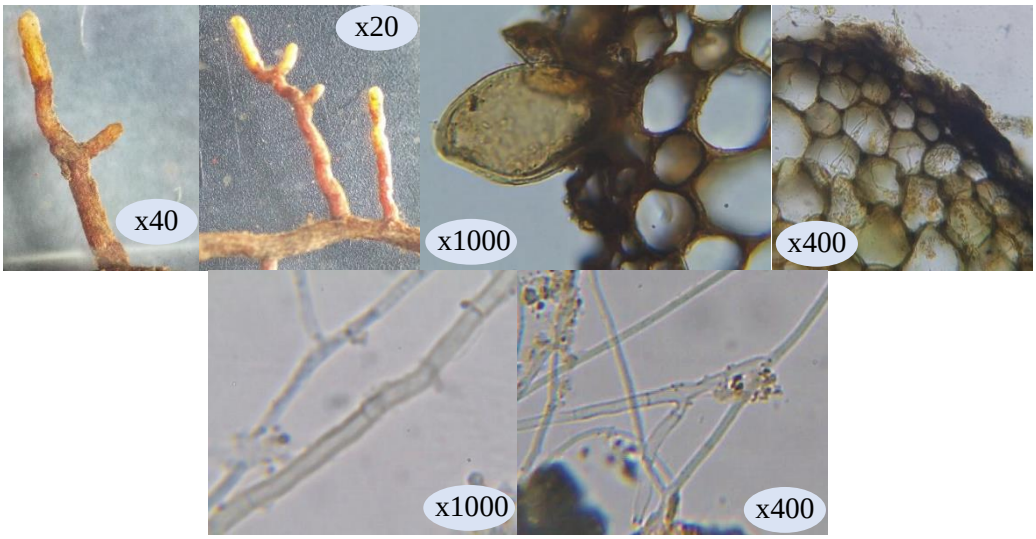


Figure 35. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 8* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

3.2.4. Les mycorhizes du sol de Ras El Ma

Morphotype 1 (Voir le sol d'Ait Harouk)

Morphotype 9

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : monopodial-penné, ordres de ramification de 0-1, en petit nombre. Les extrémités non ramifiées : de 0,3 à 5,5 × 0,25 à 0,5 mm, sinueux, non gonflé, cylindrique, brun jaunâtre, pas de latex ou de tout autre fluide en cas de blessure, extrémités terminales de couleur jaune blanchâtre. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles, surface densément cotonneuse. Le rhizomorphe : peu fréquent, arrondi, concolore au manteau, la connexion au manteau distincte, origine non spécifique, densément enveloppé par les hyphes. Les hyphes émanant : abondant, non spécifiquement distribué (Figure 36).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateux, cellules cylindrique, lisse, non resserrée au niveau des cloisons, différentes couches du manteau non discernables. Les hyphes émanant : droites, cloisonnées, cloisons secondaires présentes et peu fréquentes, indifférenciées, gélatineuses, de type C, angle de 45°, ramification aiguë, en Y, branchées d'un seul côté, point de ramification aussi épais que la partie principale de la branche. Les cellules hyphales : de 8 à 50 × 3 à 3,5 µm, lisses, avec crochets, peu fréquentes, ovales en vue dorsale, relative à l'hyphe en vue latérale, crochets plus larges que les cellules, les cloisons des crochets en demi-cercle, resserrées au point de contact avec la cellule hyphale sous-tendue, absence de courtes protubérances, cloison de même épaisseur que la paroi, de forme simple à l'extrémité distale. Les anastomoses : ouvert, avec un pont court ou presque manquant, lisse, paroi épaisse. Le réseau de hartig : une ou une demi-rangée de cellules corticales adjacentes à l'endoderme sans réseau de hartig, deux à trois rangées de cellules autour des cellules tanin (Figure 36).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec le soudan III : présent, avec le guaicol : tâches à l'intérieur de la cellule hyphale, avec l'ammoniac : transparent et avec la fuchsine : granules violets à la surface des hyphes.

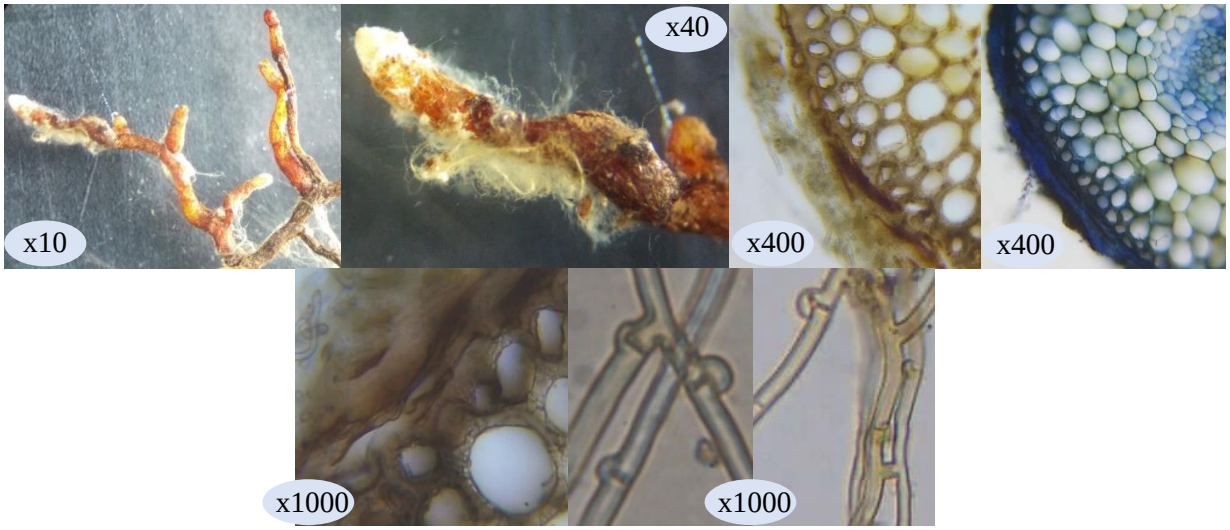


Figure 36. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 9* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

Morphotype 10

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : monopodial-penné, ordres de ramification de 0-1, en petit nombre. Les extrémités non ramifiées : de 3 à 5 ×0,2 à 0,4 mm, droit, non gonflé, cylindrique, brun jaunâtre, ne sécrétant pas de latex ni aucun autre fluide en cas de blessure, la pointe jaune blanchâtre. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles, surface densément cotonneuse. Le rhizomorphe : peu fréquent, arrondi, concolore au manteau, connexion au manteau distincte, emplacement d'origine non spécifique. Les hyphes émanant : abondant et non spécifiquement distribué (Figure 37).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateux, cellule cylindrique, lisse, non resserrée au niveau des cloisons, différentes couches du manteau non discernables. Les hyphes émanant : droites, lisses, indifférenciées, cloisons secondaires présentes et peu fréquentes, gélatineuses, de type C, angle de 120°, ramification aiguë, d'un ou deux hyphes de diamètre en dessous de la cloison, cloisons branchées d'un seul côté, point de ramification aussi épais que la partie principale de la branche. Les cellules hyphales : de 86 à 128 × 3 à 5 µm, lisses, cloisonnées, non resserrées, avec crochets, lisses, ovales en vue dorsale, relative à l'hyphe en vue latérale, crochets plus minces que l'hyphe, les cloisons des crochets en un demi-cercle, resserrées au point de contact avec la cellule hyphale sous-tendante, trous des crochets absentes, absence de courtes protubérances, cloison de même épaisseur que la paroi, de forme simple à l'extrémité distale, arrondie autour des cellules tanin et corticales. Anastomoses : ouvert, avec un pont court ou presque manquant, port superficiel lisse. Le réseau de hartig : une ou une demi-rangée de cellules corticales adjacentes à l'endoderme exempt du réseau de hartig, plusieurs rangés d'hyphes autour des cellules tanin (Figure 37).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec le soudan III : présent, avec le KOH à 10% : légèrement ocre, avec la sulfovanilin : contenu des hyphes rougeâtre, avec la fuchsine : granules violets à la surface des hyphes, avec l'ammoniac : transparent.

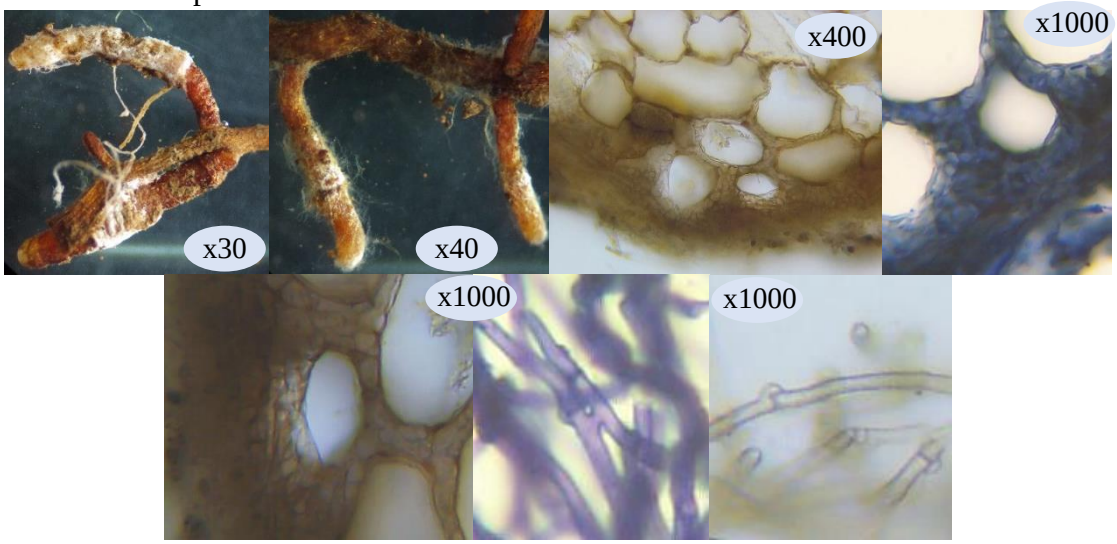


Figure 37. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 10s* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

Morphotype 11

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : monopodial-penné, ordres de ramification de 0-1, solitaire. Les extrémités non ramifiées : de 2,3 à 5,3 × 0,3 à 0,5 mm, resserré entre les parties anciennes et jeunes, gonflé, cylindrique, les parties jeunes jaunâtres, la partie ancienne brun foncé, ne sécrétant pas de latex ou tout autre liquide lorsque blessé, extrémité jaune blanchâtre. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles, surface recouverte de particules de sol (Figure 38).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, pseudoparenchymateux, de type P, de cellule lisse, cylindrique, non resserrée au niveau des cloisons, les différentes couches du manteau non discernables. Les hyphes émanant : non frappant, angle de 90°, ramification à une distance considérable du cloison, ramifiée d'un seul côté, point de ramification aussi épais que la partie principale de la branche. Les cellules hyphales : de 25 à 97 × 5,3 à 8 µm, lisse, légèrement non resserré, sans crochets, cloisons aussi épaisses que les parois, contiennent des gouttelettes huileuses qui ne tachent pas de sulfo-vanilline, de forme simple à l'extrémité distale. Les anastomoses : ouvertes, avec un long pont. Le réseau de hartig : une ou une demi-rangée de cellules corticales adjacentes à l'endoderme exempt du réseau de hartig, une à deux rangées de cellules autour des cellules tanin (Figure 38).

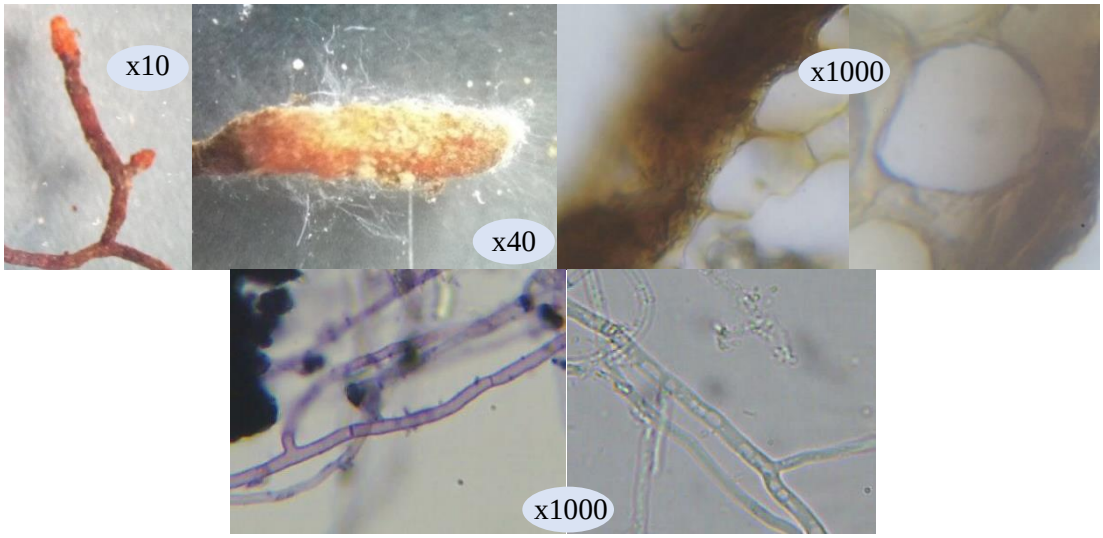


Figure 38. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 11* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

3.2.5. Les mycorhizes du sol de Boutifki

Morphotype 11 (Voir le sol de Ras El Ma)

Morphotype 12

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : absent, abondance solitaire. Les extrémités non ramifiées : de 0,5 à 3 × 0,3 à 0,5 mm, resserré entre les parties anciennes et jeunes, gonflé, cylindrique, les parties jeunes jaunâtres, la partie ancienne brun foncé, ne sécrétant pas de latex ou tout autre fluide en cas de blessure. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles, surface recouverte de particules de sol (Figure 39).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateuse, de type G, de cellule lisse, cylindrique, organisation arrondie, resserrée au niveau des cloisons, différentes couches du manteau non discernables. Les hyphes émanant : droit, pores entre les cellules absents, angle de 45°, ramification en forme de Y, branchées d'un seul côté, point de ramification aussi épais que la partie principale de la branche. Les cellules hyphales : de 45 à 112 × 4 à 6 µm, légèrement resserré, sans crochets, absence de courtes protuberances ni de projections de la paroi cellulaire, cloison plus épaisse que la paroi, pigment membraneux brunâtre, de forme arrondie autour des cellules tanin et corticales, de forme simple à l'extrémité distale. Les anastomoses : ouvertes, avec un pont court ou un pont presque manquant. Le réseau de hartig : une ou une demi-rangée de cellules corticales adjacentes à l'endoderme exempt de réseau de hartig, une rangée de cellules autour des cellules tanin (Figure 39).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec le KOH à 10% : présent.

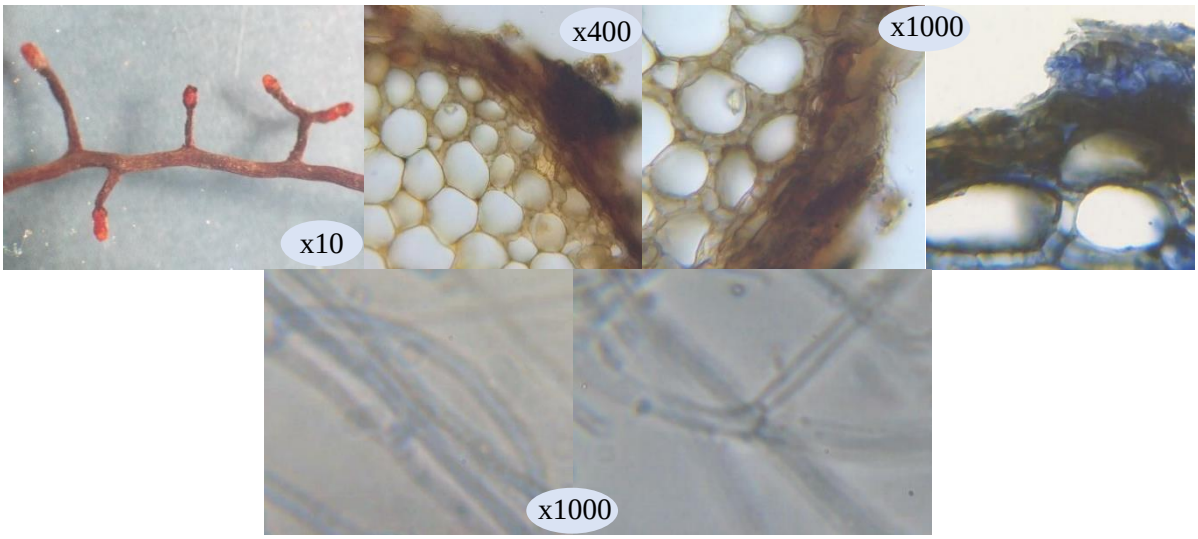


Figure 39. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 12* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

3.2.6. Les mycorhizes du sol de Zerouka

Morphotype 13

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : absent, abondance solitaire. Les extrémités non ramifiées : de 0,2 à 3 × 0,2 à 0,3 mm, resserré entre les parties anciennes et jeunes, gonflé, cylindrique, les parties jeunes jaunâtres, la partie ancienne brun foncé, ne sécrétant pas de latex ou tout autre liquide en cas de blessure. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles, surface légèrement laineuse et recouverte de particules de sol (Figure 40).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateux, de type B, de cellule lisse, légèrement gonflée dans les parties médianes, différentes couches du manteau non discernables. Les hyphes émanant : non frappant, angle de 45°, ramification à une distance considérable de la cloison, branchées d'un seul côté, point de ramification aussi épais que la partie principale de la branche. Les cellules hyphales : de 36 à 73 × 1,5 à 3,4 µm, gonflé aux parties médianes, sans crochets, présence de courtes protubérances, cloison plus épaisse que la paroi, de forme simple à l'extrémité distale et arrondies autour des cellules tanin et corticales. Les anastomoses : ouvert, avec un long pont. Le réseau de hartig : saillant vers l'endoderme, une rangée de cellules autour des cellules tanin (Figure 40).

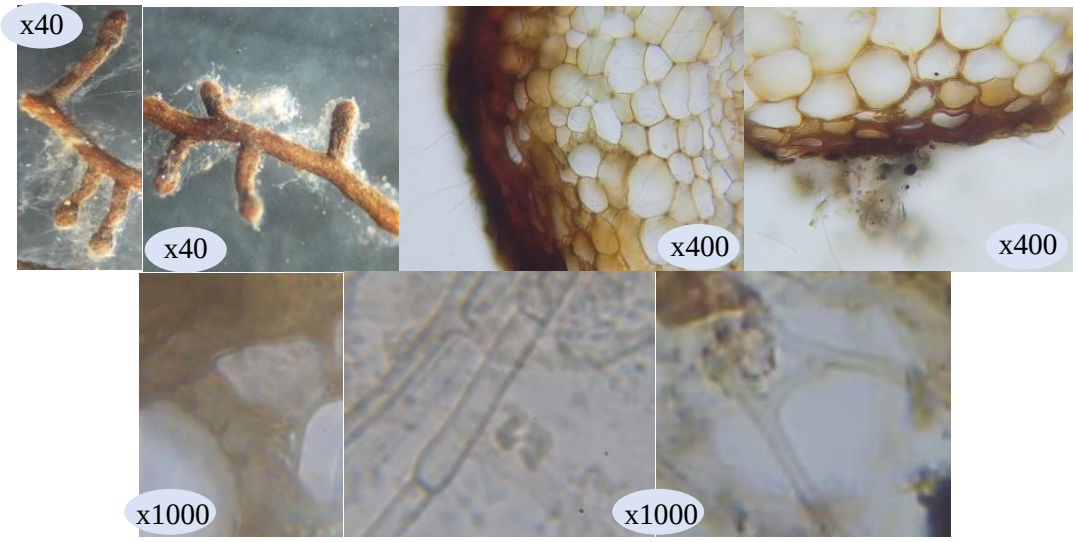


Figure 40. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 13* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois.

Morphotype 14

Caractéristiques morphologiques :

Ramification : absent, abondance en petit nombre. Les extrémités non ramifiées : de 0,2 à 3,2 × 0,2 à 0,3 mm, sinueux, resserré entre les parties anciennes et jeunes, non gonflé, cylindrique, les parties jeunes jaunâtres, ne sécrétant pas de latex ou tout autre fluide en cas de blessure. Le manteau : hydrophile, non transparent, cellules corticales non visibles, surface recouverte de particules de sol (Figure 41).

Caractéristiques morpho-anatomiques :

Le manteau : complet, plectenchymateux, de type A, de cellule lisse, cylindrique, non resserrée au niveau des cloisons, organisation arrondie, différentes couches du manteau non discernables. Les hyphes émanant : droit, indifférencié angle 90°, ramification adjacente et en dessous des cloisons, branchées d'un seul côté, point de ramification aussi épais que la partie principale de la branche. Les cellules hyphales : de 30 à 116 × 2,3 à 3,5 µm, légèrement non resserrées, sans crochets, cloison aussi épaisse que la paroi, de forme simple à l'extrémité distale et de forme arrondie autour des cellules tanin et corticales. Le réseau de hartig : en deux rangées, n'atteignant pas l'endoderme, plusieurs cellules se rangent autour des cellules tanin (Figure 41).

Réaction avec les réactifs chimiques :

Avec le bleu de toluidine : granules bleus à l'intérieur de la cellule hyphale, avec le KOH à 10% : transparent, avec la fuchsine : présent.

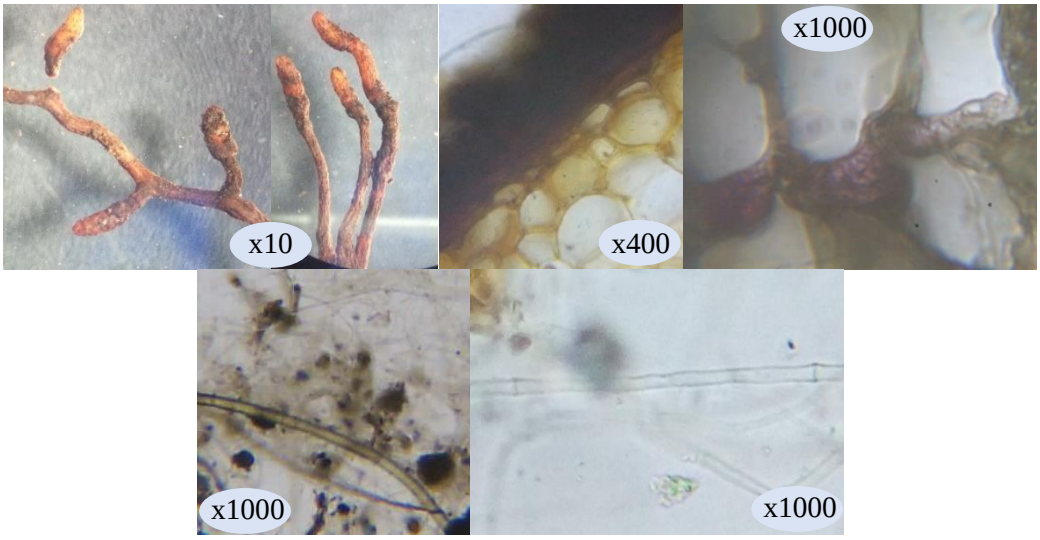


Figure 41. Aspects morphologiques et morpho-anatomiques du *Morphotype 14* avec *C. atlantica* M. âgée de 15 mois

Morphotype 15

Mycorhize non déterminée

3.3.Caractéristiques architecturales et mycorhiziennes des symbioses

Cette étude à révéler la présence de 15 morphotypes, sur 6 localités de la cédraie du Moyenne Atlas marocain, capable de s'associer en mycorhize avec les jeunes plantules du cèdre de l'Atlas. Le sol Ras El Ma assure plus de réussite de mycorhization des jeunes plantes du cèdre de l'Atlas avec un taux de 33,33% contre 16,67% sur les sols Arz Gouraud et Boutifki. D'autre part, le *Morphotype 1* et le *Morphotype 11* ont été piégées deux fois sur les sols Ait Harouk, Ras El Ma et Ras El Ma, Boutifki, respectivement (Tableau 24). On observe également une stimulation du nombre de racines latérales et courtes, et de la densité racinaire sur les sols Ait Harouk, Arz Gouraud, Moudemame, Ras El Ma, Boutifki et Zerouka par les champignons responsables du *Morphotype 1*, *Morphotype 4*, *Morphotype 6*, *Morphotype 9*, *Morphotype 12* et du *Morphotype 15*, respectivement. Par contre la capacité d'infection (%MC) est élevée chez *Morphotype 3*, *Morphotype 5*, *Morphotype 7*, *Morphotype 11*, *Morphotype 11*, *Morphotype 13* sur les mêmes sols respectivement. D'autant plus c'est l'espèce du *Morphotype 11* qui présente une très grande capacité d'infection avec 97,87% et 81,63% sur les sols Ras El Ma et Boutifki, respectivement (Tableau 24).

Tableau 24. Distribution des morphotypes développés sur les différents sols, les caractéristiques architecturales et mycorhiziennes des plantules.

	%PMc	Morphotypes	L.RL	N.RL	N.SR	N.Mc	RD	%SR	%Mc
Ahk	25,00	*Morphotype 1*	212,14	284	186	103	7,42	65,49	55,38
		Morphotype 2	127,67	174	127	61	3,12	72,99	48,03
		Morphotype 3	225,24	239	161	123	6,34	67,36	76,40
Grd	16,67	*Morphotype 4*	240,19	334	243	96	10,45	72,75	39,51
		Morphotype 5	223,25	227	172	136	5,72	75,77	79,07
Mdm	25,00	*Morphotype 6*	414,03	367	240	93	12,10	65,40	38,75
		Morphotype 7	402,68	293	189	142	5,62	64,51	75,13
		Morphotype 8	281,97	208	130	97	4,41	62,50	74,62
Rmp	33,33	*Morphotype 9*	343,05	303	210	159	6,67	69,31	75,71
		Morphotype 10	199,88	274	186	133	6,13	67,88	71,51
		Morphotype 11	244,18	105	47	46	3,06	44,76	97,87
		Morphotype 1	180,39	116	61	38	2,06	52,59	62,30
Svp	16,67	*Morphotype 12*	188,83	252	178	129	7,66	70,64	72,47
		Morphotype 11	249,67	224	147	120	7,79	65,63	81,63
Zrk	25,00	*Morphotype 13*	89,32	242	222	182	7,42	91,74	81,99
		Morphotype 14	204,15	158	93	68	6,83	58,86	73,12
		Morphotype 15	412,32	523	386	306	12,79	73,81	79,28

%PMc : taux de mycorhization, L.LR : longueur cumulative des racines latérales, N.LR : nombre de racines latérales, N.SR : nombre de racines courtes, N.Mc : nombre de pointes mycorhizées, RD : la densité racinaire, %SR : taux de racines courte, %Mc : la capacité d'infection et ND : non déterminé. Les acronymes des sols sont ceux indiqués dans le tableau 22.

Les données des différentes conditions de culture, paramètre de croissance et de mycorhization ont été soumises à une analyse de correspondance multiple, générant trois grappes principales. Les deux dimensions expliquent environ 63.35% des variations totales (Figure 42). La première grappe regroupe le taux de mycorhization, la capacité d'infection, la présence de jeunes plantules (< 2ans) sur le site d'origine et le pourcentage de sable-fin. Tandis que la deuxième grappe regroupe le nombre de pointes mycorhizées et le degré du développement de l'architecture racinaire en tant que longueur cumulative des racines latérales, nombre de racines latérales**,** nombre de racines courtes, la densité racinaire, et le taux de racines courtes. La troisième grappe regroupe l'espèce du champignon mycorhizien (morphotype), la nature de la formation forestière, la teneur en sable-grossier, limon-fin-argile, azote, phosphore et le carbone organique (Figure 42).

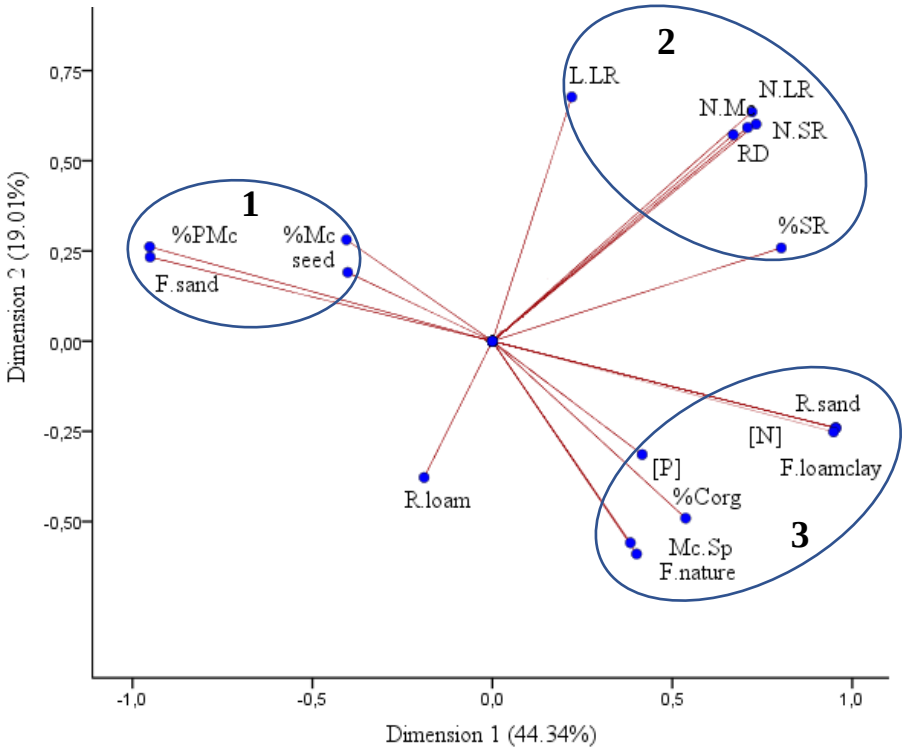


Figure 42. Résultat d'une carte d'analyse de correspondance multiple. Seuls les deux premiers axes d'ordination ont été retenus. F.sand : sable-fin, %PMc : taux de mycorhization, %Mc : la capacité d'infection, Seed : présence de jeunes plantules (< 2ans) sur le site d'origine, R.loam : limon-grossier, L.LR : longueur cumulative des racines latérales, N.Mc : nombre de pointes mycorhizées, N.LR : nombre de racines latérales, N.SR : nombre de racines courtes, RD : la densité racinaire, %SR : taux de racines courte, R.sand : sable-grossier, [N] : teneur en azote, F.loamclay : limon-fin-argile, [P] : teneur en phosphore, $\%C_{org}$: teneur en carbone organique, Mc.Sp : l'espèce du champignon mycorhizien, F.nature : la nature de la formation forestière.

4. Discussion

Contrairement aux plantes matures qui montrent une très grande abondance et diversité des associations ectomycorhiziennes, les plantules (stade juvénile) de *Cedrus atlantica* sont difficilement mycorhizable (Boukcim et al., 2002) probablement à cause de la grande sélectivité des plantules vis-à-vis de l'inoculum fongique ou la faible architecture racinaire aux stades

juvéniles (confirmé dans la présente étude par le fait que l'ordre de ramification de la mycorhize au niveau de tous les morphotypes trouvés ne dépasse pas 0-1 (Tableau 22). Cependant la destruction de tous les microorganismes active par deux autoclavages successifs et l'appauvrissement nutritif des sols de cédraies ont permet le piégeage, par les racines des jeunes plantules du cèdre de l'Atlas âgée de 15 mois, de 15 espèces de champignons ectomycorhiziens dont un morphotype ectendomycorhize au niveau de 6 provenances de sol des cédraies du Moyenne Atlas marocain (Tableaux 22 et 25). En plus du morphotype ectendomycorhizien révélé pour la première fois chez le cèdre de l'Atlas, la totalité de ces champignons ont été identifiés et caractérisés pour la première fois chez les plantules de *Cedrus atlantica*.

Les sols Arz Gouraud et Zerouka ont une teneur élevée en P et N, respectivement, (Tableau 23) et stimulent la densité racinaire (Figure 28b) ce qui suggère que la carence en N ou en P est favorable pour le développement de la densité racinaire afin de combler le déficit au niveau de l'un de ces deux éléments vitaux. Par contre au niveau du sol Ras El Ma la densité racinaire est faible (Figure 28b) malgré le fait qu'il est déficient en N et en P (Tableau 23) ce qui suggère que les plantules à ce stade de croissance n'ont pas suffisamment d'énergie pour combler un déficit double par la stimulation de la densité racinaire, parce que les graines du cèdre de l'Atlas ont une faible taille qui est de 69,26 et 7.46 mg de masse de matière sèche moyenne pour la graine et l'embryon, respectivement (Tableau 11). Cette situation défavorable pour la plantule constitue une condition favorable pour le développement de la mycorhize et à cette raison on trouve que le sol Ras El Ma assure plus de réussite de la mycorhization avec un taux de 33,33% de plantules mycorhizées (Tableau 24). Ce qui s'accorde complètement avec les travaux de Nouri et al. (2014) qui concluent que les plantes favorisent la symbiose tant qu'elles sont limitées par l'un des deux principaux nutriments l'azote et le phosphore ; parce que la déficience en N et en P stimule l'exsudation des sucres, des acides aminés et des acides organiques (Carvalhais et al., 2011) ce qui stimule par la suite la croissance et la germination des spores des champignons mycorhiziens. D'autre part cette déficience peut également stimuler la production et l'exsudation des molécules signale comme le 5-désoxystrigol (strigolactone), le signal de reconnaissance de l'hôte pour les champignons mycorhiziens (Yoneyama et al., 2007). Par conséquent, l'appauvrissement du sol ou du substrat de culture en N et P pendant le processus de mycorhization est un facteur déterminant de la réussite de la mycorhization.

On a démontré que le taux de plantules mycorhizées dépend fortement de la teneur en N et P dans le sol. Pourtant la corrélation de Pearson montre que le pourcentage de plantules mycorhizées est corrélé positivement, à un taux de signification de P <0,01, avec les éléments texturaux de grand taille (sable-grossier et sable-fin) et négativement avec la fraction fine (limon-grossier et limon-fin-argile, Tableau 25). Ce résultat n'est plus contradictoire mais plutôt complémentaire parce que l'abondance des éléments de grande taille dans le sol augmente le lessivage des éléments nutritifs et provoque une déficience non seulement en N et P mais de tous les autres nutriments. Ces résultats sont en accord avec ceux de Tahir and Marschner (2017) qui ont montré que les sols à texture grossière provoquent une forte lixiviation des nutriments et que l'ajout d'argile réduit considérablement la lixiviation du N et P par rapport aux sols sablonneux ; ce qui n'est pas favorable dans le cas de la mycorhization des plantules forestières surtout pour *Cedrus atlantica*.

Les sols Ait Harouk, Arz Gouraud, Moudemame et Ras El Ma ont un pourcentage élevé en sable-fin et stimulent significativement la longueur de la racine principale (Tableau 23 et Figure 28a) ce qui suggère que le sable-fin est favorable pour la longuement de la racine principale. Ce résultat est confirmé par la corrélation significativement positive entre la longueur de la racine principale et le pourcentage de sable-fin (Tableau 25). Sachant que, le sol de Zerouka présente une valeur élevée en sable-grossier et le sol de Ras El Ma présente une teneur faible et élevée en sable-grossier et en sable-fin, respectivement (Tableau 23), les racines courtes et la densité racinaire sont significativement élevées au niveau du sol de Zerouka et faibles sur Ras El Ma (Figure 28b). Ce résultat suggère la dépendance des racines courtes vis-à-vis les racines latérales et principalement la densité racinaire d'une part et d'autre part l'effet positif du sable-grossier et négatif du sable-fin sur le développement de ces deux paramètres architecturaux essentielle à la mycorhization. Cette constatation est confirmée par la corrélation positive de la densité racinaire, le taux et le nombre de racines courtes avec le sable-grossier et négative avec le sable-fin (Tableau 25). Ces conclusions reflètent les résultats d'El Amrani and Bendriss Amraoui (2018) qui montrent une grande dépendance de l'architecture racinaire des plantules de *Cedrus atlantica* à la nature texturale du sol. Par conséquent, l'utilisation d'un support de mycorhization dont la texture est caractérisée par un pourcentage élevé en sable-grossier et faible en sable-fin est très important pour la réussite de la mycorhization des jeunes plantes du cèdre. Parce que le nombre de pointes mycorhizées est positivement corrélé avec le nombre de racines latérales et le nombre de racines courtes, (Tableau 25) et que le nombre de pointes mycorhizées est généralement conspécifiques au degré du développement des différents paramètres de l'architecture racinaire (Figure 42).

Tableau 25. Coefficients de corrélation de Pearson entre les paramètres de l'architecture racinaire et mycorhiziens, et les constituants texturaux du sol.

	N.Mc	%PMc	R.sand	F.sand	R.loam	F.loamclay
L.PR	0,103	0,533**	-0,265	0,502*	-0,193	-0,255
L.LR	0,282	-0,011	0,069	-0,054	0,064	-0,084
N.LR	0,491*	-0,251	0,381	-0,339	-0,092	0,031
N.SR	0,508*	-0,285	0,474*	-0,394	-0,140	0,013
RD	0,289	-0,523**	0,427*	-0,540**	0,056	0,170
%SR	0,264	-0,407*	0,455*	-0,480*	-0,077	0,141
N.Mc	1	0,179	0,273	-0,057	-0,295	-0,093
%PMc		1	0,644**	0,669**	-0,651**	-0,505*

N.Mc : nombre de pointes mycorhizées, %PMc : taux de plantules mycorhizées, R.sand : sable-grossier, F.sand : sable-fin, R.loam : limon-grossier, F.loamclay : limon-fin-argile, L.PR : longueur de la racine principale, L.LR : longueur cumulative des racines latérales, N.LR : nombre de racines latérales, N.SR : nombre de racines courtes, RD : la densité racinaire, %SR : taux de racines courte et N.Mc : nombre de pointes mycorhizées. La corrélation bilatérale est significative au niveau 0,01 (**) ou 0,05 (*).

L'analyse de correspondance multiple montre que l'espèce du champignon mycorhizien est conspécifique à la teneur en sable-grossier, en limon-fin-argile, en azote, en phosphore et en carbone organique qui dépendent eux-mêmes en partie de la nature de la formation forestière puisqu'elle détermine la nature de la litière et de la matière organique du sol (Figure 42). Ce qui suggère que l'espèce fongique est très sélective puisqu'il dépond de multitude de facteurs rassemblés sous "les conditions texturales et physico-chimiques du sol" qui contrôlent également

l'architecture racinaire (EL Amrani and Bendriss Amraoui, 2018). Ce qui signifie que le choix d'une l'espèce ou toute un genre de champignons pour mycorhizer les plantules doit prendre en considération l'adaptabilité de l'architecture racinaire de la plantule hôte et les conditions texturales et physicochimiques du substrat de mycorhization.

Morphotype 11 est piégé deux fois : au niveau des sols Ras El Ma et Boutifki (Tableau 24) ; ces deux sols se ressemblent dans le pourcentage du sable-grossier, la teneur en azote et en phosphore (Tableau 23) ce qui suggère qu'il s'agit de la teneur préférable par cette espèce mycorhizienne non étudiée, à notre connaissance. Cependant, Malgré le fait que le *Morphotype 11* réduit le nombre de racines latérales et courtes, et le pourcentage de racines courtes sur les deux sols, cette espèce montre une très grande capacité d'infection qui peut atteindre jusqu'à 97,87% de racines courtes (Tableau 22). Ce qui confère à cette espèce une importance cruciale surtout pour les plantules de *Cedrus atlantica*.

Morphotype 1 est piéger deux fois au niveau des sols Ait Harouk et Ras El Ma (Tableau 24) ces deux sols se ressemblent en sable-fin qui constitue la majeure fraction avec 44,883% et 65,579%, respectivement, et en limon-grossier (Tableau 23). Ces deux sols ont également une ressemblance quasi totale au niveau de tous les paramètres de l'architecture racinaire (Figures 28a et b). En outre, *morphotype 1* stimule l'architecture racinaire et par la suite le nombre de pointes mycorhizées sur le sol d'Ait Harouk par contre il les inhibe sur le sol de Ras El Ma. Ce résultat est probablement dû à la faible teneur en matière organique, en azote et en phosphore dans le sol de Ras El Ma par rapport à Ait Harouk (Tableau 23) ce qui suggère que ce champignon préfère un sol forestier avec une teneur importante de la matière organique et riche en azote et en phosphore. Ce morphotype montre une grande ressemblance morpho-anatomique et chimique avec *Pinirhiza discolor* et d'après les travaux de Münzenberger et al. (2004) *Pinirhiza discolor* est une espèce typique des sols riches en nutriments à pH élevé et préfère la couche organique du sol forestier que la couche minérale.

Le *Morphotype 6,* qui présente de grandes ressemblances morpho-anatomique et chimique avec ceux *Wilcoxina mikolae,* montre une stimulation de l'architecture racinaire par rapport aux autres champignons mycorhiziens du sol de Moudemame (Tableau 24). Cependant, malgré cette stimulation il n'arrive pas à former un grand nombre de pointes mycorhizées avec la plantule hôte de sorte qu'elle montre le plus faible nombre de pointes mycorhizées et une faible capacitée d'infection (Tableau 24). Ce qui suggère probablement que les conditions hydriques de ce sol sont défavorables due au fort drainage puisqu'il contient un pourcentage élevé en sable-grossier (Tableau 23), ce qui est défavorable pour ce champignon. d'ailleurs, le fait que le champignon du morphotype 6 se comporte comme *W. mikolae* qui stimule une forte augmentation du volume racinaire chez les plantules de *Populus balsamifera* (Siemens and Zwiazek, 2008) et qui présente un caractère hydrophile (Andrzej Klimek, 2012) à travers la grande abondance sur les plantules qui poussent dans des pépinières à forte humidité du sol (Hilszczanska, 2001), renforcent la possibilité d'être un morphotype formé par les hyphes de *W. mikolae* et les racines du cèdre.

Le *Morphotype* 8 montre une forte réduction de l'architecture racinaire par rapport aux champignons du sol de Moudemame (Tableau 24). Cet effet est typique pour le champignon *Paxillus involutus* qui présente des ressemblances morpho-anatomiques avec le *Morphotype* 8 et qui a été caractérisé comme un champignon qui réduit la biomasse des racines chez les plantules

de *Populus euphratica* (Szuba, 2015). Cependant, malgré cette réduction de l'architecture racinaire, *P. involutus* protège les racines courtes contre la perte de biomasse induite par l'excès des sels dans le sol (Szuba, 2015) et présente un transporteur général d'acides aminés qui est aspécifique et qui peut transporter jusqu'à 20 acides aminés différents même lorsqu'il est associé à la plante-hôte (Plassard et al., 1997).

5. Conclusion

Deux espèces fongiques mycorhiziennes doivent attirer notre attention ; il s'agit respectivement du *Morphotype 11* et du *Morphotype* 15, le premier possède une très grande capacité d'infection, alors que le deuxième stimule fortement l'architecture racinaire. En plus les espèces fongiques identifiées pour la première fois comme mycorhizien des plantules de *Cedrus atlantica* peuvent offrir de nouvelles opportunités devant les travaux visant l'amélioration de l'état sanitaire des plantules du cèdre par l'utilisation d'une nouvelle gamme de champignons mycorhiziens. Vue l'absence quasi totale de données sur les critères morphologiques des ectomycorhizes du cèdre de l'Atlas cette étude peut être également utile comme base de données sur la morphologie et la morpho-anatomie des ectomycorhizes formées par les souches fongiques sur les racines des plantules du cèdre de l'Atlas.

CHAPITRE VIII
DISCUSSION GÉNÉRALE

Ch VIII. Discussion générale

Le cèdre de l'Atlas est une espèce forestière endémique du Maroc et de l'Algérie bien connue aux niveaux national et international pour ses qualités écologiques, économiques et sociales. Cette espèce rencontre une multitude de problèmes notamment dans les stades juvéniles ce qui conduit à l'échec des programmes de reboisement mais le plus critique est celui du très faible taux de régénération naturelle. Les chercheurs sont de plus en plus conscients de ces problèmes et principalement du déclin rapide des surfaces de cédraies dû au manque et à l'insuffisance de renouvellement naturel et artificiel des surfaces perdues. Que ce soit la régénération naturelle ou le reboisement, ils nécessitent tous les deux des conditions favorables au développement durable des plantules ; mais avec les changements climatiques actuels, les périodes de sécheresse successives de plus en plus longues et les pertes continues de sols forestiers le succès de ces deux acteurs essentiels à la conservation des cédraies est empêché. D'où le besoin vital de champignons ectomycorhiziens au stade plantule pour augmenter la surface d'échange du système racinaire avec le sol et faciliter son accès à l'eau et aux nutriments. Cependant, l'ectomycorhization du cèdre de l'Atlas n'est pas une équation facile à résoudre par le fait que le mycélium de toutes les espèces fongiques symbiotiques ne colonise pas les racines des jeunes plantules du cèdre. Cet obstacle, contre la mycorhization des plantules, n'est pas dû seulement aux exigences en champignons spécifiques à ce stade juvénile, mais aussi à la faible ramification du système racinaire à ce stade. Par conséquent, le succès de la régénération et du reboisement pour une meilleur conservation des cédraies naturelles nécessite une stimulation de l'architecture racinaire, de l'abondance des racines courtes réceptives et de la mycorhization du cèdre, d'où la nécessité de comprendre la réponse du système racinaire du cèdre à certains facteurs de l'environnement qui contrôlent la croissance, la morphologie des racines et leur mycorhization.

1. Effets des caractéristiques physicochimiques du sol sur l'architecture racinaire des plantules du cèdre de l'Atlas

L'étude de l'architecture racinaire des plantules de *C. atlantica* M. vis-à-vis des caractéristiques physicochimiques du sol montre que le niveau de fertilité minérale et organique des milieux de culture module le développement de l'architecture du système racinaire des plantules du cèdre de l'Atlas de sorte que les plantules ont tendance à adopter différents types de ramification par la modulation de chaque critère de l'architecture racinaire à part, en réponse à la fluctuation des différentes caractéristiques physicochimiques. Par exemple, les teneurs en azote, en phosphore et en carbone organique du sol contrôlent négativement l'abondance des racines secondaires à différents stades de croissance tandis que la longueur de la racine principale et des racines secondaires dépend uniquement de la teneur en phosphore et en azote du sol. Les plantules de *C. atlantica* présentent différentes stratégies architecturales racinaires en réponse aux caractéristiques physicochimiques du sol. La variabilité des conditions physicochimiques des sols conduit à des plantules du cèdre qui montrent une ressemblance de certains critères de l'architecture racinaire mais aussi des différences dans d'autres. Par exemple la longueur des racines secondaires différencie significativement l'architecture racinaire sur le sol de Tioumlilin de celles de Tazekka et Moudemame mais pas de celles de Zerouka et Saheb, tandis que la densité des racines secondaires et tertiaires discrimine significativement le groupe

de sols Tioumlilin et Saheb de ceux de Zerouka et Moudemame. On peut constater que non seulement l'azote, le phosphore et à moindre degré la matière organique modère le système racine (longueur et densité) du cèdre mais que d'autres facteurs édaphiques agissent aussi sur lui. Ceci suggère d'autres recherches sur les facteurs du sol pouvant influencer le système racinaire réceptif aux champignons mycorhiziens.

2. Variabilité génotypique des plantules du cèdre de l'Atlas en réponse à l'azote

Dans cette thèse on a montré que le nombre de cotylédons est très variable et constitue une base pour la sélection des différents génotypes de *Cedrus atlantica* M.. Du fait que la croissance des plantules, au niveau de tous les organes, dépend fortement du nombre et de la biomasse des cotylédons, ces derniers devront jouer un rôle clé dans la nutrition des plantules. En effet, la réaction des plantules du cèdre, différentes en cotylédons, à un apport azoté montre une préférence intra-spécifique vis-à-vis de la forme ammoniacale ou nitrique. Cette préférence est plus apparente au niveau des racines secondaires qui montrent une grande plasticité offrent aux plantules du cèdre la flexibilité nécessaire pour répondre efficacement aux fluctuations de l'azote et de la matière organique.

Les résultats de ce chapitre montrent que les différences de la croissance des plantules sur une nutrition ammoniacale et nitrique dépendent de la variabilité des cotylédons entre les génotypes. Ils montrent également que la préférence vis-à-vis de la forme azotée peut être liée à la présence des cotylédons ou que ces derniers distinguent seulement les génotypes sans affecter la préférence. Ce qui signifie que la préférence / adaptation à la forme d'azote est liée à l'âge et peut également être déterminée par la présence de cotylédons. À titre d'exemple de ces formes d'adaptation vers l'alimentation en azote ; les plantules du cèdre de la provenance Moudmame montrent une préférence pour la concentration élevée en NH_4^+ mais uniquement au stade précoce quand les cotylédons soutiennent encore la croissance ; ce qui suggère que les cotylédons contribuent beaucoup dans l'efficience d'utilisation ammoniacale au stade précoce dû au besoin élevé en azote assimilé chez ce génotype. Ces résultats montrent que la préférence d'un génotype donné pour une forme d'azote donnée doit être prise en considération lors d'un reboisement dans un écosystème forestier donné du fait de son action sur les racines secondaires des jeunes plantules.

3. Architecture racinaire des plantules du cèdre de l'Atlas en réponse aux caractéristiques texturales du sol

L'étude du comportement du système racinaire vis-à-vis des caractéristiques texturales du sol montre que la texture a un effet important sur la formation et la distribution de l'architecture racinaire des plantules de *C. atlantica* M. ; de sorte que la dominance des particules fines dans une structure de sol augmente l'épaisseur des racines, favorise la ramification du système racinaire et aplatit la racine. Cette réponse est observée sur le sol avec plus de 50 % de particules fines (argile, limon et sable fin) associé à une faible teneur en matière organique stimule le nombre de racines secondaires par rapport au sol qui a une faible proportion en particules fines, et une teneur élevée en matière organique et gravier. Dans ce dernier sol, la matière organique et le gravier offrent un état léger et aéré associé à une faible rétention d'eau ; donc un besoin accru en eau. Cependant, le pourcentage élevé de particules fines provoque un compactage du

sol et augmente la teneur en eau du sol mais déshydrate le système racinaire en même temps ce qui peut avoir une incidence négative sur la croissance des plantules du cèdre.

Ces résultats suggèrent que pour avoir un système racinaire robuste et plus développé latéralement il faut que le sol possède un faible taux d'argile, une proportion en sable et limon voisine de 50 % et une teneur en matière organique et gravier non négligeable avec une pluviométrie modérée. Ils stipulent aussi que les plantules de cèdre sont sensibles aux contraintes mécaniques du sol.

4. Développement de l'architecture racinaire en réponse aux propriétés hydromécaniques du sol

La croissance et la performance des plantules du cèdre dépendent fortement des propriétés hydromécaniques du milieu, de sorte que le milieu caractérisé par une grande disponibilité hydraulique et un faible stress mécanique stimule considérablement la croissance de la partie aérienne et l'allongement de la racine principale des plantules. Cependant, la barrière mécanique, continue ou partielle, inhibe la croissance de la partie aérienne puisque les aiguilles et la tige du jeune cèdre montrent une corrélation significativement négative avec la densité apparente et la densité à saturation du milieu. D'un autre côté, la croissance du système racinaire est cruciale pour la survie des plantules et la régénération des forêts car la partie aérienne et la croissance totale de la plantule dépendent du taux d'adaptabilité du système racinaire qui est en contact direct avec la variation des propriétés hydromécaniques du sol.

La pression provenant principalement de l'extension des cellules situées dans la zone d'élongation de la pointe de la racine principale détermine le taux de pénétration et la capacité du système racinaire à traverser les couches dures du sol. Ce processus est très important pour les plantules car il assure l'acquisition de l'eau et des nutriments pour la plante alors qu'un système racinaire étroit et peu profond diminue le taux d'exploration du sol. Cependant, la pénétration des racines du cèdre dépend en grande partie de la contrainte mécanique du milieu et des propriétés hydrauliques comme démontré dans le chapitre V. Donc malgré que le milieu à contrainte mécanique nulle stimule la longueur de la racine principale, il inhibe le gain en biomasse de cette racine par rapport à celle du milieu de culture à forte contrainte ; car la réduction de l'allongement de la racine primaire sur ce dernier milieu est associée à une expansion radiale importante ce qui signifie que la longueur et le diamètre de la racine principale diminue et augmente, respectivement, en réponse à la densité et au compactage élevé du sol. De plus, ces deux paramètres de croissance ne dépendent pas des mêmes facteurs hydromécaniques, de sorte que le diamètre de cette racine à la différence de sa longueur n'est pas corrélé à la perméabilité moyenne (K).

Pour pénétrer un sol solide, les plantules du cèdre ont besoin de racines à haute résistance. Cette rigidité s'acquière par la formation de racines épaisses grâce à la stimulation de la densité de tous les tissus racinaires. L'augmentation de la densité apparente du milieu provoque une augmentation de la densité tissulaire de l'épiderme, du cylindre central et du cortex au niveau de la racine principale. Ces réponses adaptatives fournissent une rigidité et une force pour augmenter la capacité de pénétration des racines. Plus précisément, c'est le cortex, à la fois au niveau du diamètre et du nombre de cellules, qui est responsable le plus dans la pénétration des

sols avec une haute impédance. Ce qui signifie que l'amélioration du diamètre de ce tissu permet aux plantules de s'adapter à la contrainte mécanique du sol en stabilisant la racine et favorisant sa capacité de pénétration des couches compactées du sol. D'un autre côté, lorsque le substrat de culture est plus aéré, il inhibe la croissance en épaisseur de la racine principale du cèdre au niveau de l'épiderme et des tissus du cylindre centrale ; ce qui signifie que les caractéristiques anatomiques de la racine principale jouent un rôle primordial pour déterminer les stratégies de croissance des plantules du cèdre en réponse aux conditions hydromécaniques du sol. Par exemple, lorsque le sol est gorgé d'eau, sachant que les plantules du cèdre ne peuvent pas former d'aérenchymes en réponse à un excès d'eau, les racines montrent de gros vaisseaux conducteurs pour transporter et se débarrasser de l'excès d'eau au niveau des racines par la transpiration. De plus, lorsque les plantules ne peuvent pas former une architecture racinaire développée, en raison d'un obstacle mécanique, la plantule tend à augmenter la surface des vaisseaux conducteurs dans le but d'augmenter la montée de l'eau et des sels minéraux jusqu'à la partie aérienne et compenser le manque dû à la faible ramification racinaire. En revanche, le rapport entre la surface du Phloème et celle du xylème donne une information sur les stratégies de croissance des plantules soit pour favoriser la croissance du système racinaire ou de la partie aérienne ; de sorte que c'est la montée de la sève brute au détriment de la sève élaborée qui est favorisée ou c'est l'inverse qui se produit.

Dans l'ensemble, l'absence de la contrainte mécanique et la grande disponibilité en eau donnent naissance à une racine principale très longue avec peu de racines latérales et une ramification racinaire nulle et par conséquence l'absence totale de racines courtes. À l'inverse, lorsque le milieu est mécaniquement contraignant avec une faible capacité de rétention d'eau, il stimule la formation des racines secondaires qui s'arrêtent au stade émergence sans évoluer pour permettre une architecture racinaire normale. Ces deux types d'architecture racinaire produite dans des conditions particulières sont défavorables à la mycorhization des plantules de cèdre. D'un autre côté, on a trouvé dans ce chapitre qu'une forte disponibilité de la matière organique stimule le nombre de racines latérales et courtes ; ce qui suggère que les propriétés hydromécaniques optimales et l'abondance de la matière organique sont deux éléments nécessaires à la formation des racines latérales et courtes. Ces observations sont en accord avec les résultats trouvés dans les chapitres III et IV et montrent que l'azote, le phosphore, la matière organique et les propriétés texturales et hydromécaniques sont les facteurs à maîtriser pour un meilleur développement des racines latérales et courtes qui sont le siège de la mycorhization. La réussite de cette symbiose améliorera la survie des plantules et permettra certainement une meilleure lutte contre les difficultés de régénération et de reboisement du cèdre.

5. L'architecture racinaire en réponse à l'activité microbienne du sol

L'effet résultant de l'interaction entre tous les constituants du sol (biotiques et abiotiques) d'un biotope rhizosphérique de la cédraie naturelle sur la croissance des plantules de *C. atlantica* M., montre que la rhizosphère avec une communauté microbienne riche et / ou plus diversifiée diminue la densité racinaire et stimule la masse de matière sèche de tous les organes du cèdre. Ce type de sol peut également stimuler la longueur totale des racines. Cependant, l'enrichissement du sol par un milieu MMN riche en maltose a un effet positif sur le sol pauvre en communautés microbiennes et un effet négatif sur un sol riche en champignons. Ce qui

signifie que l'enrichissement peut stimuler les communautés microbiennes favorables du sol comme il peut induire un déséquilibre du statut microbien en stimulant l'abondance des champignons. D'un autre côté, l'abondance de levures et des actinomycètes montre un effet négatif sur la longueur de la racine primaire et l'abondance des racines secondaires par la forte activité enzymatique et catalase de ces groupes de micro-organismes qui peuvent indirectement stimuler les communautés microbiennes pathogènes du sol par l'augmentation de la fertilité du sol et la stimulation du cycle des nutriments.

6. La mycorhization des plantules du cèdre

Malgré le fait que la carence en N ou en P est favorable pour le développement de la densité racinaire, un déficit double en ces deux éléments vitaux est défavorable pour les racinaires mais il est favorable pour le développement de la mycorhize. Cette réponse est due au fait que les jeunes plantules n'ont pas suffisamment d'énergie pour faire face à une double carence des principaux éléments nutritifs ce qui les pousse au choix de la mycorhization. D'autre part, le pourcentage de plantules mycorhizées est corrélé positivement, avec les éléments texturaux de grande taille et négativement avec la fraction fine. Cette réponse est due principalement à la dépendance des racines courtes vis-à-vis des racines latérales qui sont liées positivement à la teneur du sable-grossier et négativement au sable-fin d'où la nécessité d'un support de mycorhization avec un pourcentage élevé en sable-grossier et faible en sable-fin pour les jeunes plantes du cèdre. Ces résultats du chapitre VII révèle également l'importance de l'adaptabilité de l'architecture racinaire des plantules et des conditions texturales et physicochimiques du substrat pour le choix d'une espèce fongique candidate pour la mycorhization des plantules du cèdre de l'Atlas.

Les plantes matures de *Cedrus atlantica* montrent une très grande diversité et abondance au niveau des associations ectomycorhiziennes, par contre les plantules, aux stades précoces, sont difficilement mycorhizables et même lorsqu'elles sont mycorhizées l'ordre de la ramification de la mycorhize ne dépasse pas 0-1 ce qui remet en question l'importance de l'architecture racinaire des plantules au jeune âge. Dans la présente étude les racines des jeunes plantules de *C. atlantica* M. âgées de 15 mois ont permis le piégeage de 15 Morphotypes de champignons ectomycorhiziens dont un est ectendomycorhizien au niveau de 6 différentes provenances de sols de cédraies du Moyen Atlas Marocain. Parmi les espèces piégées on trouve certaines espèces avec des effets marquants sur la croissance et le développement de l'architecture racinaire des jeunes plantules du cèdre de l'Atlas ; à titre d'exemple on trouve le *Morphotype 11* qui réduit le nombre de racines latérales et courtes mais malgré ceci l'espèce fongique montre une très grande capacité d'infection à l'inverse du *Morphotype* 15 qui a montré une stimulation extrêmement importante de l'architecture racinaire. En plus du morphotype ectendomycorhizien révélé pour la première fois chez l'espèce *Cedrus atlantica* M., la totalité de ces champignons ont été caractérisés et en partie identifiés chez les plantules de *Cedrus atlantica* M. au Maroc. Ces résultats montrent que les six provenances de sols possèdent un potentiel mycorhizien infectieux élevé traduisant une grande diversité fongiques adaptée au stade juvénile précoce de *C. atlantica* M.. Toutefois, la comparaison des morphotypes obtenus ici sur des plantules avec des morphotypes relevés sur des cèdres adultes du même sol permettra certainement de vérifier si les espèces qui ont mycorhizés nos plantules sont spécifiques ou non

au stade juvénile du cèdre. Dans tous les cas, ces résultats montrent aussi que tous ces sols testés dans ces études sont de bons candidats pour la production de plants mycorhizés pour lancer avec succès des programmes de reboisement de *C. atlantica* M..

7. Conclusion et perspectives

Notre travail de thèse s'est attaché à mieux cerner les différents facteurs qui contrôlent la croissance et développement de l'architecture racinaire des plantules du *cedrus atlantica* M. afin de maîtriser la production de plants mycorhizés. Dans cette étude, nous avons tout d'abord mis en place des expériences sur la réaction des plantules du cèdre aux différents paramètres édaphiques et microbiologiques du sol afin de démêler les effets de la physicochimie et de la texture du sol sur le développement du cèdre ; les effets de la nutrition azotée et la provenance sur l'architecture racinaire ; les effets des contraintes hydromécaniques sur la biomécanique des racines du cèdre ; les effets des communautés microbiennes du sol sur la formation du système racinaire ; ainsi que les effets de la provenance du sol sur la mycorhization des plantules du cèdre. Au vu des résultats obtenus dans cette thèse, on peut conclure que l'azote, le phosphore, la matière organique, le diamètre des particules, les propriétés hydromécaniques, les communautés microbiennes et mycorhiziennes du sol et le génotype du cèdre (cotylédons et forme d'azote) modèrent l'architecture du système racine et la diversité mycorhizienne du jeune cèdre. Dans l'avenir, ces données nous aideront beaucoup à augmenter la production de plantules de cèdre mycorhizées et résistantes aux contraintes environnementales. Par conséquent, ils permettront aussi d'aider dans les programmes de reboisement et régénération durable de l'espèce pour une meilleure conservation et lutte contre les réductions des surfaces forestières des cédraies Marocaines.

Bien que les diagnostiques des effets des propriétés biotiques et abiotiques sur la croissance des racines du jeune cèdre réalisés dans ces études peuvent être exploité dans le choix des sites favorables pour la reforestation ; les travaux présentés dans cette thèse ne traitent que partiellement le problème de la mycorhization du cèdre du côté de l'effet des conditions biotiques et abiotiques du sol sur le succès de cette association ; ce qui souligne l'importance d'approfondir ces études en clarifiant les points suivants :

Réaliser la phase d'acclimatation des jeunes plantules mycorhizées de la chambre de culture à la serre et puis la pépinière jusqu'aux stades avancés d'acquisition de la capacité de résister aux différentes contraintes environnementales avec un taux de mycorhization et de survie des plants élevés.

Tester la capacité des plants mycorhizés acclimatées à la transplantation et la restauration d'un écosystème dégradé sur des sols naturels de caractéristiques différentes pour cerner plus les difficultés de la régénération du cèdre de l'Atlas dans les biotopes naturels.

Étudier les mécanismes mis en place par les plantules du cèdre sous des conditions de sol contraignant pour élucider comment la texture, l'azote, le phosphore et le carbone organique du sol exercent un contrôle sur le développement du système racinaire des plantules du cèdre, ce

qui permettra une meilleure compréhension du développement de l'architecture racinaire du cèdre.

Étudier la signalisation entre les racines du cèdre et les champignons mycorhiziens ainsi que l'effet des conditions physicochimiques du sol sur la quantité et la qualité des molécules-signaux utilisées pour l'établissement de la mycorhize du cèdre.

Étudier la flexibilité des plantules du cèdre à l'échelle moléculaire en réponse aux contraintes environnementales, car ces informations peuvent aider à sélectionner des conditions rhizosphériques efficaces qui peuvent contribuer à l'obtention de plantules du cèdre colonisées par des ectomycorhizes pour les projets de reboisement.

Créer une base de données des champignons mycorhiziens de tous les cédraies avec leurs identités morphologique, morpho-anatomique, chimique et moléculaire ainsi que leur effet sur la croissance et l'architecture des plantules pour avoir plus de flexibilité au niveau de la mycorhization des jeunes plantules d'une part et d'autre part avoir une large gamme de champignons utilisable en fonction des besoins de chaque type de sol et de chaque situation environnementale dédiée pour le re / boisement du *Cedrus atlantica* M..

Bibliographies

Abourouh, M., 2000. Mycorhizes et mycorhization des principales essences forestières du Maroc. Université Mohamed V faculté des sciences, Rabat.

Abourouh, M., 1996. Les évaluations quantitatives des mycorhizes en pépinière et sur le terrain. Cah. Options méditerr 20, 51–61.

Abourouh, M., 1993. Essai de mycorhization en pépinière par les spores de Pisolithus tinctorius. Ann. Rech. For. Maroc 26, 126–137.

Addar, A., Khedache, Z., Righi, H., Dahmani-Megrerouche, M., 2016. Suivi de la régénération naturelle du cèdre de l'atlas dans les premiers stades de développement dans quelques stations du massif forestier de Chréa (Atlas Blidéen, Algérie). Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 71, 367–384.

Aderoju, D.O., Festus, A.G., 2013. Influence of salinity on soil chemical properties and surrounding vegetation of Awe salt mining site, Nasarawa State, Nigeria. Afr. J. Environ. Sci. Technol. 7 (12), 1070–1075. https://doi.org/10.5897/AJEST2013.1600

Administration des Eaux et Forêts et de la Conservation des Sols (AEFCS), 2006. Inventaire de la biodiversité (Rapport de synthèse). Projet d'aménagement et de protection des massifs forestiers de la province d'Ifrane.

Agerer, R., 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. Mycol Progress 5, 67–107. https://doi.org/10.1007/s11557-006-0505-x

Agerer, R., 2001. Exploration types of ectomycorrhizae. A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. Mycorrhiza 11, 107–114. https://doi.org/10.1007/s005720100108

Agerer, R., 1995. Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: an attempt towards a natural classification, in: Mycorrhiza. Springer, pp. 685–734.

Agerer, R., 1991. Characterization of Ectomycorrhiza, in: Methods in Microbiology. Elsevier, pp. 25–73. https://doi.org/10.1016/S0580-9517(08)70172-7

Ali, M.A., Naveed, M., Mustafa, A., Abbas, A., 2017. The Good, the Bad, and the Ugly of Rhizosphere Microbiome, in: Kumar, V., Kumar, M., Sharma, S., Prasad, R. (Eds.), Probiotics and Plant Health. Springer Singapore, Singapore, pp. 253–290. https://doi.org/10.1007/978-981-10-3473-2_11

Almario, J., Jeena, G., Wunder, J., Langen, G., Zuccaro, A., Coupland, G., Bucher, M., 2017. Root-associated fungal microbiota of nonmycorrhizal Arabis alpina and its contribution to plant phosphorus nutrition. Proceedings of the National Academy of Sciences 114, E9403–E9412. https://doi.org/10.1073/pnas.1710455114

Amaral, J.A., Knowles, R., 1998. Inhibition of Methane Consumption in Forest Soils by Monoterpenes. Journal of Chemical Ecology 24, 723–734.

Anderson, I.C., Cairney, J.W.G., 2004. Diversity and ecology of soil fungal communities: increased understanding through the application of molecular techniques. Environ Microbiol 6, 769–779. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2004.00675.x

Andrzej Klimek, 2012. The effect of nursery measures on mycorrhizal colonisation of Scots pine and occurrence of soil mites. Scientific Research and Essays 7. https://doi.org/10.5897/SRE12.152

Aoujdad, J., Abbas, Y., Hanane, S., Ouajdi, M., Bouther, B., Mounir, F., Abidine, A.Z.E., Fadli, M., 2015. Substrate effect on the growth of seedlings of four provenances of Atlas cedar (Cedrus atlantica M.) in plant nursery. Journal of Material and Environmental Science 6, 2817–2824.

Aussenac, G., Finkelstein, D., 1983. Influence de la sécheresse sur la croissance et la photosynthèse du cèdre. Annales des Sciences Forestières 40, 67–77. https://doi.org/10.1051/forest:19830103

Baldock, J.A., Nelson, P.N., 2000. Soil organic matter, in: Handbook of Soil Science. CRC press, pp. 25–84.

Balzergue, C., Dartevelle, T., Godon, C., Laugier, E., Meisrimler, C., Teulon, J.-M., Creff, A., Bissler, M., Brouchoud, C., Hagège, A., Müller, J., Chiarenza, S., Javot, H., Becuwe-Linka, N., David, P., Péret, B., Delannoy, E., Thibaud, M.-C., Armengaud, J., Abel, S., Pellequer, J.-L., Nussaume, L., Desnos, T., 2017. Low phosphate activates STOP1-ALMT1 to rapidly inhibit root cell elongation. Nat Commun 8, 15300. https://doi.org/10.1038/ncomms15300

Bao, F., Shen, J., Brady, S.R., Muday, G.K., Asami, T., Yang, Z., 2004. Brassinosteroids Interact with Auxin to Promote Lateral Root Development in Arabidopsis. Plant Physiol. 134, 1624–1631. https://doi.org/10.1104/pp.103.036897

Bardgett, R.D., Mommer, L., De Vries, F.T., 2014. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution 29, 692–699. https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006

Beemster, G.T.S., Baskin, T.I., 1998. Analysis of Cell Division and Elongation Underlying the Developmental Acceleration of Root Growth in Arabidopsis thaliana. Plant Physiol. 116, 1515–1526. https://doi.org/10.1104/pp.116.4.1515

Bejarano, M.D., Villar, R., Murillo, A.M., Quero, J.L., 2010. Effects of soil compaction and light on growth of Quercus pyrenaica Willd. (Fagaceae) seedlings. Soil and Tillage Research 110, 108–114. https://doi.org/10.1016/j.still.2010.07.008

Benabid, A., 2000. Flore et écosystèmes du Maroc: Evaluation et préservation de la biodiversité.

Benabid, A., 1994. Biogéographie phytosociologie et phytodynamique des cédraies de l'Atlas Cedrus atlantica (Manetti). Ann Rech For Au Maroc 27, 62–76.

Benavente, D., Valdés-Abellán, J., Pla, C., Sanz-Rubio, E., 2019. Estimation of soil gas permeability for assessing radon risk using Rosetta pedotransfer function based on soil texture and water content. Journal of Environmental Radioactivity 208–209, 105992. https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2019.105992

Bengough, A.G., 2012. Root elongation is restricted by axial but not by radial pressures: so what happens in field soil? Plant Soil 360, 15–18. https://doi.org/10.1007/s11104-012-1428-8

Bengough, A.G., McKenzie, B.M., Hallett, P.D., Valentine, T.A., 2011. Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. Journal of Experimental Botany 62, 59–68.

Benkova, E., Michniewicz, M., Sauer, M., Teichmann, T., Seifertová, D., Jürgens, G., Friml, J., 2003. Local, Efflux-Dependent Auxin Gradients as a Common Module for Plant Organ Formation. Cell 115, 591–602. https://doi.org/10.1016/S0092-8674(03)00924-3

Bentouati, A., 2008. La situation du cèdre de l'Atlas en Algérie. Forêt méditerranéenne t. XXIX, 203–208.

Bentouati, A., Bariteau, M., 2006. Réflexions sur le déperissement du Cèdre de l'Atlas des Aurès (Algérie). forêt méditerranéenne XXVII, 317–322.

Berger, S., Sinha, A.K., Roitsch, T., 2007. Plant physiology meets phytopathology: plant primary metabolism and plant pathogen interactions. Journal of Experimental Botany 58, 4019–4026. https://doi.org/10.1093/jxb/erm298

Berova, M., Zlatev, Z., 2000. Physiological response and yield of paclobutrazol treated tomato plants (Lycopersicon esculentum Mill.). Plant Growth Regulation 30, 117–123.

Berthelot, M., 1859. Violet d'aniline. Rep Chim App 1, 284.

Bielach, A., Duclercq, J., Marhavý, P., Benková, E., 2012. Genetic approach towards the identification of auxin–cytokinin crosstalk components involved in root development. Phil. Trans. R. Soc. B 367, 1469–1478. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0233

Bishopp, A., Benková, E., Helariutta, Y., 2011. Sending mixed messages: auxin-cytokinin crosstalk in roots. Current Opinion in Plant Biology 14, 10–16. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.08.014

Blouin, V.M., Schmidt, M.G., Bulmer, C.E., Krzic, M., 2008. Effects of compaction and water content on lodgepole pine seedling growth. Forest Ecology and Management 255, 2444–2452. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.01.008

Bou Dagher-Kharrat, M., Grenier, G., Bariteau, M., Brown, S., Siljak-Yakovlev, S., Savouré, A., 2001. Karyotype analysis reveals interspecific differentiation in the genus Cedrus despite genome size and base composition constancy. TAG Theoretical and Applied Genetics 103, 846–854. https://doi.org/10.1007/s001220100640

Boukcim, H., 1999. Essai d'optimisation de la mycorhization contrôlée du cèdre de l'Atlas (Cedrus atlantica Manetti) (Thèse). L'école nationale du génie rural des eaux et des forêts, Montpellier, france.

Boukcim, H., Conventi, S., Mousain, D., 2002. Ectomycorhization de Cedrus atlantica en conditions contrôlées : efficacité de deux formes d'inoculum mycélien. Ann. For. Sci. 59, 839–846.

Boukcim, H., Mousain, D., 2001. Effets de la fertilisation phosphatée sur la mycorhization, la croissance et la nutrition en phosphore et en azote de semis de Cèdre (Cedrus atlantica Manetti) inoculés en pépinière par Tricholoma tridentinum Sing. var. cedretorum Bon. Ann. For. Sci. 58, 289–300.

Boukcim, H., Pagès, L., Mousain, D., 2006. Local NO3− or NH4+ supply modifies the root system architecture of Cedrus atlantica seedlings grown in a split-root device. Journal of Plant Physiology 163, 1293–1304. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.08.011

Boukcim, H., Pages, L., Plassard, C., Mousain, D., 2001. Root system architecture and receptivity to mycorrhizal infection in seedlings of Cedrus atlantica as affected by nitrogen source and concentration. Tree Physiology 21, 109–115. https://doi.org/10.1093/treephys/21.2-3.109

Boukcim, H., Plassard, C., 2003. Juvenile nitrogen uptake capacities and root architecture of two open-pollinated families of Picea abies. Effects of nitrogen source and ectomycorrhizal symbiosis. Journal of Plant Physiology 160, 1211–1218. https://doi.org/10.1078/0176-1617-00973

Bouyoucos, G.J., 1935. The hydrometer as a new method for the mechanical analysis of soils. Soil Science 23, 343–353.

Boydak, M., 2003. Regeneration of Lebanon cedar (Cedrus libani A. Rich.) on karstic lands in Turkey. Forest Ecology and Management 178, 231–243. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00539-X

Brunetti, M., De Capua, E.L., Macchioni, N., Monachello, S., 2001. Natural durability, physical and mechanical properties of Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti) wood from Southern Italy. Annals of Forest Science 58, 607–613. https://doi.org/10.1051/forest:2001148

Brussaard, L., de Ruiter, P.C., Brown, G.G., 2007. Soil biodiversity for agricultural sustainability. Agriculture, Ecosystems & Environment 121, 233–244. https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.013

Bulmer, C., Venner, K., Prescott, C., 2007. Forest soil rehabilitation with tillage and wood waste enhances seedling establishment but not height after 8 years. Can. J. For. Res. 37, 1894–1906. https://doi.org/10.1139/X07-063

Buscardo, E., Freitas, H., Pereira, J.S., De Angelis, P., 2011. Common environmental factors explain both ectomycorrhizal species diversity and pine regeneration variability in a post-fire Mediterranean forest. Mycorrhiza 21, 549–558. https://doi.org/10.1007/s00572-011-0363-5

Buscot, F., Herrmann, S., 2004. At the frontier between basidiomycotes and plants: reciprocal interactions between mycorrhiza formation and root development in an in vitro system with oaks and hymenomycetes, in: Frontiers in Basidiomycote Mycology. AgererR, Piepenbring M, Blanz P. Eching, Germany: IHW-Verlag & Verlagsbuchhandlung, pp. 361–376.

Busov, V., Meilan, R., Pearce, D.W., Rood, S.B., Ma, C., Tschaplinski, T.J., Strauss, S.H., 2006. Transgenic modification of gai or rgl1 causes dwarfing and alters gibberellins, root growth, and metabolite profiles in Populus. Planta 224, 288–299. https://doi.org/10.1007/s00425-005-0213-9

Busse, M.D., Fiddler, G.O., Shestak, C.J., 2017. Conifer Root Proliferation after 20 Years of Soil Compaction. Forest Science 63, 147–150. https://doi.org/10.5849/FS-2016-053

Cambi, M., Hoshika, Y., Mariotti, B., Paoletti, E., Picchio, R., Venanzi, R., Marchi, E., 2017. Compaction by a forest machine affects soil quality and Quercus robur L. seedling performance in an experimental field. Forest Ecology and Management 384, 406–414. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.045

Cao, H., Chen, R., Wang, L., Jiang, L., Yang, F., Zheng, S., Wang, G., Lin, X., 2016. Soil pH, total phosphorus, climate and distance are the major factors influencing microbial activity at a regional spatial scale. Sci Rep 6, 25815. https://doi.org/10.1038/srep25815

Carnovale, D., Bissett, A., Thrall, P.H., Baker, G., 2019. Plant genus (Acacia and Eucalyptus) alters soil microbial community structure and relative abundance within revegetated shelterbelts. Applied Soil Ecology 133, 1–11. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.09.001

Cartwright, J., Dzantor, E.K., Momen, B., 2016. Soil microbial community profiles and functional diversity in limestone cedar glades. Catena 147, 216–224. https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.07.010

Carvalhais, L.C., Dennis, P.G., Fedoseyenko, D., Hajirezaei, M.-R., Borriss, R., von Wirén, N., 2011. Root exudation of sugars, amino acids, and organic acids by maize as affected by nitrogen, phosphorus, potassium, and iron deficiency. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 174, 3–11. https://doi.org/10.1002/jpln.201000085

Chai, D.-D., Guo, S.-J., Sun, X.-B., Qin, T.-T., 2013. The Major Factors Affecting Ectomycorrhizal Fungi Diversity in the Forest Ecosystem. Advance Journal of Food Science and Technology 5, 879–890. https://doi.org/10.19026/ajfst.5.3177

Chandler, J.W., Werr, W., 2015. Cytokinin–auxin crosstalk in cell type specification. Trends in Plant Science 20, 291–300. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.02.003

Chaney, W.R., Basbous, M., 1978. The cedars of lebanon witnesses of history. Econ Bot 32, 118–123. https://doi.org/10.1007/BF02866865

Chang, E.-H., Chiu, C.-Y., 2015. Changes in soil microbial community structure and activity in a cedar plantation invaded by moso bamboo. Applied Soil Ecology 91, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.02.001

Chang, E.-H., Tian, G., Chiu, C.-Y., 2017. Soil Microbial Communities in Natural and Managed Cloud Montane Forests. Forests 8, 33. https://doi.org/10.3390/f8010033

Chaparro, J.M., Badri, D.V., Vivanco, J.M., 2014. Rhizosphere microbiome assemblage is affected by plant development. ISME J 8, 790–803. https://doi.org/10.1038/ismej.2013.196

Chaudhary, D.R., Gautam, R.K., Yousuf, B., Mishra, A., Jha, B., 2015. Nutrients, microbial community structure and functional gene abundance of rhizosphere and bulk soils of halophytes. Applied Soil Ecology 91, 16–26. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.02.003

Cheddadi, R., Henrot, A.-J., François, L., Boyer, F., Bush, M., Carré, M., Coissac, E., De Oliveira, P.E., Ficetola, F., Hambuckers, A., Huang, K., Lézine, A.-M., Nourelbait, M.,

Rhoujjati, A., Taberlet, P., Sarmiento, F., Abel-Schaad, D., Alba-Sánchez, F., Zheng, Z., 2017. Microrefugia, Climate Change, and Conservation of Cedrus atlantica in the Rif Mountains, Morocco. Front. Ecol. Evol. 5, 114. https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00114

Chen, D., Mi, J., Chu, P., Cheng, J., Zhang, L., Pan, Q., Xie, Y., Bai, Y., 2015a. Patterns and drivers of soil microbial communities along a precipitation gradient on the Mongolian Plateau. Landscape Ecol 30, 1669–1682. https://doi.org/10.1007/s10980-014-9996-z

Chen, D., Wang, Y., Lan, Z., Li, J., Xing, W., Hu, S., Bai, Y., 2015b. Biotic community shifts explain the contrasting responses of microbial and root respiration to experimental soil acidification. Soil Biology and Biochemistry 90, 139–147. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.009

Chen, Y.L., Palta, J., Clements, J., Buirchell, B., Siddique, K.H.M., Rengel, Z., 2014. Root architecture alteration of narrow-leafed lupin and wheat in response to soil compaction. Field Crops Research 165, 61–70. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.04.007

Chen, Z.C., Liao, H., 2016. Organic acid anions: An effective defensive weapon for plants against aluminum toxicity and phosphorus deficiency in acidic soils. Journal of Genetics and Genomics 43, 631–638. https://doi.org/10.1016/j.jgg.2016.11.003

Chimungu, J.G., Loades, K.W., Lynch, J.P., 2015. Root anatomical phenes predict root penetration ability and biomechanical properties in maize (Zea Mays). Journal of Experimental Botany 66, 3151–3162. https://doi.org/10.1093/jxb/erv121

Chomel, M., Fernandez, C., Bousquet-Mélou, A., Gers, C., Monnier, Y., Santonja, M., Gauquelin, T., Gros, R., Lecareux, C., Baldy, V., 2014. Secondary metabolites of Pinus halepensis alter decomposer organisms and litter decomposition during afforestation of abandoned agricultural zones. J Ecol 102, 411–424. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12205

Chomel, M., Guittonny-Larchevêque, M., Fernandez, C., Gallet, C., DesRochers, A., Paré, D., Jackson, B.G., Baldy, V., 2016. Plant secondary metabolites: a key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. J Ecol 104, 1527–1541. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12644

Cicek, E., Yilmaz, F., Yilmaz, M., 2010. Effect of N and NPK fertilizers on early field performance of narrow-leaved ash, Fraxinus angustifolia. Journal of Environmental Biology 31, 109–114.

Clark, L.J., Whalley, W.R., Barraclough, P.B., 2003. How do roots penetrate strong soil? Plant and Soil 255, 93–104. https://doi.org/10.1023/A:1026140122848

Colombi, T., Kirchgessner, N., Walter, A., Keller, T., 2017. Root Tip Shape Governs Root Elongation Rate under Increased Soil Strength. Plant Physiology 174, 2289–2301. https://doi.org/10.1104/pp.17.00357

Cordell, D., Drangert, J.-O., White, S., 2009. The story of phosphorus: Global food security and food for thought. Global Environmental Change 19, 292–305. https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2008.10.009

Correa, J., Postma, J.A., Watt, M., Wojciechowski, T., 2019. Soil compaction and the architectural plasticity of root systems. Journal of Experimental Botany 70, 6019–6034. https://doi.org/10.1093/jxb/erz383

Courbet, F., Lagacherie, M., Marty, P., Ladier, J., Ripert, C., Riou-Nivert, P., Huard, F., Amandier, L., Paillassa, E., 2012. Le cèdre en France face au changement climatique : bilan et recommandations. Forêt Entreprise 204, 41–45.

Court-Picon, M., Gadbin-Henry, C., Guibal, F., Roux, M., 2004. Dendrometry and morphometry of Pinus pinea L. in Lower Provence (France): adaptability and variability of provenances. Forest Ecology and Management 194, 319–333. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.024

Courty, P.E., Labbe, J., Kohler, A., Marc, B., 2011. Effect of poplar genotypes on mycorrhizal infection and secreted enzyme activities in mycorrhizal and non-mycorrhizal roots 12.

Czyż, E.A., 2004. Effects of traffic on soil aeration, bulk density and growth of spring barley. Soil and Tillage Research 79, 153–166. https://doi.org/10.1016/j.still.2004.07.004

Dagher-Kharrat, M.B., Mariette, S., Lefèvre, F., Fady, B., Grenier-de March, G., Plomion, C., Savouré, A., 2007. Geographical diversity and genetic relationships among Cedrus species estimated by AFLP. Tree Genetics & Genomes 3, 275–285. https://doi.org/10.1007/s11295-006-0065-x

David, O.A., Osonubi, O., Olaiya, C.O., Agbolade, J.O., Ajiboye, A.A., Komolafe, R.J., Chukwuma, D.M., Akomolafe, G.F., 2017. Anatomical response of wheat cultivars to drought stress. Ife Journal of Science 19, 323. https://doi.org/10.4314/ijs.v19i2.12

De Smet, I., Zhang, H., Inze, D., Beeckman, T., 2006. A novel role for abscisic acid emerges from underground. Trends Plant Sci 11, 434–439.

DeForest, J.L., Smemo, K.A., Burke, D.J., Elliott, H.L., Becker, J.C., 2012. Soil microbial responses to elevated phosphorus and pH in acidic temperate deciduous forests. Biogeochemistry 109, 189–202. https://doi.org/10.1007/s10533-011-9619-6

Del Bianco, M., Giustini, L., Sabatini, S., 2013. Spatiotemporal changes in the role of cytokinin during root development. New Phytol 199, 324–338. https://doi.org/10.1111/nph.12338

Del Bianco, M., Kepinski, S., 2011. Context, Specificity, and Self-Organization in Auxin Response. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology 3, a001578–a001578. https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001578

Demarteau, M., Francois, L., Cheddadi, R., Roche, E., 2007. Réponses de Cedrus atlantica aux changements climatiques passés et futurs. International journal of tropical geology, geography and ecology 31, 105–146.

Derak, M., M'hirit, O., Mouflih, B., Et-tobi, M., 2008. Influence de la densité et du type de peuplement sur le dépérissement du cèdre à Sidi M'Guild. forêt méditerranéenne t. XXIX, 23–32.

Dexter, A.R., 2004. Soil physical quality Part I. Theory, effects of soil texture, density, and organic matter, and effects on root growth. Geoderma 120, 201–2014.

Dexter, A.R., Czyż, E.A., Richard, G., Reszkowska, A., 2008. A user-friendly water retention function that takes account of the textural and structural pore spaces in soil. Geoderma 143, 243–253. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.11.010

di Matteo, G., Riccardi, M., Righi, F., Fusaro, E., 2012. Inter- and intraspecific variations in bud phenology, foliar morphology, seasonal stomatal conductance and carbon isotopic composition in Cedrus libani and C. atlantica. Trees 26, 1161–1167. https://doi.org/10.1007/s00468-012-0692-9

Ding, Q., Liang, Y., Legendre, P., He, X., Pei, K., Du, X., Ma, K., 2011. Diversity and composition of ectomycorrhizal community on seedling roots: the role of host preference and soil origin. Mycorrhiza 21, 669–680. https://doi.org/10.1007/s00572-011-0374-2

Ding, X., Qiao, Y., Filley, T., Wang, H., Lü, X., Zhang, B., Wang, J., 2017. Long-term changes in land use impact the accumulation of microbial residues in the particle-size fractions of a Mollisol. Biol Fertil Soils 53, 281–286. https://doi.org/10.1007/s00374-017-1179-z

Ding, Z., De Smet, I., 2013. Localised ABA signalling mediates root growth plasticity. Trends in Plant Science 18, 533–535. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.08.009

Ducrey, M., Huc, R., Ladjal, M., Guehl, J.-M., 2008. Variability in growth, carbon isotope composition, leaf gas exchange and hydraulic traits in the eastern Mediterranean cedars Cedrus libani and C. brevifolia. Tree Physiology 28, 689–701. https://doi.org/10.1093/treephys/28.5.689

Duponnois, R., Garbaye, J., 1991. Mycorrhization helper bacteria associated with the Douglas fir-Laccaria laccata symbiosis: effects in aseptic and in glasshouse conditions. Annales des Sciences Forestières 48, 239–251. https://doi.org/10.1051/forest:19910301

Ehrenfeld, J.G., Ravit, B., Elgersma, K., 2005. Feedback in the plant-soil system. Annual Review of Environment and Resources 30, 75–115. https://doi.org/10.1146/annurev.energy.30.050504.144212

Ekblad, A., Wallander, H., Godbold, D.L., Cruz, C., Johnson, D., Baldrian, P., Björk, R.G., Epron, D., Kieliszewska-Rokicka, B., Kjøller, R., Kraigher, H., Matzner, E., Neumann, J., Plassard, C., 2013. The production and turnover of extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi in forest soils: role in carbon cycling. Plant Soil 366, 1–27. https://doi.org/10.1007/s11104-013-1630-3

EL Amrani, B., 2011. Etude mycologique d'une parcelle de la cédraie de Ras El Ma (Région d'Ifrane). USMBA, FSDM, Fès.

EL Amrani, B., Bendriss Amraoui, M., 2020. Biomechanics of Atlas Cedar Roots in response to the Medium Hydromechanical Characteristics. Scientifica 2020, 1–11. https://doi.org/10.1155/2020/7538698

EL Amrani, B., Bendriss Amraoui, M., 2018. Effects of some properties of cedar forest soils on secondary roots of Cedrus atlantica Manetti. J. For. Sci. 64, 506–513. https://doi.org/10.17221/69/2018-JFS

El Azzouzi, K., Keller, R., 1998. Propriétés technologiques du bois de cèdre de l'Atlas (Cedrus atlantica Manetti). Forêt méditerranéenne XIX, 11–33.

El Fellah, B., 1983. Contribution à l'étude morphologique du couloir de Taza. Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat 51–63.

El Hassani, F.Z., Zinedine, A., Mdaghri Alaoui, S., Aissam, H., Errachidi, F., Merzouki, M., Benlemlih, M., 2007. Effect of Olive Mill Vegetable Water Spreading on Soil Microbial Communities and Soil Properties. World Journal of Agricultural Sciences 3, 663–669.

El Omari, R., Rueda-López, M., Avila, C., Crespillo, R., Nhiri, M., Cánovas, F.M., 2010. Ammonium tolerance and the regulation of two cytosolic glutamine synthetases in the roots of sorghum. Functional Plant Biology 37, 55–63. https://doi.org/10.1071/FP09162

El-Assfouri, A., Ouazzani Touhami, A., Zidane, L., Fennane, M., Douira, A., 2003. Inventaire des spécimens fongiques de l'Herbier national de l'Institut Scientifique de Rabat. Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la vie 25, 1–23.

Eliades, N.-G.H., Gailing, O., Leinemann, L., Fady, B., Finkeldey, R., 2011. High genetic diversity and significant population structure in Cedrus brevifolia Henry, a narrow endemic Mediterranean tree from Cyprus. Plant Systematics and Evolution 294, 185–198. https://doi.org/10.1007/s00606-011-0453-z

Epron, D., 1997. Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance of photosystem II in seedlings of cedar (Cedrus atlantica and C. libani). Journal of Experimental Botany 48, 1835–1841. https://doi.org/10.1093/jexbot/48.315.1835

Eriksson, M.E., Israelsson, M., Olsson, O., Moritz, T., 2000. Increased gibberellin biosynthesis in transgenic trees promotes growth, biomass production and xylem fiber length. Nat Biotechnol 18, 784–788. https://doi.org/10.1038/77355

Esper, J., Frank, D., Büntgen, U., Verstege, A., Luterbacher, J., Xoplaki, E., 2007. Long-term drought severity variations in Morocco. Geophys. Res. Lett. 34, L17702. https://doi.org/10.1029/2007GL030844

Ezzahiri, M., Belghazi, B., 2000. Synthèse de quelques résultats sur la régénération naturelle du cèdre de l'Atlas au Moyen Atlas (Maroc). Science et changements planétaires / Sécheresse 11, 79–84.

Falkowski, P.G., Fenchel, T., Delong, E.F., 2008. The Microbial Engines That Drive Earth's Biogeochemical Cycles. Science 320, 1034–1039. https://doi.org/10.1126/science.1153213

Fan, W., Yang, H., 2007. Nutrient Deficiency Affects Root Architecture of Young Seedlings of Malus hupehensis (Pamp) Rehd. Under Conditions of Artificial Medium Cultivation. Agricultural Sciences in China 6(3), 296–303.

FAO, 2015. How are the world's forests changing? Rome. Global Forest Resources Assessment 2015.

Farjon, A., 2010. A Handbook of the World's Conifers (2 vols.). Brill.

Feng, Y., Hu, Y., Wu, J., Chen, J., Yrjälä, K., Yu, W., 2019. Change in microbial communities, soil enzyme and metabolic activity in a Torreya grandis plantation in response to root rot disease. Forest Ecology and Management 432, 932–941. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.028

Field, K.J., Leake, J.R., Tille, S., Allinson, K.E., Rimington, W.R., Bidartondo, M.I., Beerling, D.J., Cameron, D.D., 2015a. From mycoheterotrophy to mutualism: mycorrhizal specificity and functioning in *Ophioglossum vulgatum* sporophytes. New Phytol 205, 1492–1502. https://doi.org/10.1111/nph.13263

Field, K.J., Pressel, S., Duckett, J.G., Rimington, W.R., Bidartondo, M.I., 2015b. Symbiotic options for the conquest of land. Trends in Ecology & Evolution 30, 477–486. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.05.007

Finér, L., Ohashi, M., Noguchi, K., Hirano, Y., 2011. Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. Forest Ecology and Management 262, 2008–2023. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.042

Fink, J.R., Inda, A.V., Tiecher, T., Barrón, V., 2016. Iron oxides and organic matter on soil phosphorus availability. Ciênc. agrotec. 40, 369–379. https://doi.org/10.1590/1413-70542016404023016

Fitzpatrick, C.R., Copeland, J., Wang, P.W., Guttman, D.S., Kotanen, P.M., Johnson, M.T.J., 2018. Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species. Proceedings of the National Academy of Sciences 115, E1157–E1165. https://doi.org/10.1073/pnas.1717617115

Forde, B., Lorenzo, H., 2002. The nutritional control of root development, in: Powlson, D.S., Bateman, G.L., Davies, K.G., Gaunt, J.L., Hirsch, P.R. (Eds.), Interactions in the Root Environment: An Integrated Approach. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 51–68. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0566-1_6

Forde, B.G., 2014. Nitrogen signalling pathways shaping root system architecture: an update. Current Opinion in Plant Biology 21, 30–36. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.06.004

Fougrach, H., Badri, W., Malki, M., 2007. Flore vasculaire rare et menacée du massif de Tazekka (région de Taza, Maroc). Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie 1–10.

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. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00964.x

Frey-Klett, P., Garbaye, J., Tarkka, M., 2007. The mycorrhiza helper bacteria revisited. New Phytologist 176, 22–36. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02191.x

Fu, S.-F., Sun, P.-F., Lu, H.-Y., Wei, J.-Y., Xiao, H.-S., Fang, W.-T., Cheng, B.-Y., Chou, J.-Y., 2016. Plant growth-promoting traits of yeasts isolated from the phyllosphere and rhizosphere of Drosera spatulata Lab. Fungal Biology 120, 433–448. https://doi.org/10.1016/j.funbio.2015.12.006

Fukaki, H., Tasaka, M., 2009. Hormone interactions during lateral root formation. Plant Molecular Biology 69, 437–449. https://doi.org/10.1007/s11103-008-9417-2

Fusconi, A., 2014. Regulation of root morphogenesis in arbuscular mycorrhizae: what role do fungal exudates, phosphate, sugars and hormones play in lateral root formation? Annals of Botany 113, 19–33. https://doi.org/10.1093/aob/mct258

Gaba-Chahboub, H., Lamhamedi, M.S., Abrous-Belbachir, O., 2016. Effet de l'inoculation ectomycorhizienne en pépinière sur la croissance et la nutrition des plants du cèdre de l'Atlas en Algérie. Bois & Forets des Tropiques 4, 57–68. https://doi.org/10.19182/bft2016.330.a31319

Gamalero, E., Martinotti, M.G., Trotta, A., Lemanceau, P., Berta, G., 2002. Morphogenetic modifications induced by Pseudomonas fluorescens A6RI and Glomus mosseae BEG12 in the root system of tomato differ according to plant growth conditions. New Phytologist 155, 293–300. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00460.x

Garbaye, J., 1994. Tansley Review No. 76 Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. New Phytol 128, 197–210. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04003.x

Garbaye, J., Bowen, G.D., 1989. Stimulation of ectomycorrhizal infection of Pinus radiata by some microorganisms associated with the mantle of ectomycorrhizas. New Phytol 112, 383–388. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb00327.x

Garg, A., Ng, C.W.W., 2015. Investigation of soil density effect on suction induced due to root water uptake by *Schefflera heptaphylla*. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 178, 586–591. https://doi.org/10.1002/jpln.201400265

Gaussen, H., 1964. Genre Cedrus. Les Gymnospermes actuelles et fossiles 7, 295–320.

Gautam, M.K., Chang, S.X., Mead, D.J., Clinton, P.W., Roberts, E.H., 2003. First order lateral root characteristics reflect the competitiveness of radiata pine genotypes in agroforestry systems. Australasia Forestry Conference, Queenstown, New Zealand 1–10.

Giacometti, C., Demyan, M.S., Cavani, L., Marzadori, C., Ciavatta, C., Kandeler, E., 2013. Chemical and microbiological soil quality indicators and their potential to differentiate fertilization regimes in temperate agroecosystems. Applied Soil Ecology 64, 32–48. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.10.002

Giehl, R.F.H., Gruber, B.D., von Wirén, N., 2014. It's time to make changes: modulation of root system architecture by nutrient signals. Journal of Experimental Botany 65, 769–778. https://doi.org/10.1093/jxb/ert421

Godbold, D.L., 2004. TREE PHYSIOLOGY | Mycorrhizae, in: Burley, J. (Ed.), Encyclopedia of Forest Sciences. Elsevier, Oxford, pp. 1633–1639. https://doi.org/10.1016/B0-12-145160-7/00106-X

Godde, C.M., Thorburn, P.J., Biggs, J.S., Meier, E.A., 2016. Understanding the Impacts of Soil, Climate, and Farming Practices on Soil Organic Carbon Sequestration: A Simulation Study in Australia. Frontiers in Plant Science 7. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00661

Gömöryová, E., Ujházy, K., Martinák, M., Gömöry, D., 2013. Soil microbial community response to variation in vegetation and abiotic environment in a temperate old-growth forest. Applied Soil Ecology 68, 10–19. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.03.005

Grossman, J.D., Rice, K.J., 2012. Evolution of root plasticity responses to variation in soil nutrient distribution and concentration. Evolutionary Applications 5, 850–857. https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2012.00263.x

Grossnickle, S.C., 1988. Planting stress in newly planted jack pine and white spruce. 2 Changes in tissue water potential components. Tree physiology 4, 85–97.

Grosso, F., Bååth, E., De Nicola, F., 2016. Bacterial and fungal growth on different plant litter in Mediterranean soils: Effects of C/N ratio and soil pH. Applied Soil Ecology 108, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.07.020

Grunewald, W., Parizot, B., Inzé, D., Gheysen, G., Beeckman, T., 2007. Developmental biology of roots: one common pathway for all angiosperms. Int J Plant Dev Biol 1, 212–225.

Gryndler, M., Beskid, O., Hujslová, M., Konvalinková, T., Bukovská, P., Zemková, L., Hršelová, H., Jansa, J., 2017. Soil receptivity for ectomycorrhizal fungi: Tuber aestivum is specifically stimulated by calcium carbonate and certain organic compounds, but not mycorrhizospheric bacteria. Applied Soil Ecology 117–118, 38–45. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.05.007

Grzesiak, M.T., 2009. Impact of soil compaction on root architecture, leaf water status, gas exchange and growth of maize and triticale seedlings. Plant Root 3, 10–16. https://doi.org/10.3117/plantroot.3.10

Grzesiak, M.T., Hura, K., Jurczyk, B., Hura, T., Rut, G., Szczyrek, P., Grzesiak, S., 2017. Physiological markers of stress susceptibility in maize and triticale under different soil compactions and/or soil water contents. Journal of Plant Interactions 12, 355–372. https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1370143

Gunina, A., Smith, A.R., Godbold, D.L., Jones, D.L., Kuzyakov, Y., 2017. Response of soil microbial community to afforestation with pure and mixed species. Plant Soil 412, 357–368. https://doi.org/10.1007/s11104-016-3073-0

Hagen-Thorn, A., Callesen, I., Armolaitis, K., Nihlgård, B., 2004. The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. Forest Ecology and Management 195, 373–384. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.036

Hameed, M., Mansoor, U., Ashraf, M., Rao, A.-U.-R., 2002. Variation in Leaf Anatomy in Wheat Germplasm from Varying Drought-Hit Habitats. International journal of agriculture & biology 4, 13–16.

Hammond, J.P., Bennett, M.J., Bowen, H.C., Broadley, M.R., Eastwood, D.C., May, S.T., Rahn, C., Swarup, R., Woolaway, K.E., White, P.J., 2003. Changes in gene expression in Arabidopsis shoots during phosphate starvation and the potential for developing smart plants. Plant Physiology 132, 578–596. https://doi.org/10.1104/pp.103.020941

Hansson, K., Helmisaari, H.-S., Sah, S.P., Lange, H., 2013. Fine root production and turnover of tree and understorey vegetation in Scots pine, silver birch and Norway spruce stands in SW Sweden. Forest Ecology and Management 309, 58–65. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.022

Hapla, F., Oliver-Villanueva, J.V., González-Molina, J.M., 2000. Effect of silvicultural management on wood quality and timber utilisation of Cedrus atlantica in the European mediterranean area. Holz als Roh- und Werkstoff 58, 1–8. https://doi.org/10.1007/s001070050377

He, D., Wang, E., 2019. On the relation between soil water holding capacity and dryland crop productivity. Geoderma 353, 11–24. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.06.022

Hendricks, J.J., Hendrick, R.L., Wilson, C.A., Mitchell, R.J., Pecot, S.D., Guo, D., 2006. Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review. J Ecology 94, 40–57. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01067.x

Hepler, P.K., 2005. Calcium: A Central Regulator of Plant Growth and Development. Plant Cell 17, 2142–2155. https://doi.org/10.1105/tpc.105.032508

Herrera Paredes, S., Lebeis, S.L., 2016. Giving back to the community: microbial mechanisms of plant-soil interactions. Funct Ecol 30, 1043–1052. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12684

Hertel, D., Leuschner, C., 2002. A comparison of four different fine root production estimates with ecosystem carbon balance data in a Fagus–Quercus mixed forest. Plant and Soil 239, 237–251.

Hertel, D., Strecker, T., Müller-Haubold, H., Leuschner, C., 2013. Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient - is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? Journal of Ecology 101, 1183–1200. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12124

Hilszczanska, D., 2001. Mycorrhizal development and growth of inoculated Scot pine seedlings in different soil moisture conditions in the glasshouse. Sylwan 145, 89–95.

Himanen, K., Boucheron, E., Vanneste, S., de Almeida Engler, J., Inzé, D., Beeckman, T., 2002. Auxin-Mediated Cell Cycle Activation during Early Lateral Root Initiation. Plant Cell 14, 2339–2351. https://doi.org/10.1105/tpc.004960

Hocine, H., Belarbi, H., Perrin, R., Chevalier, G., 1994. Possibilités de mycorhization de Cedrus atlantica Manetti. Ann. Rech. For. Maroc. 27, 349–361.

Hodge, A., 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. New Phytologist 162, 9–24. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x

Hodge, A., Berta, G., Doussan, C., Merchan, F., Crespi, M., 2009. Plant root growth, architecture and function. Plant and Soil 321, 153–187. https://doi.org/10.1007/s11104-009-9929-9

Hodge, A., Fitter, A.H., 2013. Microbial mediation of plant competition and community structure. Funct Ecol 27, 865–875. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12002

Hodge, A., Robinson, D., Fitter, A., 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? Trends in Plant Science 5, 304–308. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01656-3

Hoerling, M., 2003. The Perfect Ocean for Drought. Science 299, 691–694. https://doi.org/10.1126/science.1079053

Holloway, D.M., Rozada, I., Bray, J.J.H., 2018. Two-stage patterning dynamics in conifer cotyledon whorl morphogenesis. Annals of Botany 121, 525–534. https://doi.org/10.1093/aob/mcx185

Houlton, B.Z., Sigman, D.M., Schuur, E.A.G., Hedin, L.O., 2007. A climate-driven switch in plant nitrogen acquisition within tropical forest communities. Proceedings of the National Academy of Sciences 104, 8902–8906. https://doi.org/10.1073/pnas.0609935104

Huda, S.M.S., Sujauddin, M., Shafinat, S., Uddin, M.S., 2007. Effects of phosphorus and potassium addition on growth and nodulation of Dalbergia sissoo in the nursery. J. For. Res. 18, 279–282. https://doi.org/10.1007/s11676-007-0056-2

Iijima, M., Barlow, P.W., Bengough, A.G., 2003. Root cap structure and cell production rates of maize (Zea mays) roots in compacted sand. New Phytologist 160, 127–134. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00860.x

Ingram, P., Dettmer, J., Helariutta, Y., Malamy, J.E., 2011. Arabidopsis Lateral Root Development 3 is essential for early phloem development and function, and hence for normal root system development: LRD3 is essential for root phloem function. The Plant Journal 68, 455–467. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04700.x

Iqbal, T.Md., 2014. Effect of elevated Al and pH on the growth and root morphology of Al-tolerant and Al-sensitive wheat seedlings in an acid soil. Spanish Journal of Soil Science 4, 61–77.

Ishida, T.A., Nara, K., Ma, S., Takano, T., Liu, S., 2009. Ectomycorrhizal fungal community in alkaline-saline soil in northeastern China. Mycorrhiza 19, 329–335. https://doi.org/10.1007/s00572-008-0219-9

Ivanchenko, M.G., Muday, G.K., Dubrovsky, J.G., 2008. Ethyleneauxin interactions regulate lateral root initiation and emergence in Arabidopsis thalianaivanchenko. The Plant Journal 55, 335–347. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03528.x

Jansen, L., Demeulenaere, M., Beeckman, T., 2013. Lateral root development. Plant Roots: The Hidden Half 6.1-6.13.

Jasińska, A.K., Boratyńska, K., Sobierajska, K., Romo, A., Ok, T., Kharat, M.B.D., Boratyński, A., 2013. Relationships among Cedrus libani, C. brevifolia and C. atlantica as revealed by the morphological and anatomical needle characters. Plant Systematics and Evolution 299, 35–48. https://doi.org/10.1007/s00606-012-0700-y

Jihad, M.-D.E., 2016. Changement climatique et développement rural dans les montagnes du Moyen-Atlas et leurs bordures (Maroc). rga. https://doi.org/10.4000/rga.3373

Jiménez, J.J., Igual, J.M., Villar, L., Benito-Alonso, J.L., Abadias-Ullod, J., 2019. Hierarchical drivers of soil microbial community structure variability in "Monte Perdido" Massif (Central Pyrenees). Sci Rep 9, 8768. https://doi.org/10.1038/s41598-019-45372-z

Jin, K., Shen, J., Ashton, R.W., Dodd, I.C., Parry, M.A.J., Whalley, W.R., 2013. How do roots elongate in a structured soil? Journal of Experimental Botany 64, 4761–4777. https://doi.org/10.1093/jxb/ert286

Jin, K., Shen, J., Ashton, R.W., White, R.P., Dodd, I.C., Phillips, A.L., Parry, M.A.J., Whalley, W.R., 2015. The effect of impedance to root growth on plant architecture in wheat. Plant and Soil 392, 323–332. https://doi.org/10.1007/s11104-015-2462-0

Jin, X., An, T., Gall, A.R., Li, S., Filley, T., Wang, J., 2018. Enhanced conversion of newly-added maize straw to soil microbial biomass C under plastic film mulching and organic manure management. Geoderma 313, 154–162. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.10.036

Jog, R., Nareshkumar, G., Rajkumar, S., 2016. Enhancing Soil Health and Plant Growth Promotion by Actinomycetes, in: Subramaniam, G., Arumugam, S., Rajendran, V. (Eds.), Plant Growth Promoting Actinobacteria: A New Avenue for Enhancing the Productivity and Soil Fertility of Grain Legumes. Springer Singapore, Singapore, pp. 33–45. https://doi.org/10.1007/978-981-10-0707-1_3

Johnson, D.M., McCulloh, K.A., Reinhardt, K., 2011. The Earliest Stages of Tree Growth: Development, Physiology and Impacts of Microclimate, in: Meinzer, F.C., Lachenbruch, B., Dawson, T.E. (Eds.), Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 65–87. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3_3

Johnson, D.M., Smith, W.K., 2005. Refugial forests of the southern Appalachians: photosynthesis and survival in current-year Abies fraseri seedlings. Tree Physiology 25, 1379–1387. https://doi.org/10.1093/treephys/25.11.1379

Johnson, N.C., Wilson, G.W.T., Bowker, M.A., Wilson, J.A., Miller, R.M., 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. Proc Natl Acad Sci USA 107, 2093–2098. https://doi.org/10.1073/pnas.0906710107

Jung, K., Duan, M., House, J., Chang, S.X., 2014. Textural interfaces affected the distribution of roots, water, and nutrients in some reconstructed forest soils in the Athabasca oil sands region. Ecological Engineering 64, 240–249. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.12.037

Kaushal, P., Aussenac, G., 1989. Transplanting shock in Corsican pine and Cedar of Atlas seedlings: Internal water deficits, growth and root regeneration. Forest Ecology and Management 27, 29–40. https://doi.org/10.1016/0378-1127(89)90080-7

Kawa, D., Julkowska, M., Montero Sommerfeld, H., Horst, A. ter, Haring, M.A., Testerink, C., 2016. Phosphate-dependent root system architecture responses to salt stress. Plant Physiol. pp.00712.2016. https://doi.org/10.1104/pp.16.00712

Kernaghan, G., Hambling, B., Fung, M., Khasa, D., 2002. In Vitro Selection of Boreal Ectomycorrhizal Fungi for Use in Reclamation of Saline-Alkaline Habitats. Restor Ecology 10, 43–51. https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2002.10105.x

Khuri, S., Shmoury, M.R., Baalbaki, R., Maunder, M., Talhouk, S.N., 2000. Conservation of the Cedrus libani populations in Lebanon: history, current status and experimental application of somatic embryogenesis. Biodiversity and Conservation 9, 1261–1273.

Kiba, T., Krapp, A., 2016. Plant Nitrogen Acquisition Under Low Availability: Regulation of Uptake and Root Architecture. Plant and Cell Physiology 57, 707–714. https://doi.org/10.1093/pcp/pcw052

Kiba, T., Kudo, T., Kojima, M., Sakakibara, H., 2011. Hormonal control of nitrogen acquisition: roles of auxin, abscisic acid, and cytokinin. Journal of Experimental Botany 62, 1399–1409. https://doi.org/10.1093/jxb/erq410

Kjeldahl, J., 1883. Neue Methode zur Bestimmung des Stickstoffs in organischen Körpern. Z. Anal. Chem 22, 366–382.

Kooch, Y., Samadzadeh, B., Hosseini, S.M., 2017. The effects of broad-leaved tree species on litter quality and soil properties in a plain forest stand. CATENA 150, 223–229. https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.11.023

Kormanek, M., Głąb, T., Banach, J., Szewczyk, G., 2015. Effects of soil bulk density on sessile oak Quercus petraea Liebl. seedlings. European Journal of Forest Research 134, 969–979. https://doi.org/10.1007/s10342-015-0902-2

Kozlowski, T.T., Pallardy, S.G., 1997. Growth control in woody plants, Physiological ecology series. Academic Press, San Diego.

Kuderová, A., Urbánková, I., Válková, M., Malbeck, J., Brzobohatý, B., Némethová, D., Hejátko, J., 2008. Effects of Conditional IPT-Dependent Cytokinin Overproduction on Root Architecture of Arabidopsis Seedlings. Plant and Cell Physiology 49, 570–582. https://doi.org/10.1093/pcp/pcn029

Kumar, P., Huang, C., Cai, J., Miklavcic, S.J., 2014. Root phenotyping by root tip detection and classification through statistical learning. Plant and Soil 380, 193–209. https://doi.org/10.1007/s11104-014-2071-3

Labhar, M., Lebaut, S., 2012. Les cédraies du Moyen Atlas central (Maroc) : structure et dynamique actuelle. Revue AFN Maroc 2–18.

Labidi, S., Ben Jeddi, F., Tisserant, B., Debiane, D., Rezgui, S., Grandmougin-Ferjani, A., Lounès-Hadj Sahraoui, A., 2012. Role of arbuscular mycorrhizal symbiosis in root mineral uptake under CaCO3 stress. Mycorrhiza 22, 337–345. https://doi.org/10.1007/s00572-011-0405-z

Ladjal, M., Deloche, N., Huc, R., Ducrey, M., 2007. Effects of soil and air drought on growth, plant water status and leaf gas exchange in three Mediterranean cedar species: Cedrus atlantica, C. brevifolia and C. libani. Trees 21, 201–213. https://doi.org/10.1007/s00468-006-0112-0

Ladjal, M., Huc, R., Ducrey, M., 2005. Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. Tree Physiology 25, 1109–1117. https://doi.org/10.1093/treephys/25.9.1109

Lambers, H., Shane, M.W., Cramer, M.D., Pearse, S.J., Veneklaas, E.J., 2006. Root Structure and Functioning for Efficient Acquisition of Phosphorus: Matching Morphological and Physiological Traits. Annals of Botany 98, 693–713. https://doi.org/10.1093/aob/mcl114

Lamhamedi, M., Chbouki, N., 1994. Les principaux facteurs influençant la régénération naturelle du cèdre de l'atlas cedrus atlantica (manetti). Ann. Rech. For. Maroc T (27), 243–257.

Lanier, L., 1993. Les champignons des cédraies en Algérie. (Etude comparative). Ann. Rech. For. Maroc. 27 (2), 554–561.

Lavenus, J., Goh, T., Roberts, I., Guyomarc'h, S., Lucas, M., De Smet, I., Fukaki, H., Beeckman, T., Bennett, M., Laplaze, L., 2013. Lateral root development in Arabidopsis:

fifty shades of auxin. Trends in Plant Science 18, 450–458. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.04.006

Le Tacon, F., Mousain, D., Garbaye, J., Bouchard, D., Churin, J.L., Argillier, C., Amirault, J.M., Genere, B., 1997. Mycorhizes, pépinières et plantations forestières en France. Revue Forestière Française 131. https://doi.org/10.4267/2042/5663

Lehto, T., Zwiazek, J.J., 2011. Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. Mycorrhiza 21, 71–90. https://doi.org/10.1007/s00572-010-0348-9

Li, L.-J., Zhu-Barker, X., Ye, R., Doane, T.A., Horwath, W.R., 2018. Soil microbial biomass size and soil carbon influence the priming effect from carbon inputs depending on nitrogen availability. Soil Biology and Biochemistry 119, 41–49. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.01.003

Li, X., Mo, X., Shou, H., Wu, P., 2006. Cytokinin-Mediated Cell Cycling Arrest of Pericycle Founder Cells in Lateral Root Initiation of Arabidopsis. Plant and Cell Physiology 47, 1112–1123. https://doi.org/10.1093/pcp/pcj082

Li, Z., Schneider, R.L., Morreale, S.J., Xie, Y., Li, C., Li, J., 2018. Woody organic amendments for retaining soil water, improving soil properties and enhancing plant growth in desertified soils of Ningxia, China. Geoderma 310, 143–152. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.09.009

Liang, Y., Tóth, K., Cao, Y., Tanaka, K., Espinoza, C., Stacey, G., 2014. Lipochitooligosaccharide recognition: an ancient story. New Phytol 204, 289–296. https://doi.org/10.1111/nph.12898

Linares, J.C., Taïqui, L., Camarero, J.J., 2011. Increasing Drought Sensitivity and Decline of Atlas Cedar (Cedrus atlantica) in the Moroccan Middle Atlas Forests. Forests 2, 777–796. https://doi.org/10.3390/f2030777

Linares, J.C., Taïqui, L., Sangüesa-Barreda, G., Seco, J.I., Camarero, J.J., 2013. Age-related drought sensitivity of Atlas cedar (Cedrus atlantica) in the Moroccan Middle Atlas forests. Dendrochronologia 31, 88–96. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.08.003

Lipiec, J., Hatano, R., 2003. Quantification of compaction effects on soil physical properties and crop growth. Geoderma 116, 107–136. https://doi.org/10.1016/S0016-7061(03)00097-1

Lipiec, J., Horn, R., Pietrusiewicz, J., Siczek, A., 2012. Effects of soil compaction on root elongation and anatomy of different cereal plant species. Soil and Tillage Research 121, 74–81. https://doi.org/10.1016/j.still.2012.01.013

Liu, J., Ngoc Ha, V., Shen, Z., Dang, P., Zhu, H., Zhao, F., Zhao, Z., 2018a. Response of the rhizosphere microbial community to fine root and soil parameters following Robinia pseudoacacia L. afforestation. Applied Soil Ecology 132, 11–19. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.08.004

Liu, J., Ngoc Ha, V., Shen, Z., Zhu, H., Zhao, F., Zhao, Z., 2018b. Characteristics of bulk and rhizosphere soil microbial community in an ancient Platycladus orientalis forest. Applied Soil Ecology 132, 91–98. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.08.014

Liu, J., Rowe, J., Lindsey, K., 2014. Hormonal crosstalk for root development: a combined experimental and modeling perspective. Front. Plant Sci. 5. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00116

Lobet, G., Paez-Garcia, A., Schneider, H., Junker, A., Atkinson, J.A., Tracy, S., 2018. Demystifying roots: A need for clarification and extended concepts in root phenotyping. Plant Science. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.09.015

Lynch, J.P., Wojciechowski, T., 2015. Opportunities and challenges in the subsoil: pathways to deeper rooted crops. J Exp Bot 66, 2199–2210. https://doi.org/10.1093/jxb/eru508

Ma, D., Yang, G., Mu, L., 2010. Morphological and molecular analyses of ectomycorrhizal diversity in Pinus densiflora seedlings. Symbiosis 51, 233–238. https://doi.org/10.1007/s13199-010-0079-x

Majdi, H., Pregitzer, K., Morén, A.-S., Nylund, J.-E., I. Ågren, G., 2005. Measuring Fine Root Turnover in Forest Ecosystems. Plant Soil 276, 1–8. https://doi.org/10.1007/s11104-005-3104-8

Malamy, J.E., 2005. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. Plant Cell Environ 28, 67–77.

Mangalassery, S., Kalaivanan, D., Philip, P.S., 2019. Effect of inorganic fertilisers and organic amendments on soil aggregation and biochemical characteristics in a weathered tropical soil. Soil and Tillage Research 187, 144–151. https://doi.org/10.1016/j.still.2018.12.008

Manzoni, S., Schimel, J.P., Porporato, A., 2012. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. Ecology 93, 930–938.

Marchant, A., Bhalerao, R., Casimiro, I., Eklöf, J., Casero, P.J., Bennett, M., Sandberg, G., 2002. AUX1 Promotes Lateral Root Formation by Facilitating Indole-3-Acetic Acid Distribution between Sink and Source Tissues in the Arabidopsis Seedling. The Plant Cell 14, 589–597. https://doi.org/10.1105/tpc.010354

Mardji, D., 2014. Diversity and Dominance of Ectomycorrhizal Fungi on After Burned and Unburned Forests in Kutai National Park (Indonesia). International Journal of Innovation and Applied Studies 5, 344–353.

Marinari, S., Mancinelli, R., Campiglia, E., Grego, S., 2006. Chemical and biological indicators of soil quality in organic and conventional farming systems in Central Italy. Ecological Indicators 6, 701–711. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.08.029

Marshall, P.E., Kozlowski, T.T., 1976. Compositional changes in cotyledons of woody angiosperms. Canadian Journal of Botany 54, 2473–2477. https://doi.org/10.1139/b76-264

Martin, F., Diez, J., Dell, B., Delaruelle, C., 2002. Phylogeography of the ectomycorrhizal Pisolithus species as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences. New Phytol 153, 345–357. https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00313.x

Martín-Rejano, E.M., Camacho-Cristóbal, J.J., Herrera-Rodríguez, M.B., Rexach, J., Navarro-Gochicoa, M.T., González-Fontes, A., 2011. Auxin and ethylene are involved in the responses of root system architecture to low boron supply in Arabidopsis seedlings. Physiologia Plantarum 142, 170–178. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01459.x

Masclaux-Daubresse, C., Daniel-Vedele, F., Dechorgnat, J., Chardon, F., Gaufichon, L., Suzuki, A., 2010. Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. Annals of Botany 105, 1141–1157. https://doi.org/10.1093/aob/mcq028

Masle, J., Passioura, J.B., 1987. The effect of soil strength on the growth of young wheat plants. Functional Plant Biology 14, 643–656.

Mason, M.G., Mathews, D.E., Argyros, D.A., Maxwell, B.B., Kieber, J.J., Alonso, J.M., Ecker, J.R., Schaller, G.E., 2005. Multiple Type-B Response Regulators Mediate Cytokinin Signal Transduction in *Arabidopsis*. Plant Cell 17, 3007–3018. https://doi.org/10.1105/tpc.105.035451

Mastrogianni, A., Papatheodorou, E.M., Monokrousos, N., Menkissoglu-Spiroudi, U., Stamou, G.P., 2014. Reclamation of lignite mine areas with Triticum aestivum: The dynamics of soil functions and microbial communities. Applied Soil Ecology 80, 51–59. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.03.009

Mataruga, M., Haase, D.L., Isajev, V., 2010. Dynamics of seed imbibition and germination of Austrian pine (Pinus nigra Arnold) from extreme habitat conditions within five Balkan provenances. New Forests 40, 229–242. https://doi.org/10.1007/s11056-010-9196-x

McCormack, L.M., Adams, T.S., Smithwick, E.A.H., Eissenstat, D.M., 2012. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. New Phytologist 195, 823–831. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04198.x

McMurtrie, R.E., Iversen, C.M., Dewar, R.C., Medlyn, B.E., Näsholm, T., Pepper, D.A., Norby, R.J., 2012. Plant root distributions and nitrogen uptake predicted by a hypothesis of optimal root foraging: Optimal Root Foraging. Ecology and Evolution 2, 1235–1250. https://doi.org/10.1002/ece3.266

McNabb, D.H., Startsev, A.D., Nguyen, H., 2001. Soil Wetness and Traffic Level Effects on Bulk Density and Air-Filled Porosity of Compacted Boreal Forest Soils. Soil Science Society of America Journal 65, 1238–1247. https://doi.org/10.2136/sssaj2001.6541238x

Meng, Z.B., You, X.D., Suo, D., Chen, Y.L., Tang, C., Yang, J.L., Zheng, S.J., 2013. Root-derived auxin contributes to the phosphorus-deficiency-induced cluster-root formation in white lupin (*Lupinus albus*). Physiologia Plantarum 148, 481–489. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01715.x

Messat, S., 1994. Modele matriciel pour la croissance des futaies jardinees ou irregulieres de cedrus atlantic a (manetti): cas de la foret du seheb au moyen atlas du maroc. Ann. Rech. For. Maroc T(27), 313–319.

Mhirit, O., 1999. Le cèdre de l'atlas a travers le réseau Silva mediterranea «cèdre». Bilan et perspectives. forêt méditerranéenne t.XX, (3), 91–100.

M'hirit, O., 1994. Le cèdre de l'Atlas (Cedrus atlantica Manetti) Présentation générale et état des connaissances à travers le réseau Silva Méditerranea Le "Cèdre." Ann. Rech. For. Maroc T (27), 3–21.

Mikusinska, A., Persson, T., Taylor, A.F.S., Ekblad, A., 2013. Response of ectomycorrhizal extramatrical mycelium production and isotopic composition to in-growth bag size and soil fauna. Soil Biology 9.

Mitchell, J.I., Zuccaro, A., 2006. Sequences, the environment and fungi. Mycologist 20, 62–74. https://doi.org/10.1016/j.mycol.2005.11.004

Molina-Herrera, S., Romanyà, J., 2015. Synergistic and antagonistic interactions among organic amendments of contrasted stability, nutrient availability and soil organic matter in the regulation of C mineralisation. European Journal of Soil Biology 70, 118–125. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.09.001

Møller, D.E., Pedas, P., Andersen, B., Svensson, B., Schjoerring, J.K., Finnie, C., 2011. Responses of barley root and shoot proteomes to longterm nitrogen deficiency, shortterm nitrogen starvation and ammonium. Plant, Cell and Environment 34, 2024–2037. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02396.x

Monkai, J., Goldberg, S.D., Hyde, K.D., Harrison, R.D., Mortimer, P.E., Xu, J., 2018. Natural forests maintain a greater soil microbial diversity than that in rubber plantations in Southwest China. Agriculture, Ecosystems & Environment 265, 190–197. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.06.009

Moreira, S., Bishopp, A., Carvalho, H., Campilho, A., 2013. AHP6 Inhibits Cytokinin Signaling to Regulate the Orientation of Pericycle Cell Division during Lateral Root Initiation. PLoS ONE 8, e56370. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056370

Morizet, S., Mingeau, M., 1976. Influence des facteurs du milieu sur l'absorption hydrique (étude effectuée sur Tomate décapitée en exudation). Facteurs nutritionnels. Ann Agron 27, 183–205.

Moura, J.C.M.S., Bonine, C.A.V., de Oliveira Fernandes Viana, J., Dornelas, M.C., Mazzafera, P., 2010. Abiotic and Biotic Stresses and Changes in the Lignin Content and Composition in Plants. Journal of Integrative Plant Biology 52, 360–376. https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00892.x

Muday, G.K., Rahman, A., Binder, B.M., 2012. Auxin and ethylene: collaborators or competitors? Trends Plant Sci. 17, 181–195. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.001

Mughal, A.H., Thapliyal, R.C., 2012. Provenance variation in cone and seed characteristics of Cedrus deodara (D. DON) G. DON in Jammu and Kashmir. Forestry Studies in China 14, 193–199. https://doi.org/10.1007/s11632-012-0306-z

Münzenberger, B., Golldack, J., Ullrich, A., Schmincke, B., Hüttl, R.F., 2004. Abundance, diversity, and vitality of mycorrhizae of Scots pine (Pinus sylvestris L.) in lignite recultivation sites. Mycorrhiza 14, 193–202. https://doi.org/10.1007/s00572-003-0257-2

Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Anal Chim Acta 27, 31–36.

Nacry, P., Bouguyon, E., Gojon, A., 2013. Nitrogen acquisition by roots: physiological and developmental mechanisms ensuring plant adaptation to a fluctuating resource. Plant and Soil 370, 1–29. https://doi.org/10.1007/s11104-013-1645-9

Nada, R.M., Abo-Hegazy, S.E., Budran, E.G., Abogadallah, G.M., 2019. The interaction of genes controlling root traits is required for the developmental acquisition of deep and thick root traits and improving root architecture in response to low water or nitrogen content in rice (Oryza sativa L.) cultivars. Plant Physiology and Biochemistry 141, 122–132. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.05.018

Navarro-Cerrillo, R.M., Manzanedo, R.D., Bohorque, J., Sánchez, R., Sánchez, J., Miguel, S. de, Solano, D., Qarro, M., Griffith, D., Palacios, G., 2013. Structure and spatio-temporal dynamics of cedar forests along a management gradient in the Middle Atlas, Morocco. Forest Ecology and Management 289, 341–353. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.011

Navarro-Cerrillo, R.M., Sarmoum, M., Gazol, A., Abdoun, F., Camarero, J.J., 2019. The decline of Algerian Cedrus atlantica forests is driven by a climate shift towards drier conditions. Dendrochronologia 55, 60–70. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.04.003

Nawaz, M.F., Bourrié, G., Trolard, F., 2013. Soil compaction impact and modelling. A review. Agron. Sustain. Dev. 33, 291–309. https://doi.org/10.1007/s13593-011-0071-8

Nezzar-Hocine, H., Perrin, R., Halli-Hargas, R., Chevalier, G., 1998. Ectomycorrhizal associations with Cedrus atlantica (Endl) Manetti ex Carrière. I. Mycorrhizal synthesis with Tricholoma tridentinum Singer var. cedretorum Bon. Mycorrhiza 8, 47–51. https://doi.org/10.1007/s005720050210

Nguyen, V.L., Stangoulis, J., 2019. Variation in root system architecture and morphology of two wheat genotypes is a predictor of their tolerance to phosphorus deficiency. Acta Physiol Plant 41, 109. https://doi.org/10.1007/s11738-019-2891-0

Niemi, K., Scagel, C., 2007. Root Induction of Pinus Sylvestris L. Hypocotyl Cuttings using Specific Ectomycorrhizal Fungi in Vitro, in: Jain, S.M., Häggman, H. (Eds.), Protocols for Micropropagation of Woody Trees and Fruits. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 147–152. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6352-7_14

Niu, Y.F., Chai, R.S., Jin, G.L., Wang, H., Tang, C.X., Zhang, Y.S., 2013. Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. Annals of Botany 112, 391–408. https://doi.org/10.1093/aob/mcs285

Norby, R.J., Sloan, V.L., Iversen, C.M., Childs, J., 2019. Controls on Fine-Scale Spatial and Temporal Variability of Plant-Available Inorganic Nitrogen in a Polygonal Tundra Landscape. Ecosystems 22, 528–543. https://doi.org/10.1007/s10021-018-0285-6

Nouri, E., Breuillin-Sessoms, F., Feller, U., Reinhardt, D., 2014. Phosphorus and Nitrogen Regulate Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in Petunia hybrida. PLoS ONE 9, e90841. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090841

O'Hanlon, R., Harrington, T.J., 2012. Similar taxonomic richness but different communities of ectomycorrhizas in native forests and non-native plantation forests. Mycorrhiza 22, 371–382. https://doi.org/10.1007/s00572-011-0412-0

Okamoto, T., Tsurumi, S., Shibasaki, K., Obana, Y., Takaji, H., Oono, Y., Rahman, A., 2008. Genetic Dissection of Hormonal Responses in the Roots of Arabidopsis Grown under Continuous Mechanical Impedance. Plant Physiol. 146, 1651–1662. https://doi.org/10.1104/pp.107.115519

Oláh, B., Brière, C., Bécard, G., Dénarié, J., Gough, C., 2005. Nod factors and a diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi stimulate lateral root formation in Medicago truncatula via the DMI1/DMI2 signalling pathway: Nod and Myc signals stimulate root branching. The Plant Journal 44, 195–207. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02522.x

Olesinski, J., Lavigne, M.B., Kershaw, J.A., Krasowski, M.J., 2012. Fine-root dynamics change during stand development and in response to thinning in balsam fir (Abies balsamea L. Mill.) forests. Forest Ecology and Management 286, 48–58. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.08.047

Ortega-Martínez, P., Águeda, B., Fernández-Toirán, L.M., Martínez-Peña, F., 2011. Tree age influences on the development of edible ectomycorrhizal fungi sporocarps in Pinus sylvestris stands. Mycorrhiza 21, 65–70. https://doi.org/10.1007/s00572-010-0320-8

Ötvös, K., Benková, E., 2017. Spatiotemporal mechanisms of root branching. Current Opinion in Genetics & Development 45, 82–89. https://doi.org/10.1016/j.gde.2017.03.010

Overvoorde, P., Fukaki, H., Beeckman, T., 2010. Auxin Control of Root Development. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology 2, a001537–a001537. https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001537

Pacifici, E., Polverari, L., Sabatini, S., 2015. Plant hormone cross-talk: the pivot of root growth. Journal of Experimental Botany 66, 1113–1121. https://doi.org/10.1093/jxb/eru534

Palmer, J.M., Lindner, D.L., Volk, T.J., 2008. Ectomycorrhizal characterization of an American chestnut (Castanea dentata)-dominated community in Western Wisconsin. Mycorrhiza 19, 27–36. https://doi.org/10.1007/s00572-008-0200-7

Pandey, P., Irulappan, V., Bagavathiannan, M.V., Senthil-Kumar, M., 2017. Impact of Combined Abiotic and Biotic Stresses on Plant Growth and Avenues for Crop Improvement by Exploiting Physio-morphological Traits. Frontiers in Plant Science 8, 15. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00537

Parrent, J.L., Vilgalys, R., 2007. Biomass and compositional responses of ectomycorrhizal fungal hyphae to elevated CO2 and nitrogen fertilization. New Phytologist 176, 164–174. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02155.x

Paz, R.C., Rocco, R.A., Reinoso, H., Menéndez, A.B., Pieckenstain, F.L., Ruiz, O.A., 2012. Comparative Study of Alkaline, Saline, and Mixed Saline–Alkaline Stresses with Regard to Their Effects on Growth, Nutrient Accumulation, and Root Morphology of Lotus tenuis. Journal of Plant Growth Regulation 31, 448–459. https://doi.org/10.1007/s00344-011-9254-4

Péret, B., De Rybel, B., Casimiro, I., Benková, E., Swarup, R., Laplaze, L., Beeckman, T., Bennett, M.J., 2009. Arabidopsis lateral root development: an emerging story. Trends in Plant Science 14, 399–408. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.05.002

Péret, B., Li, G., Zhao, J., Band, L.R., Voß, U., Postaire, O., Luu, D.-T., Da Ines, O., Casimiro, I., Lucas, M., Wells, D.M., Lazzerini, L., Nacry, P., King, J.R., Jensen, O.E., Schäffner, A.R., Maurel, C., Bennett, M.J., 2012. Auxin regulates aquaporin function to facilitate lateral root emergence. Nat Cell Biol 14, 991–998. https://doi.org/10.1038/ncb2573

Pérez, A., De La Ossa, J., 2013. Physical and chemical soil variables and the relation with the colonization of arbuscular mycorrhizae in angleton (Dichanthium aristatum Benth) roots. Rev. U.D.C.A Act. & Div. Cient. 16, 71–78. https://doi.org/10.31910/rudca.v16.n1.2013.860

Persson, H.Å., 2012. The High Input of Soil Organic Matter from Dead Tree Fine Roots into the Forest Soil. International Journal of Forestry Research 2012, 1–9. https://doi.org/10.1155/2012/217402

Philippot, L., Raaijmakers, J.M., Lemanceau, P., van der Putten, W.H., 2013. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. Nature Reviews Microbiology 11, 789–799. https://doi.org/10.1038/nrmicro3109

Phule, A.S., Barbadikar, K.M., Madhav, M.S., Subrahmanyam, D., Senguttuvel, P., Babu, M.B.B.P., Kumar, P.A., 2019. Studies on root anatomy, morphology and physiology of rice grown under aerobic and anaerobic conditions. Physiology and Molecular Biology of Plants 25, 197–205. https://doi.org/10.1007/s12298-018-0599-z

Pingel, M., Reineke, A., Leyer, I., 2019. A 30-years vineyard trial: Plant communities, soil microbial communities and litter decomposition respond more to soil treatment than to N fertilization. Agriculture, Ecosystems & Environment 272, 114–125. https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.005

Piou, D., 1979. Importance de la mycorhization dans la résistance au calcaire de diverses espèces forestières. Revue Forestière Française XXXI, 116–125. https://doi.org/10.4267/2042/21269

Plassard, (C.), Chalot, (M.), Botton, (B.), Martin, (F.), 1997. Le Rôle des ectomycorhizes dans la nutrition azotée des arbres forestiers. Revue Forestière Française 82. https://doi.org/10.4267/2042/5677

Põlme, S., Bahram, M., Jacquemyn, H., Kennedy, P., Kohout, P., Moora, M., Oja, J., Öpik, M., Pecoraro, L., Tedersoo, L., 2018. Host preference and network properties in biotrophic plant-fungal associations. New Phytol 217, 1230–1239. https://doi.org/10.1111/nph.14895

Postma, J.A., Schurr, U., Fiorani, F., 2014. Dynamic root growth and architecture responses to limiting nutrient availability: linking physiological models and experimentation. Biotechnology Advances 32, 53–65. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.08.019

Potocka, I., Szymanowska-Pułka, J., 2018. Morphological responses of plant roots to mechanical stress. Annals of Botany 122, 711–723. https://doi.org/10.1093/aob/mcy010

Potocka, I., Szymanowska-Pulka, J., Karczewski, J., Nakielski, J., 2011. Effect of mechanical stress on Zea root apex. I. Mechanical stress leads to the switch from closed to open meristem organization. Journal of Experimental Botany 62, 4583–4593. https://doi.org/10.1093/jxb/err169

Potvin, L.R., Richter, D.L., Jurgensen, M.F., Dumroese, R.K., 2012. Association of Pinus banksiana Lamb. and Populus tremuloides Michx. seedling fine roots with Sistotrema brinkmannii (Bres.) J. Erikss. (Basidiomycotina) 8.

Prasad, M.E., Schofield, A., Lyzenga, W., Liu, H., Stone, S.L., 2010. Arabidopsis RING E3 Ligase XBAT32 Regulates Lateral Root Production through Its Role in Ethylene Biosynthesis. Plant Physiol. 153, 1587–1596. https://doi.org/10.1104/pp.110.156976

Pritsch, K., Becerra, A., Põlme, S., Tedersoo, L., Schloter, M., Agerer, R., 2010. Description and identification of Alnus acuminata ectomycorrhizae from Argentinean alder stands. Mycologia 102, 1263–1273. https://doi.org/10.3852/09-311

Quezel, P., 1998. Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen : signification bioclimatique et phytogéographique. forêt méditerranéenne t. XIX, 234–260.

Ralph, S.G., Chun, H.J.E., Cooper, D., Kirkpatrick, R., Kolosova, N., Gunter, L., Tuskan, G.A., Douglas, C.J., Holt, R.A., Jones, S.J., 2008. Analysis of 4,664 high-quality sequence-finished poplar full-length cDNA clones and their utility for the discovery of genes responding to insect feeding. Bmc Genomics 9, 57.

Ramalingam, P., Kamoshita, A., Deshmukh, V., Yaginuma, S., Uga, Y., 2017. Association between root growth angle and root length density of a near-isogenic line of IR64 rice with DEEPER ROOTING 1 under different levels of soil compaction. Plant Production Science 20, 162–175. https://doi.org/10.1080/1343943X.2017.1288550

Ramos, F.T., Dores, E.F. de C., Weber, O.L. dos S., Beber, D.C., Campelo, J.H., Maia, J.C. de S., 2018. Soil organic matter doubles the cation exchange capacity of tropical soil under no-till farming in Brazil: Effect of organic matter on soil cation exchange capacity. J. Sci. Food Agric 98, 3595–3602. https://doi.org/10.1002/jsfa.8881

Rana, K.L., Kour, D., Kaur, T., Devi, R., Yadav, A.N., Yadav, N., Dhaliwal, H.S., Saxena, A.K., 2020. Endophytic microbes: biodiversity, plant growth-promoting mechanisms and potential applications for agricultural sustainability. Antonie van Leeuwenhoek 113, 1075–1107. https://doi.org/10.1007/s10482-020-01429-y

Rani Debi, B., Taketa, S., Ichii, M., 2005. Cytokinin inhibits lateral root initiation but stimulates lateral root elongation in rice (Oryza sativa). Journal of Plant Physiology 162, 507–515. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.08.007

Rasmussen, S.R., Füchtbauer, W., Novero, M., Volpe, V., Malkov, N., Genre, A., Bonfante, P., Stougaard, J., Radutoiu, S., 2016. Intraradical colonization by arbuscular mycorrhizal fungi triggers induction of a lipochitooligosaccharide receptor. Sci Rep 6, 29733. https://doi.org/10.1038/srep29733

Rawat, B.S., Uniyal, A.K., 2011. Variability in cone and seed characteristics and seed testing in various provenances of Himalayan spruce (Picea smithiana). Journal of Forestry Research 22, 603–610. https://doi.org/10.1007/s11676-011-0203-7

Razaq, M., Salahuddin, Shen, H., Sher, H., Zhang, P., 2017a. Influence of biochar and nitrogen on fine root morphology, physiology, and chemistry of Acer mono. Scientific Reports 7. https://doi.org/10.1038/s41598-017-05721-2

Razaq, M., Zhang, P., Shen, H., Salahuddin, 2017b. Influence of nitrogen and phosphorous on the growth and root morphology of Acer mono. PLOS ONE 12, e0171321. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171321

Ren, C., Chen, J., Deng, J., Zhao, F., Han, X., Yang, G., Tong, X., Feng, Y., Shelton, S., Ren, G., 2017. Response of microbial diversity to C:N:P stoichiometry in fine root and microbial biomass following afforestation. Biol Fertil Soils 53, 457–468. https://doi.org/10.1007/s00374-017-1197-x

Ren, C., Wang, T., Xu, Y., Deng, J., Zhao, F., Yang, G., Han, X., Feng, Y., Ren, G., 2018. Differential soil microbial community responses to the linkage of soil organic carbon fractions with respiration across land-use changes. Forest Ecology and Management 409, 170–178. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.011

Richard, G., Cousin, I., Sillon, J.F., Bruand, A., Guerif, J., 2001. Effect of compaction on the porosity of a silty soil: influence on unsaturated hydraulic properties. European Journal of Soil Science 52, 49–58. https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2001.00357.x

Richardson, A.E., Hocking, P.J., Simpson, R.J., George, T.S., 2009. Plant mechanisms to optimise access to soil phosphorus. Crop and Pasture Science 60, 124. https://doi.org/10.1071/CP07125

Richter, G.L., Monshausen, G.B., Krol, A., Gilroy, S., 2009. Mechanical Stimuli Modulate Lateral Root Organogenesis. Plant Physiol. 151, 1855–1866. https://doi.org/10.1104/pp.109.142448

Rillig, M.C., Mummey, D.L., 2006. Mycorrhizas and soil structure. New Phytol 171, 41–53. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x

Riveras, E., Alvarez, J.M., Vidal, E.A., Oses, C., Vega, A., Gutiérrez, R.A., 2015. The Calcium Ion Is a Second Messenger in the Nitrate Signaling Pathway of Arabidopsis. Plant Physiol. 169, 1397–1404. https://doi.org/10.1104/pp.15.00961

Rogers, E.D., Benfey, P.N., 2015. Regulation of plant root system architecture: implications for crop advancement. Current Opinion in Biotechnology 32, 93–98. https://doi.org/10.1016/j.copbio.2014.11.015

Rousk, J., Bengtson, P., 2014. Microbial regulation of global biogeochemical cycles. Front. Microbiol. 5. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00103

Rousk, J., Brookes, P.C., Bååth, E., 2011. Fungal and bacterial growth responses to N fertilization and pH in the 150-year 'Park Grass' UK grassland experiment: N and pH influence on microbial growth in grassland soils. FEMS Microbiology Ecology 76, 89–99. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.01032.x

Ruiz Herrera, L.F., Shane, M.W., López-Bucio, J., 2015. Nutritional regulation of root development: Nutritional regulation. WIREs Dev Biol 4, 431–443. https://doi.org/10.1002/wdev.183

Ruiz, S., Straub, I., Schymanski, S.J., Or, D., 2016. Experimental Evaluation of Earthworm and Plant Root Soil Penetration–Cavity Expansion Models Using Cone Penetrometer Analogs. Vadose Zone Journal 15.

Sabatier, S., Baradat, P., Barthelemy, D., 2003. Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of Cedrus atlantica (Endl.) Manetti ex. Carrière and Cedrus libani A. Rich (Pinaceae). Ann. For. Sci. 60, 19–29. https://doi.org/10.1051/forest:2002070

Saito, C., Ogawa, W., Kobayashi, H., Yamanaka, T., Fukuda, M., Yamada, A., 2018. In vitro ectomycorrhization of Tricholoma matsutake strains is differentially affected by soil type. Mycoscience 59, 89–97. https://doi.org/10.1016/j.myc.2017.09.002

Saiz-Fernández, I., De Diego, N., Sampedro, M.C., Mena-Petite, A., Ortiz-Barredo, A., Lacuesta, M., 2015. High nitrate supply reduces growth in maize, from cell to whole plant. Journal of Plant Physiology 173, 120–129. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.06.018

Santonja, M., Foucault, Q., Rancon, A., Gauquelin, T., Fernandez, C., Baldy, V., Mirleau, P., 2018. Contrasting responses of bacterial and fungal communities to plant litter diversity in a Mediterranean oak forest. Soil Biology and Biochemistry 125, 27–36. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.06.020

Santos Teixeira, J.A., ten Tusscher, K.H., 2019. The Systems Biology of Lateral Root Formation: Connecting the Dots. Molecular Plant 12, 784–803. https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.03.015

Saravesi, K., Markkola, A., Rautio, P., Roitto, M., Tuomi, J., 2008. Defoliation causes parallel temporal responses in a host tree and its fungal symbionts. Oecologia 156, 117–123. https://doi.org/10.1007/s00442-008-0967-4

Satomura, T., Fukuzawa, K., Horikoshi, T., 2007. Considerations in the study of tree fine-root turnover with minirhizotrons. Plant Root 1, 34–45. https://doi.org/10.3117/plantroot.1.34

Satrani, B., Ouadihi, N.E., Guedira, A., Frey-Klett, P., Arahou, M., Garbaye, J., 2009. Effet de la bactérisation des graines sur la croissance des plants de Cedrus atlantica Manetti. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 13, 367–372.

Savill, P., Wilson, S.M., 2015. Cedrus, true cedars silviculture and properties. Quarterly Journal of Forestry 109, 168–173.

Saxton, K.E., Rawls, W.J., 2006. Soil Water Characteristic Estimates by Texture and Organic Matter for Hydrologic Solutions. Soil Science Society of America Journal 70, 1569–1578. https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0117

Sbabdji, M., Kadik, B., 2011. Effects of Atlas cedar (Cedrus atlantica) defoliation on performance of the pine processionary moth (Thaumetopoea pityocampa). Journal of Pest Science 84, 213–217. https://doi.org/10.1007/s10340-010-0346-x

Shahzad, Z., Amtmann, A., 2017. Food for thought: how nutrients regulate root system architecture. Current Opinion in Plant Biology 39, 80–87. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.06.008

Shekhar, V., Stöckle, D., Thellmann, M., Vermeer, J.E.M., 2019. The role of plant root systems in evolutionary adaptation, in: Current Topics in Developmental Biology. Elsevier, pp. 55–80. https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.011

Shen, C., Xiong, J., Zhang, H., Feng, Y., Lin, X., Li, X., Liang, W., Chu, H., 2013. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. Soil Biology and Biochemistry 57, 204–211. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.07.013

Sheng, M., Chen, X., Zhang, X., Hamel, C., Cui, X., Chen, J., Chen, H., Tang, M., 2017. Changes in arbuscular mycorrhizal fungal attributes along a chronosequence of black locust (Robinia pseudoacacia) plantations can be attributed to the plantation-induced variation in soil properties. Science of The Total Environment 599–600, 273–283. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.199

Shkolnik-Inbar, D., Bar-Zvi, D., 2010. ABI4 Mediates Abscisic Acid and Cytokinin Inhibition of Lateral Root Formation by Reducing Polar Auxin Transport in Arabidopsis. Plant Cell 22, 3560–3573. https://doi.org/10.1105/tpc.110.074641

Siemens, J.A., Zwiazek, J.J., 2008. Root hydraulic properties and growth of balsam poplar (Populus balsamifera) mycorrhizal with Hebeloma crustuliniforme and Wilcoxina mikolae var. mikolae. Mycorrhiza 18, 393–401. https://doi.org/10.1007/s00572-008-0193-2

Signora, L., De Smet, I., Foyer, C.H., Zhang, H., 2002. ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in Arabidopsis: ABA mediates role of NO3 in root branching. The Plant Journal 28, 655–662. https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.01185.x

Singh, A.P., Fridman, Y., Holland, N., Ackerman-Lavert, M., Zananiri, R., Jaillais, Y., Henn, A., Savaldi-Goldstein, S., 2018. Interdependent Nutrient Availability and Steroid Hormone Signals Facilitate Root Growth Plasticity. Developmental Cell 46, 59-72.e4. https://doi.org/10.1016/j.devcel.2018.06.002

Singla, P., Kaur, S., 2018. Insights into Pivotal Role of Phytohormonal Cross Talk in Tailoring Underground Plant Root System Architecture, in: Soil Biology. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature, pp. 1–41.

Šmilauerová, M., Šmilauer, P., 2002. Morphological responses of plant roots to heterogeneity of soil resources. New Phytologist 154, 703–715. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00416.x

Smith, J.M., Whiteside, M.D., Jones, M.D., 2020. Rapid nitrogen loss from ectomycorrhizal pine germinants signaled by their fungal symbiont. Mycorrhiza 30, 407–417. https://doi.org/10.1007/s00572-020-00959-7

Smith, S., De Smet, I., 2012. Root system architecture: insights from Arabidopsis and cereal crops. Phil. Trans. R. Soc. B 367, 1441–1452. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0234

Smith-Ramesh, L.M., Reynolds, H.L., 2017. The next frontier of plant-soil feedback research: unraveling context dependence across biotic and abiotic gradients. J Veg Sci 28, 484–494. https://doi.org/10.1111/jvs.12519

Sniderhan, A.E., McNickle, G.G., Baltzer, J.L., 2018. Assessing local adaptation vs. plasticity under different resource conditions in seedlings of a dominant boreal tree species. AoB PLANTS 10. https://doi.org/10.1093/aobpla/ply004

Somerville, P.D., May, P.B., Livesley, S.J., 2018. Effects of deep tillage and municipal green waste compost amendments on soil properties and tree growth in compacted urban soils. Journal of Environmental Management 227, 365–374. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.09.004

Song, H., Lei, Y., Zhang, S., 2018. Differences in resistance to nitrogen and phosphorus deficiencies explain male-biased populations of poplar in nutrient-deficient habitats. Journal of Proteomics 178, 123–127. https://doi.org/10.1016/j.jprot.2017.11.013

Splawski, C.E., Regnier, E.E., Harrison, S.K., Bennett, M.A., Metzger, J.D., 2016. Weed Suppression in Pumpkin by Mulches Composed of Organic Municipal Waste Materials. horts 51, 720–726. https://doi.org/10.21273/HORTSCI.51.6.720

Sreenivasulu, N., Harshavardhan, V.T., Govind, G., Seiler, C., Kohli, A., 2012. Contrapuntal role of ABA: Does it mediate stress tolerance or plant growth retardation under long-term drought stress? Gene 506, 265–273. https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.06.076

Stöcklin, J., Armbruster, G.F.J., 2016. Environmental filtering, not local adaptation of established plants, determines the occurrence of seed- and bulbil-producing Poa alpina in a local flora. Basic and Applied Ecology 17, 586–595. https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.06.004

Strandby Andersen, U., Prado Córdova, J.P., Bräuner Nielsen, U., Kollmann, J., 2008. Provenance variation in germination and seedling growth of Abies guatemalensis Rehder. Forest Ecology and Management 255, 1831–1840. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.12.009

Street, I.H., Aman, S., Zubo, Y., Ramzan, A., Wang, X., Shakeel, S.N., Kieber, J.J., Schaller, G.E., 2015. Ethylene Inhibits Cell Proliferation of the Arabidopsis Root Meristem. Plant Physiol. 169, 338–350. https://doi.org/10.1104/pp.15.00415

Sun, J., Xu, Y., Ye, S., Jiang, H., Chen, Q., Liu, F., Zhou, W., Chen, R., Li, X., Tietz, O., Wu, X., Cohen, J.D., Palme, K., Li, C., 2009. Arabidopsis ASA1 Is Important for Jasmonate-Mediated Regulation of Auxin Biosynthesis and Transport during Lateral Root Formation. Plant Cell 21, 1495–1511. https://doi.org/10.1105/tpc.108.064303

Suz, L.M., Azul, A.M., Morris, M.H., Bledsoe, C.S., Martín, M.P., 2008. Morphotyping and Molecular Methods to Characterize Ectomycorrhizal Roots and Hyphae in Soil, in: Nautiyal, C.S., Dion, P. (Eds.), Molecular Mechanisms of Plant and Microbe Coexistence, Soil Biology. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 437–474. https://doi.org/10.1007/978-3-540-75575-3_18

Svenningsen, N.B., Watts-Williams, S.J., Joner, E.J., Battini, F., Efthymiou, A., Cruz-Paredes, C., Nybroe, O., Jakobsen, I., 2018. Suppression of the activity of arbuscular mycorrhizal fungi by the soil microbiota. ISME J 12, 1296–1307. https://doi.org/10.1038/s41396-018-0059-3

Szuba, A., 2015. Ectomycorrhiza of Populus. Forest Ecology and Management 347, 156–169. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.012

Szymanowska-Pułka, J., 2013. Form matters: morphological aspects of lateral root development. Annals of Botany 112, 1643–1654. https://doi.org/10.1093/aob/mct231

‘t Lam, G.P., Giraldo, J.B., Vermuë, M.H., Olivieri, G., Eppink, M.H.M., Wijffels, R.H., 2016. Understanding the salinity effect on cationic polymers in inducing flocculation of the

microalga Neochloris oleoabundans. Journal of Biotechnology 225, 10–17. https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2016.03.009

Tahir, S., Marschner, P., 2017. Clay Addition to Sandy Soil Reduces Nutrient Leaching—Effect of Clay Concentration and Ped Size. Communications in Soil Science and Plant Analysis 48, 1813–1821. https://doi.org/10.1080/00103624.2017.1395454

Talbot, J.M., Bruns, T.D., Smith, D.P., Branco, S., Glassman, S.I., Erlandson, S., Vilgalys, R., Peay, K.G., 2013. Independent roles of ectomycorrhizal and saprotrophic communities in soil organic matter decomposition. Soil Biology and Biochemistry 57, 282–291. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.10.004

Talbot, J.M., Bruns, T.D., Taylor, J.W., Smith, D.P., Branco, S., Glassman, S.I., Erlandson, S., Vilgalys, R., Liao, H.-L., Smith, M.E., Peay, K.G., 2014. Endemism and functional convergence across the North American soil mycobiome. Proceedings of the National Academy of Sciences 111, 6341–6346. https://doi.org/10.1073/pnas.1402584111

Tamasi, E., Stokes, A., Lasserre, B., Danjon, F., Berthier, S., Fourcaud, T., Chiatante, D., 2005. Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (Quercus robur L.) seedlings. Trees 19, 374–384. https://doi.org/10.1007/s00468-004-0396-x

Tan, B.-C., Joseph, L.M., Deng, W.-T., Liu, L., Li, Q.-B., Cline, K., McCarty, D.R., 2003. Molecular characterization of the Arabidopsis 9-cis epoxycarotenoid dioxygenase gene family. The Plant Journal 35, 44–56. https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01786.x

Tardieu, F., Zhang, J., Katerji, N., Bethenod, O., Palmer, S., Davies, W.J., 1992. Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying. Plant, Cell and Environment 15, 193–197. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb01473.x

Taskin, O., Eler, Ü., 1994. Some growth characteristics in lebanon cedar. Ann. Rech. For. Maroc T (27), 23–29.

Tedersoo, L., Jairus, T., Horton, B.M., Abarenkov, K., Suvi, T., Saar, I., Kõljalg, U., 2008. Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primers. New Phytologist 180, 479–490. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02561.x

Tedersoo, L., Sadam, A., Zambrano, M., Valencia, R., Bahram, M., 2010. Low diversity and high host preference of ectomycorrhizal fungi in Western Amazonia, a neotropical biodiversity hotspot. The ISME Journal 4, 465–471. https://doi.org/10.1038/ismej.2009.131

Tegeder, M., Masclaux-Daubresse, C., 2018. Source and sink mechanisms of nitrogen transport and use. New Phytologist 217, 35–53. https://doi.org/10.1111/nph.14876

Terrab, A., Hampe, A., Lepais, O., Talavera, S., Vela, E., Stuessy, T.F., 2008. Phylogeography of North African Atlas cedar (Cedrus atlantica, Pinaceae): Combined molecular and fossil data reveal a complex Quaternary history. American Journal of Botany 95, 1262–1269. https://doi.org/10.3732/ajb.0800010

Terrab, A., Paun, O., Talavera, S., Tremetsberger, K., Arista, M., Stuessy, T.F., 2006. Genetic diversity and population structure in natural populations of Moroccan Atlas cedar (Cedrus atlantica; Pinaceae) determined with cpSSR markers. American Journal of Botany 93, 1274–1280. https://doi.org/10.3732/ajb.93.9.1274

Thomas, P., 2013. Cedrus atlantica. The IUCN Red List of Threatened Species 2013 e.T42303A2970716. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42303A2970716.en

Thoms, C., Gattinger, A., Jacob, M., Thomas, F.M., Gleixner, G., 2010. Direct and indirect effects of tree diversity drive soil microbial diversity in temperate deciduous forest. Soil

Biology and Biochemistry 42, 1558–1565. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.030

Tian, H., Niu, T., Yu, Q., Quan, T., Ding, Z., 2013. Auxin gradient is crucial for the maintenance of root distal stem cell identity in Arabidopsis. Plant Signaling & Behavior 8, e26429. https://doi.org/10.4161/psb.26429

Tian, Q.-Y., Sun, P., Zhang, W.-H., 2009. Ethylene is involved in nitrate-dependent root growth and branching in Arabidopsis thaliana. New Phytologist 184, 918–931. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03004.x

Till, C., 1985. Recherches dendrochronologiques sur le Cèdre de l'Atlas (Cedrus atlantica (Endl.) Carrière) au Maroc. Université catholique de Louvain, Faculté des sciences.

Toth, J., 1980. Le cèdre dans quelques pays du pourtour méditerranéen et dans deux autres pays a grande importance forestière. forêt méditerranéenne t. II. n 1, 23–30.

Tracy, S.R., Black, C.R., Roberts, J.A., Dodd, I.C., Mooney, S.J., 2015. Using X-ray Computed Tomography to explore the role of abscisic acid in moderating the impact of soil compaction on root system architecture. Environmental and Experimental Botany 110, 11–18. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.09.003

Trivedi, P., Anderson, I.C., Singh, B.K., 2013. Microbial modulators of soil carbon storage: integrating genomic and metabolic knowledge for global prediction. Trends in Microbiology 21, 641–651. https://doi.org/10.1016/j.tim.2013.09.005

Tron, S., Bodner, G., Laio, F., Ridolfi, L., Leitner, D., 2015. Can diversity in root architecture explain plant water use efficiency? A modeling study. Ecological Modelling 312, 200–210. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.05.028

Trupiano, D., Di Iorio, A., Montagnoli, A., Lasserre, B., Rocco, M., Grosso, A., Scaloni, A., Marra, M., Chiatante, D., Scippa, G.S., 2012. Involvement of lignin and hormones in the response of woody poplar taproots to mechanical stress. Physiologia Plantarum 146, 39–52. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01601.x

Tu, Q., Deng, Y., Yan, Q., Shen, L., Lin, L., He, Z., Wu, L., Van Nostrand, J.D., Buzzard, V., Michaletz, S.T., Enquist, B.J., Weiser, M.D., Kaspari, M., Waide, R.B., Brown, J.H., Zhou, J., 2016. Biogeographic patterns of soil diazotrophic communities across six forests in the North America. Mol Ecol 25, 2937–2948. https://doi.org/10.1111/mec.13651

Twieg, B.D., Durall, D.M., Simard, S.W., Jones, M.D., 2009. Influence of soil nutrients on ectomycorrhizal communities in a chronosequence of mixed temperate forests. Mycorrhiza 19, 305–316. https://doi.org/10.1007/s00572-009-0232-7

Ubeda-Tomás, S., Beemster, G.T.S., Bennett, M.J., 2012. Hormonal regulation of root growth: integrating local activities into global behaviour. Trends in Plant Science 17, 326–331. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.02.002

Ushio, M., Balser, T.C., Kitayama, K., 2013. Effects of condensed tannins in conifer leaves on the composition and activity of the soil microbial community in a tropical montane forest. Plant Soil 365, 157–170. https://doi.org/10.1007/s11104-012-1365-6

van der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D., van Straalen, N.M., 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. Ecology Letters 11, 296–310. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x

van der Wal, A., van Veen, J.A., Smant, W., Boschker, H.T.S., Bloem, J., Kardol, P., van der Putten, W.H., de Boer, W., 2006. Fungal biomass development in a chronosequence of land abandonment. Soil Biology and Biochemistry 38, 51–60. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.04.017

Vandenkoornhuyse, P., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Van, A., Dufresne, A., 2015. The importance of the microbiome of the plant holobiont. New Phytol 206, 1196–1206. https://doi.org/10.1111/nph.13312

Vieira, Silva, Escobar, Silva, Moura, Oehl, Silva, 2020. Changes in an Arbuscular Mycorrhizal Fungi Community Along an Environmental Gradient. Plants 9, 52. https://doi.org/10.3390/plants9010052

von Aderkas, P., 2002. In Vitro Phenotypic Variation in Larch Cotyledon Number. International Journal of Plant Sciences 163, 301–307. https://doi.org/10.1086/338824

Walch-Liu, P., Liu, L.-H., Remans, T., Tester, M., Forde, B.G., 2006. Evidence that l -Glutamate Can Act as an Exogenous Signal to Modulate Root Growth and Branching in Arabidopsis thaliana. Plant and Cell Physiology 47, 1045–1057. https://doi.org/10.1093/pcp/pcj075

Walkley, A., Black, I.A., 1934. An examination of the Degtjareff method for determining organic carbon in soils: Effect of variations in digestion conditions and of inorganic soil constituents. Soil Sci 63, 251–263.

Wang, B., Qiu, Y.-L., 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. Mycorrhiza 16, 299–363. https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6

Wang, G.Z., Li, H.G., Christie, P., Zhang, F.S., Zhang, J.L., Bever, J.D., 2016. Plant-soil feedback contributes to intercropping overyielding by reducing the negative effect of take-all on wheat and compensating the growth of faba bean. Plant and Soil 415, 1–12. https://doi.org/10.1007/s11104-016-3139-z

Wang, M., He, D., Shen, F., Huang, J., Zhang, R., Liu, W., Zhu, M., Zhou, L., Wang, L., Zhou, Q., 2019. Effects of soil compaction on plant growth, nutrient absorption, and root respiration in soybean seedlings. Environmental Science and Pollution Research 26, 22835–22845. https://doi.org/10.1007/s11356-019-05606-z

Wang, Q., He, X.H., Guo, L.-D., 2012. Ectomycorrhizal fungus communities of Quercus liaotungensis Koidz of different ages in a northern China temperate forest. Mycorrhiza 22, 461–470. https://doi.org/10.1007/s00572-011-0423-x

Watson, G., 2004. Effect of Transplanting and Paclobutrazol on Root Growth of 'Green Column' Black Maple and 'Summit' Green Ash 5.

Weemstra, M., Sterck, F.J., Visser, E.J.W., Kuyper, T.W., Goudzwaard, L., Mommer, L., 2017. Fine-root trait plasticity of beech (Fagus sylvatica) and spruce (Picea abies) forests on two contrasting soils. Plant and Soil 415, 175–188. https://doi.org/10.1007/s11104-016-3148-y

Werner, T., 2003. Cytokinin-Deficient Transgenic Arabidopsis Plants Show Multiple Developmental Alterations Indicating Opposite Functions of Cytokinins in the Regulation of Shoot and Root Meristem Activity. THE PLANT CELL ONLINE 15, 2532–2550. https://doi.org/10.1105/tpc.014928

Whalley, W.R., Leeds-Harrison, P.B., Clark, L.J., Gowing, D.J.G., 2005. Use of effective stress to predict the penetrometer resistance of unsaturated agricultural soils. Soil and Tillage Research 84, 18–27. https://doi.org/10.1016/j.still.2004.08.003

Williams, M.A., Rice, C.W., 2007. Seven years of enhanced water availability influences the physiological, structural, and functional attributes of a soil microbial community. Applied Soil Ecology 35, 535–545. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.09.014

Wu, G., Lewis, D.R., Spalding, E.P., 2007. Mutations in Arabidopsis Multidrug Resistance-Like ABC Transporters Separate the Roles of Acropetal and Basipetal Auxin Transport in Lateral Root Development. Plant Cell 19, 1826–1837. https://doi.org/10.1105/tpc.106.048777

Wu, P., Ma, L., Hou, X., Wang, M., Wu, Y., Liu, F., Deng, X.W., 2003. Phosphate starvation triggers distinct alterations of genome expression in arabidopsis roots and leaves. Plant Physiology 132, 1260–1271. https://doi.org/10.1104/ pp.103.021022

Wu, Z., Hao, Z., Sun, Y., Guo, L., Huang, L., Zeng, Y., Wang, Y., Yang, L., Chen, B., 2016. Comparison on the structure and function of the rhizosphere microbial community

between healthy and root-rot Panax notoginseng. Applied Soil Ecology 107, 99–107. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.05.017

Wyatt, S.E., Kiss, J.Z., 2013. Plant tropisms: From Darwin to the International Space Station. American Journal of Botany 100, 1–3. https://doi.org/10.3732/ajb.1200591

Xi, N., Chu, C., Bloor, J.M.G., 2018. Plant drought resistance is mediated by soil microbial community structure and soil-plant feedbacks in a savanna tree species. Environmental and Experimental Botany 155, 695–701. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.013

Xu, Z., Yu, G., Zhang, X., He, N., Wang, Q., Wang, S., Xu, X., Wang, R., Zhao, N., 2018. Biogeographical patterns of soil microbial community as influenced by soil characteristics and climate across Chinese forest biomes. Applied Soil Ecology 124, 298–305. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.11.019

Yan, J., Wang, B., Zhou, Y., 2017. A root penetration model of Arabidopsis thaliana in phytagel medium with different strength. Journal of Plant Research 130, 941–950. https://doi.org/10.1007/s10265-017-0926-4

Yang, N., Ji, L., Salahuddin, Yang, Y., Yang, L., 2018. The influence of tree species on soil properties and microbial communities following afforestation of abandoned land in northeast China. European Journal of Soil Biology 85, 73–78. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2018.01.003

Yao, Q., Wang, L.R., Zhu, H.H., Chen, J.Z., 2009. Effect of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on root system architecture of trifoliate orange (Poncirus trifoliata L. Raf.) seedlings. Scientia Horticulturae 121, 458–461. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2009.03.013

Yao, X., Zhang, N., Zeng, H., Wang, W., 2018. Effects of soil depth and plant–soil interaction on microbial community in temperate grasslands of northern China. Science of The Total Environment 630, 96–102. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.155

Yao, Y., Sun, H., Xu, F., Zhang, X., Liu, S., 2011. Comparative proteome analysis of metabolic changes by low phosphorus stress in two Brassica napus genotypes. Planta 233, 523–537. https://doi.org/10.1007/s00425-010-1311-x

Yoneyama, Kaori, Xie, X., Kusumoto, D., Sekimoto, H., Sugimoto, Y., Takeuchi, Y., Yoneyama, Koichi, 2007. Nitrogen deficiency as well as phosphorus deficiency in sorghum promotes the production and exudation of 5-deoxystrigol, the host recognition signal for arbuscular mycorrhizal fungi and root parasites 8.

Young, I.M., Montagu, K., Conroy, J., Bengough, A.G., 1997. Mechanical impedance of root growth directly reduces leaf elongation rates of cereals. New Phytologist 135, 613–619. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00693.x

Yuan, Z.Y., Chen, H.Y.H., 2010. Fine Root Biomass, Production, Turnover Rates, and Nutrient Contents in Boreal Forest Ecosystems in Relation to Species, Climate, Fertility, and Stand Age: Literature Review and Meta-Analyses. Critical Reviews in Plant Sciences 29, 204–221. https://doi.org/10.1080/07352689.2010.483579

Zak, J., Willig, M., Moorhead, D., Wildman, H., 1994. Functional diversity of microbial communities: A quantitative approach. Soil Biology and Biochemistry 26, 1101–1108. https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)90131-7

Zha, G., Wang, B., Liu, J., Yan, J., Zhu, L., Yang, X., 2016. Mechanical touch responses of Arabidopsis TCH1-3 mutant roots on inclined hard-agar surface. International Agrophysics 30, 105–111. https://doi.org/10.1515/intag-2015-0065

Zhang, H., Rong, H., Pilbeam, D., 2007. Signalling mechanisms underlying the morphological responses of the root system to nitrogen in Arabidopsis thaliana. Journal of Experimental Botany 58, 2329–2338. https://doi.org/10.1093/jxb/erm114

Zhang, M., Wang, N., Zhang, J., Hu, Y., Cai, D., Guo, J., Wu, D., Sun, G., 2019. Soil Physicochemical Properties and the Rhizosphere Soil Fungal Community in a Mulberry (Morus alba L.)/Alfalfa (Medicago sativa L.) Intercropping System. Forests 10, 167. https://doi.org/10.3390/f10020167

Zhang, Y., Jiao, Y., Liu, Z., Zhu, Y.-X., 2015. ROW1 maintains quiescent centre identity by confining WOX5 expression to specific cells. Nat Commun 6, 6003. https://doi.org/10.1038/ncomms7003

Zhang, Y., Yu, P., Peng, Y.-F., Li, X.-X., Chen, F.-J., Li, C.-J., 2012. Fine Root Patterning and Balanced Inorganic Phosphorus Distribution in the Soil Indicate Distinctive Adaptation of Maize Plants to Phosphorus Deficiency. Pedosphere 22, 870–877. https://doi.org/10.1016/S1002-0160(12)60073-3

Zhang, Z., Li, N., Xiao, J., Zhao, C., Zou, T., Li, D., Liu, Q., Yin, H., 2018. Changes in plant nitrogen acquisition strategies during the restoration of spruce plantations on the eastern Tibetan Plateau, China. Soil Biology and Biochemistry 119, 50–58. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.01.002

Zhao, F., Kang, D., Han, X., Yang, G., Yang, G., Feng, Y., Ren, G., 2015. Soil stoichiometry and carbon storage in long-term afforestation soil affected by understory vegetation diversity. Ecological Engineering 74, 415–422. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.11.010

Zhou, T., Du, Y., Ahmed, S., Liu, T., Ren, M., Liu, W., Yang, W., 2016. Genotypic Differences in Phosphorus Efficiency and the Performance of Physiological Characteristics in Response to Low Phosphorus Stress of Soybean in Southwest of China. Frontiers in Plant Science 7. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01776

Zhu, Q., Riley, W.J., Tang, J., Koven, C.D., 2016. Multiple soil nutrient competition between plants, microbes, and mineral surfaces: model development, parameterization, and example applications in several tropical forests. Biogeosciences 13, 341–363. https://doi.org/10.5194/bg-13-341-2016

Zin el Abidine, A.Z., Lamhamedi, M.S., Taoufik, A., 2013. Relations hydriques des arbres sains et dépérissants de Cedrus atlantica M. au Moyen Atlas Tabulaire au Maroc. Geo-Eco-Trop 37, 157–176.

Zobel, R.W., Waisel, Y., 2010. A plant root system architectural taxonomy: A framework for root nomenclature. Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology 144, 507–512. https://doi.org/10.1080/11263501003764483

Annexe

La liste des caractères morphologiques, morpho-anatomiques et chimiques utilisée pour la classification des différentes morphotypes formés par les plantules de *Cedrus atlantica* M ; construite selon la plateforme http://www.deemy.de/.

Mycorrhizal system

- length
- Types of branching
- Surface
- Color

Morphology mycorrhizal system

- tips {per 10 mm} number
- ramification index
- ramification orders
- abundance
- main axis diameter
- taste {after 2-3 min chewing}
- rhizomorphs as stout, short, conical structures presence-abundance
- rhizomorphs as stout, short, conical structures position
- rhizomorphs as short mycorrhiza-like outgrowths with blunt tips presence
- rhizomorphs presence
- rhizomorphs frequency
- exploration type

Morphology unramified ends

- mantle hydrophobicity presence
- shape
- shape {of distal end}
- length
- diameter
- colour
- after injury colour
- older parts colour
- cortical cells visibility
- surface visibility
- mantle transparency
- mantle laticifers visibility
- mantle secreted latex {after scratching mantle} presence
- mantle secreted latex {after scratching mantle} colour-habit
- mantle dots presence-colour
- mantle carbonizing presence
- mantle surface habit
- mantle surface kind
- emanating hyphae presence (25×)
- emanating hyphae abundance (25×)
- emanating hyphae distribution

Morphology rhizomorphs

- diameter
- cross-section shape
- colour
- after injury colour
- ramification kind-frequency
- connection to mantle kind
- origin location
- connection to substrate
- margin habit
- dimorphism presence

Morphology of sclerotia

- presence
- abundance
- shape
- diameter
- length
- colour
- formation location

Anatomy entire mycorrhiza

- emanating elements presence-type
- emanating elements cystidia location
- crystals presence

- crystals location
- laticifers presence
- laticifers location
- laticifers shape
- laticifers ramification presence-abundance
- laticifers septa presence
- laticifers contents colour
- laticifers cell length
- laticifers cell diameter
- laticifers cell wall thickness
- laticiferous solitary (gloeoplerous) cells presence
- blue granules presence
- blue granules location

Anatomy mantle

- completeness
- matrix presence
- matrix location

Anatomy mantle outer mantle layer {apart from tip}

- organisation
- cell shape
- mantle type
- hyphal net cells shape
- hyphal net cells diameter
- hyphal net cell walls habit
- hyphal net clamps presence
- mound cells shape
- mound cells diameter
- mound cells length
- mound cells cell wall thickness
- mound cells cell wall kind
- mound cells granular contents
- clavate end cell cover presence
- matrix kind
- hyphal system kind
- hyphae arrangement
- hyphae short protrusions presence
- hyphae sticky matrix on hyphal surface presence
- pores between cells presence
- pores between cells abundance
- hyphae hyphal junctions angle {between}
- septa thickness {relative to cell walls}
- septa clamps presence
- septa clamps abundance
- cell shape
- cell pigment location-colour
- cell contents presence-kind
- cell diameter
- cell length
- cell density
- cell wall thickness
- cell wall with globular thickenings
- cell wall surface habit
- cell wall projections presence
- cell wall projections abundance
- cell wall projections shape
- crystals presence-shape
- crystals diameter
- crystals length
- drops of exuded pigment presence
- roundish plasmatically yellow cells presence
- roundish plasmatically yellow cells diameter
- roundish plasmatically yellow cells length
- pigment granula on surface presence
- blue granules location

Anatomy mantle outer mantle layer {of ectomycorrhizal tip}

- organisation
- matrix kind
- hyphae diameter
- cell density

Anatomy mantle middle mantle layer

- presence
- organisation
- matrix kind
- hyphae arrangement
- cell shape
- incomplete septa presence
- cell pigment location-colour
- cell diameter
- cell length
- cell density

- cell contents presence-kind
- cell wall thickness
- cell wall surface habit
- crystals diameter
- crystals length
- cell blue granules location

Anatomy mantle inner mantle layer

- organisation
- matrix kind
- hyphae arrangement
- cell shape
- hyphae vessel-like presence
- hyphae vessel-like diameter
- hyphae vessel-like wall thickness
- septa thickness
- septa clamps presence
- cell pigment location-colour
- cell diameter
- cell length
- cell density
- cell contents presence-kind
- cell blue granules location

Anatomy mantle longitudinal section

- mantle thickness {apart from tip}
- mantle thickness {at ectomycorrhizal tip}
- calyptra cell remnants presence
- calyptra cell remnants type
- mantle different layers presence
- outer mantle layer organisation
- outer mantle layer hyphae tangentially length
- outer mantle layer hyphae radially diameter
- middle mantle layer presence
- middle mantle layer organisation
- middle mantle layer hyphae tangentially length
- middle mantle layer hyphae tangentially length
- inner mantle layer organisation
- inner mantle layer hyphae tangentially length
- inner mantle layer hyphae radially diameter
- unlayered mantle organization
- unlayered mantle hyphae tangentially length
- unlayered mantle hyphae radially diameter
- tannin cells presence
- tannin cells rows number
- tannin cells shape
- tannin cells tangentially length
- tannin cells radially diameter
- tannin cells mean tangenial length TCt
- tannin cells mean shape-ratio TCq
- cortical (epidermal) cells shape
- cortical (epidermal) cells tangentially length
- cortical (epidermal) cells radially diameter
- cortical (epidermal) cells mean tangential length CCt (ECt)
- cortical (epidermal) cells mean shape-ratio CCq (ECq)
- Hartig net presence
- Hartig net kind
- hyphal cells around tannin cells shape
- hyphal cells around tannin cells thickness
- hyphal rows around tannin cells number
- hyphal cells around cortical (epidermal) cells shape
- hyphal cells around cortical cells (epidermal) thickness
- hyphal rows around cortical (epidermal) cells number
- Hartig net structure {in plan view}
- Hartig net lobes width
- Hartig net lobes septa presence
- laticifers diameter

Anatomy mantle cross-section

- calyptra cell remnants presence
- calyptra cell remnants kind
- mantle different layers presence
- outer mantle layer organisation

- outer mantle layer hyphae tangentially length
- outer mantle layer hyphae radially diameter
- middle mantle layer presence
- middle mantle layer organisation
- middle mantle layer hyphae tangentially length
- middle mantle layer hyphae radially diameter
- inner mantle layer organisation
- inner mantle layer hyphae tangentially length
- inner mantle layer hyphae radially diameter
- unlayered mantle organization
- unlayered mantle hyphae tangentially length
- unlayered mantle hyphae radially diameter
- tannin cells presence
- tannin cells rows number
- tannin cells shape
- tannin cells tangentially length
- tannin cells radially diameter
- tannin cells mean tangential length TCt
- tannin cells mean shape-ratio TCq
- cortical (epidermal) cells shape
- cortical (epidermal) cells tangentially length
- cortical (epidermal) cells radially diameter
- cortical (epidermal) cells mean tangential length CCt
- cortical (epidermal) cells mean shape-ratio CCq
- Hartig net presence
- Hartig net kind
- hyphal cells around tannin cells shape
- hyphal cells around tannin cells thickness
- hyphal rows around tannin cells number
- hyphal cells around cortical (epidermal) cells shape
- hyphal cells around cortical (epidermal) cells thickness
- hyphal rows around cortical (epidermal) cells number
- Hartig net lobes width
- Hartig net lobes septa presence
- Hartig net structure {in plan view}
- laticifers diameter

Anatomy emanating elements

- intrahyphal hyphae presence
- intrahyphal hyphae clamps presence
- septal pores configuration
- backwards-oriented ramifications presence
- backwards-oriented clamps presence

Anatomy emanating elements anastomoses

- type
- surface habit
- cell wall thickness {relative to remaining cell walls}
- anastomosal bridge thickness {relative to hyphae}
- location

Anatomy emanating elements rhizomorphs

- type
- nodia presence
- internal nodia presence
- gelatinous matrix presence
- gelatinized hyphae presence
- clamps presence
- hyphae distinctly different diameter
- cup-like structures on surface presence
- conical young side-branches presence
- a "ball" of intertwined, ramified, thin hyphae presence
- hyphae solitary thick-walled hyphae presence
- hyphae contents presence-kind
- hyphae ampullate, trumpet-like inflated presence
- hyphae ampullate inflations thickness
- hyphae roundish plasmatically yellow cells presence

- hyphae roundish plasmatically yellow cells diameter
- hyphae roundish plasmatically yellow cells length
- ladder-like hyphae diameter
- ladder-like hyphae wall thickness
- hyphae vessel-like or thickened hyphae presence
- hyphae vessel-like or thickened hyphae cell diameter
- hyphae vessel-like or thickened hyphae cell length
- hyphae vessel-like or thickened hyphae cell pigment location-colour
- hyphae vessel-like or thickened hyphae cell wall thickness
- hyphae vessel-like or thickened hyphae ramification {at septum}
- hyphae vessel-like or thickened hyphae octahedral or hexagonal proteinaceous crystals
- hyphae central remaining hyphae pores habit
- hyphae central remaining hyphae septa thickness {relative to cell walls}
- hyphae central remaining hyphae cell pigment location-colour
- hyphae central remaining hyphae cell diameter
- hyphae central remaining hyphae cell length
- hyphae central remaining hyphae cell wall thickness
- surface cells which stain in sulpho-vanillin presence
- inflated surface cells not staining in sulpho-vanillin presence
- hyphae peripheral hyphae shape
- hyphae peripheral hyphae cell pigment location-colour
- hyphae peripheral hyphae cell diameter
- hyphae peripheral hyphae cell length
- hyphae peripheral hyphae cell wall thickness
- hyphae peripheral hyphae surface habit
- hyphae peripheral hyphae crystals presence-shape
- hyphae peripheral hyphae crystals diameter
- hyphae peripheral hyphae crystals length
- hyphae peripheral hyphae drops of exuded pigment presence
- blue granules location

Anatomy emanating hyphae

- shape
- ramification presence
- ramification kind
- ramification distance {from septum}
- ramification side-branches at septum number
- point of ramification thickness {relative to main part of branch}
- cell pigment location-colour
- pigment presence-distribution
- cell contents presence-kind
- drops of exuded pigment presence
- septa clamps presence
- septa clamps surface kind
- septa clamps outline {in dorsal view}
- septa clamps width {relative to hypha in dorsal view}
- septa clamps outline {in lateral view}
- septa clamps width {relative to hypha in lateral view}
- septa clamps hole presence
- septa clamps blister-like structure {at basis} presence
- secondary septa presence
- secondary septa abundance
- secondary septa distribution
- cell shape
- cell shape {at distal end}
- cell diameter
- cell length
- cell wall surface habit
- cell wall surface structures shape
- cell wall thickness

- cell wall layers number
- cell wall thickness at tip {relative to remaining cell wall}
- cell wall {apart from tip} evenness
- crystals presence shape
- crystals orientation
- crystals diameter
- crystals length
- warts presence
- warts length

Anatomy cystidia type1

- presence
- density
- apical knobs number
- apical knobs arrangement
- apical knobs shape
- apical knobs diameter
- apical knobs length
- apical knobs wall thickness
- apical knobs cell wall thickness {relative to cystidial body}
- ramification presence-position
- ramification type
- branches ramification presence
- acanthocystidia side-branches length
- acanthocystidia side-branches diam
- septa presence
- septa kind
- septa distance {between}
- septa number
- basal clamp walls abruptly thick
- foot cell presence
- diameter {proximal}
- diameter {medial}
- diameter {distal}
- length
- shape factor
- cell wall colour
- cell wall colour {relative to mantle cells}
- cell wall thickness
- cell wall thickness {relative to mantle cells}
- cell wall evenness
- surface habit
- contents presence
- contents type

Anatomy cystidia type2

- type
- density
- apical knobs number
- apical knobs arrangement
- apical knobs shape
- apical knobs diameter
- apical knobs length
- apical knobs wall thickness
- apical knobs cell wall thickness {relative to cystidial body}
- ramification presence-position
- ramification type
- septa presence
- septa kind
- septa distance
- septa number
- basal clamp walls abruptly thick
- foot cell presence
- diameter {proximal}
- diameter {medial}
- diameter {distal}
- length
- shape factor
- cell wall colour
- cell wall colour {relative to mantle cells}
- cell wall thickness
- cell wall evenness
- cell wall thickness {relative to mantle cells}
- surface habit
- contents presence
- contents type

Anatomy of chlamydospores

- presence
- type
- colour
- diameter
- length

Anatomy sclerotia

- internal structure organisation
- center structure habit

Anatomy haustoria

- presence
- abundance
- frequency
- shape
- diameter

Anatomy siderophilous granulations

- presence
- frequency
- arrangement
- diameter

Chemical reactions

- with acetic acid
- with fuchsin reactive
- with congo red
- with cotton blue
- with ethanol 70% presence
- with FEA presence
- with FeSO4 presence
- with guaiac presence
- with KOH 10% presence
- with methylene blue presence
- with phenole presence
- with sudan III presence
- with sulpho-vanillin presence
- with toluidin blue presence
- with trypan blue presence
- with water presence