

# Diversité des champignons endomycorhiziens de l'arganier et potentiel mycorrhizogène des sols rhizosphériques des arganeraies du Sud-Ouest marocain

Imane OUALLAL<sup>1</sup>  
Younes ABBAS<sup>2</sup>  
Sara ECH-CHEDDADI<sup>1</sup>  
Mohamed OUAJDI<sup>3</sup>  
Moussa OUHADACH<sup>1</sup>  
Houda EL YACOUBI<sup>1</sup>  
Benaïssa KERDOUH<sup>3</sup>  
Younes EL GOUMI<sup>4</sup>  
Atmane ROCHDI<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Université Ibn Tofaïl  
Unité d'agrophysiologie  
et phytobiotechnologie  
BP242, Kénitra  
Maroc

<sup>2</sup> Université Sultan Moulay Slimane  
Faculté polydisciplinaire  
Laboratoire polyvalent R&D  
BP 592, Béni Mellal  
Maroc

<sup>3</sup> Centre de recherche forestière  
BP 763, Rabat  
Maroc

<sup>4</sup> Agence Nationale des Plantes  
Médicinales et Aromatiques  
Laboratoire de Phyto-Biotechnologie  
Taounate  
Maroc

**Auteur correspondant /  
Corresponding author:**  
Imane Ouallal –  
[imaneouallal@gmail.com](mailto:imaneouallal@gmail.com)



**Photo 1.**  
Vue d'une partie de l'Arganeraie de Lekhssas.  
Photo I. Ouallal.

Doi : 10.19182/bft2018.338.a31678 – Droit d'auteur © 2018, Bois et Forêts des Tropiques © Cirad – Date de soumission : 14 septembre 2017 ; date d'acceptation : 14 juin 2018 ; date de publication : 1<sup>er</sup> décembre 2018.



Licence Creative Commons :  
Attribution - Pas de Modification 4.0 International.  
Attribution-NoDerivatives 4.0 International (CC BY-ND 4.0)

## Citer l'article / To cite the article

Ouallal I., Abbas Y., Ech-cheddadi S., Ouajdi M., Ouhadach M., El Yacoubi H., Benaïssa K., El Goumi Y., Rochdi A., 2018. Diversité des champignons endomycorhiziens de l'arganier et potentiel mycorrhizogène des sols rhizosphériques des arganeraies du Sud-Ouest marocain. Bois et Forêts des Tropiques, n° 338 : 73-86. Doi : <https://doi.org/10.19182/bft2018.338.a31678>

## RÉSUMÉ

### Diversité des champignons endomycorhiziens et potentiel mycorrhizogène des sols rhizosphériques des arganeraies du Sud-Ouest marocain

L'arganier, *Argania spinosa*, est une espèce endémique du Maroc, structurant des formations forestières remarquables et façonnant un terroir agricole original. Si son statut mycorrhizien a été largement étudié, la diversité mycorrhizienne associée et son efficacité, en tenant compte du lien avec les contextes pédo-climatiques et la diversité des territoires de l'arganier, demeure méconnue. Aussi, neuf arganeraies du Sud-Ouest marocain ont fait l'objet d'investigations afin, d'une part, d'explorer la diversité des communautés de champignons mycorrhiziens associés à cet arbre dans diverses situations édapho-climatiques et, d'autre part, d'évaluer le potentiel mycorrhizogène des environnements rhizosphériques, en vue de les exploiter comme sources d'inocula. L'examen microscopique des racines de l'arganier confirme la mycotrophie de l'espèce et sa dépendance aux champignons mycorrhiziens arbusculaires (CMA), quel que soit le site prospecté. Les spores de CMA isolées des sols rhizosphériques des arganeraies étudiées restent de faible densité. Les corrélations entre les différents morphotypes sont très hautement significatives au sein du genre *Glomus*. Dans certains sites, une corrélation positive apparaît entre la densité de spores et l'intensité de mycorrhization des racines. Une corrélation négative se présente entre le potentiel mycorrhizien des neuf sols étudiés et les propriétés chimiques des sols. Ces résultats suggèrent que d'autres facteurs édaphiques (propriétés biologiques des sols, par exemple) ou le degré de perturbation des sols des arganeraies, lié aux usages agricoles et au pâturage, pourraient influencer fortement le processus de mycorrhization de l'arganier. Il en est ainsi de la performance des spores mycorrhiziennes, ce qui conduit à devoir éviter de contre-sélectionner des CMA inefficients en matière de survie et de croissance de l'arganier, qu'il s'agisse de production en pépinières forestières ou de réhabilitation en milieu naturel.

**Mots-clés :** *Argania spinosa*, champignons mycorrhiziens, potentiel infectieux mycorrhizogène, rhizosphère, biodiversité, Maroc.

## ABSTRACT

### Diversity of endomycorrhizal fungi on argan tree roots and potential for mycorrhizal development in the soil rhizosphere of argan stands in south-western Morocco

*Argania spinosa*, the argan tree, is endemic to Morocco and a key species in woodlands of outstanding interest that shape a unique agricultural landscape. While its mycorrhizal status has been extensively studied, the diversity and efficiency of associated mycorrhiza, taking the pedo-climate relationship into account as well as the diversity of argan habitats, is largely unknown. For this reason, this study investigated nine argan woodlands in south-western Morocco in order to (i) explore the diversity of mycorrhizal fungi communities associated with argan trees in different soil and climate conditions and (ii) assess the potential for the development mycorrhizal communities in rhizosphere environments, with a view to their use as sources of inocula. Microscope examinations of argan roots confirmed the mycotrophic character of the species and its dependence on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in all the sites prospected. The AMF spores isolated from the soil rhizospheres in the argan stands studied are found in low densities. The correlations between the different morphotypes are very highly significant in the *Glomus* genus. For some sites, a positive correlation appears between the density of spores and the degree of root mycorrhization, while the mycorrhizal potential of the nine soils studied is negatively correlated with the chemical properties of the soils. These results suggest that other edaphic factors (e.g. biological soil properties), or soil disturbance in the argan stands due to farming or grazing, could strongly influence the mycorrhization process. This is the case with the performance of the mycorrhizal spores, which indicates a need to avoid counter-selecting AMF that are not effective in terms of argan tree survival and growth, whether the trees are grown in forestry nurseries or in the natural environment for woodland rehabilitation.

**Keywords:** *Argania spinosa*, mycorrhizal fungi, mycorrhizal infection potential, rhizosphere, biodiversity, Morocco.

## RESUMEN

### Diversidad de hongos endomicorizas del argán y potencial micorrizógeno de los suelos rizosféricos de los bosques de argán del sudoeste marroquí

El argán, *Argania spinosa*, es una especie endémica de Marruecos que estructura formaciones forestales destacables y conforma una tierra agrícola original. Aunque su estado micorrícico ha sido ampliamente estudiado, la diversidad micorrícica asociada y su eficacia, teniendo en cuenta la relación con los contextos pedoclimáticos y la diversidad de los territorios del argán, continúa sin conocerse. Así, nueve bosques de argán del sudoeste marroquí han sido objeto de investigación para (i) explorar la diversidad de las comunidades de hongos micorrícicos asociados a este árbol en diversas situaciones edafoclimáticas, y (ii) evaluar el potencial micorrizógeno de los entornos rizosféricos, en vistas a una explotación como fuentes de inocula. El examen microscópico de las raíces del argán confirma la microtrofia de la especie y su dependencia de los hongos micorrizas arbusculares (HMA), independientemente de donde se prospecte. Las esporas de HMA aisladas en suelos rizosféricos de los bosques de argán estudiados continúan siendo de baja densidad. Las correlaciones entre diferentes morfotipos son muy altamente significativas en el seno del género *Glomus*. En ciertos lugares, aparece una correlación positiva entre la densidad de esporas y la intensidad de micorrización de las raíces. Se encuentra una correlación negativa entre el potencial micorrícico de los nueve suelos y las propiedades químicas de los suelos. Estos resultados sugieren que otros factores edáficos (ej. propiedades biológicas de los suelos) o el grado de alteración de los suelos de los bosques de argán, relacionado con los usos agrícolas y el pastoreo, podrían influir fuertemente en el proceso de micorrización del argán. Este rendimiento de las esporas micorrícicas implica que se debe evitar contra-seleccionar HMA ineficientes en materia de supervivencia y de crecimiento del argán, tanto si se trata de producción en viveros forestales como de rehabilitación en medio natural.

**Palabras clave:** *Argania spinosa*, hongos micorrizas, potencial infeccioso, micorrícico, rizosfera, biodiversidad, Marruecos.

## Introduction

L'arganier (*Argania spinosa*), « arbre providentiel » du Sud-Ouest marocain, fait partie du patrimoine universel de l'Unesco depuis 1998. Cette espèce endémique du Sud atlantique du Maroc représente un cas emblématique du patrimoine génétique marocain. L'arganier fait l'objet depuis assez longtemps d'une exploitation à des fins de recherche scientifique fondamentale et de développement de produits divers (alimentaires, pharmaceutiques et cosmétiques) ayant trait aux utilités multiples de l'arganeraie (intérêt écologique, vocation fruitière, utilisations pastorale et forestière).

Au Maroc, l'arganeraie couvre une aire approximative de 828 000 hectares (M'Hirit *et al.*, 1998). L'arganier est adapté aux régions arides et semi-arides où il joue un rôle très important dans la lutte contre la désertification et l'érosion. Cependant, en plus des effets du changement climatique global (succession et allongement des périodes de sécheresse), les écosystèmes à arganier sont menacés par la pression anthropique croissante (pression démographique, ramassage systématique des fruits, labours et développement de l'agriculture irriguée, prélèvement du bois, abrutissement et surpâturage aérien par les chèvres). Cette pression provoque une régression des arganeraies, aussi bien en superficie qu'en densité, ainsi qu'un vieillissement des populations en raison d'une faible régénération (Nouaim, 1991). Durant le dernier siècle, environ 50 % de son territoire a été perdu (600 ha/an) et sa densité moyenne est passée de 100 à 30 arbres par hectare (Abourouh, 2007). L'arganeraie, qui constitue un milieu naturel exceptionnel et un terroir agricole original, est donc fortement menacée.

Les terres des arganeraies marocaines sont de la sorte souvent perturbées, ce qui peut conduire à une faiblesse du potentiel mycorrhizogène des sols (Benabid, 2000). Par ailleurs, les champignons mycorrhiziens à arbuscules (CMA) présents naturellement dans les agrosystèmes sont à prendre en considération pour une agriculture plus durable, qui tienne compte de l'écologie et de la biologie du sol (Van der Heijden, 2001). L'inoculation des plantes par les CMA peut non seulement faciliter leur installation (Smith et Read, 2008 ; Alguacil, 2011), mais aussi améliorer les propriétés physico-chimiques et biologiques des sols (Rillig et Mumme, 2006 ; Schmid *et al.*, 2008).

Dans le cadre du Plan Maroc Vert, le Maroc s'est engagé à entreprendre des réexamens radicaux en faveur d'une meilleure valorisation et une gestion durable de ses ressources naturelles. En outre, la sauvegarde des espèces indigènes les mieux adaptées à leur milieu nécessite d'utiliser des biotechnologies impliquant la multiplication de plants sélectionnés sur des critères de production et de résistance aux maladies ou aux stress de l'environnement, en accordant une importance particulière à la gestion du système racinaire (Abourouh, 1992). En effet, la biodiversité et les liens fonctionnels entre les organismes sont les bases de la stabilité, de la productivité et de la résilience des écosystèmes (Tilman et Downing, 1994). Les mycorrhizes participent de ces liens en offrant aux plantes des avantages bénéfiques à leur survie. L'utilisation de micro-organismes

bénéfiques pour la régénération des espèces forestières est une voie raisonnée de réduction des apports d'intrants et de préservation des écosystèmes forestiers (Nouaim et Chaussod, 1997). Selon Malusá *et al.* (2014), les inoculations microbiennes et fongiques constituent des sources respectueuses de l'environnement, en faveur de la production d'engrais organiques.

Selon Kenny *et al.* (2009), il n'y a pas d'étude exhaustive de la diversité des CMA associés à l'arganier. Il nous apparaissait donc judicieux de caractériser la diversité mycorrhizienne associée à cet arbre, en tenant compte du lien avec les contextes pédoclimatiques (semi-aride, aride et saharien) et la diversité des territoires de l'arganier (continental, côtier, montagne et plaine). L'objectif de cette étude était, d'une part, d'explorer, au sein des arganeraies du Sud-Ouest marocain, la diversité des communautés de champignons mycorrhiziens associés à l'arganier dans différentes situations édapho-climatiques et, d'autre part, d'évaluer le potentiel mycorrhizogène des environnements rhizosphériques.

## Matériel et méthodes

### Sites d'étude

Neuf sites (Safi, Essaouira, Admine, Amskrout plaine, Amskrout montagne, Imouzzer, Argana, Lekhssas et Bouzakarne) d'arganiers situés dans le semi-aride et l'aride méditerranéen ont été prospectés. Ces stations représentant différentes conditions écogéographiques des arganeraies du Sud-Ouest marocain (tableau I). Les principales espèces associées à l'arganier dans les différents sites prospectés sont *Olea maroccana*, *Thymus satureioides*, *Polygala balansae*, *Periploca angustifolia*, *Euphorbia beaumierana*, *Euphorbia echini*, *Euphorbia regis jubae*, *Acacia gummifera*, *Hesperolaburnum platycarpum* et *Hammada scoparia*.

### Échantillonnage pour le prélèvement de sols et de racines

Le prélèvement des échantillons a été effectué en février 2013 dans les neuf arganeraies. Notre stratégie d'échantillonnage a consisté à éliminer d'abord les racines des plantes accompagnatrices. Nous avons aussi considéré la distribution verticale des champignons avant de récolter nos échantillons.

Cinq arganiers adultes, représentatifs de l'aspect général des pieds de chaque station, ont été échantillonnés dans chaque site prospecté. Ensuite, six sous-échantillons d'environnements rhizosphériques ont été prélevés autour de chaque arbre, à plus de 20 cm de profondeur sachant qu'entre 20 et 40 cm on peut trouver les racines les plus fines susceptibles d'être mycorrhizées, en prenant soin de ne pas abîmer les fines racines d'arganier qui sont été également récoltées. Les prélèvements de « sols rhizosphériques » de chaque arganier ont été mélangés, homogénéisés et placés dans un contenant en plastique afin d'obtenir un échantillon moyen composite (environ 2 kg), représentatif de la rhizosphère de l'arbre échantillonné.

**Tableau I.**  
Caractéristiques géographiques et climatologiques des sites échantillonnés.

Province	Sites	Coordonnées	Altitude (m)	Température moyenne annuelle (°C)	Pluviométrie moyenne annuelle (mm)
Safi	Safi	N : 31 37 00 W : 8 00 00	18	18,1	488,5
Essaouira	Essaouira	N : 31 30 47 W : 9 46 11	21	17,3	343
Agadir Ida-Outanane	Admine	N : 33 55 39 W : 9 36 22	59	20	243
	Amskroud plaine	N : 30 31 51 W : 9 19 42	261	18,3	254
	Amskroud montagne	N : 30 36 50 W : 9 23 51	636	14	500
	Imouzzer	N : 30 40 48 W : 9 28 58	729	14	500
Taroudant	Argana	N : 30 46 44 W : 9 07 33	735	20,9	500
Sidi Ifni	Lekhssas	N : 39 40 47 W : 9 72 58	950	21,7	149
Guelmim	Bouizakarne	N : 29 10 34 W : 9 42 51	690	24,9	120

Parallèlement, pour chaque arganier, des échantillons de racines fines, susceptibles d'être mycorhizées et plus facilement observables sous microscope, ont été récupérés dans un flacon contenant une solution de glycérol-éthanol-eau distillée (1v/1v/1v). Tous les échantillons ont été numérotés, mis en obscurité, ramenés au laboratoire et conservés au réfrigérateur à 4 °C pour être utilisés durant les deux mois qui suivent.

#### Analyses physico-chimiques du sol

Les principales propriétés physico-chimiques des échantillons de sols ont été analysées en utilisant les méthodes conventionnelles. Le pH a d'abord été mesuré dans de l'eau distillée, puis dans une solution normale de KCl, en recourant à la méthode électrométrique à électrode en verre. L'analyse granulométrique des sols par densimétrie a été déterminée par la méthode de Mériaux (1954). Le phosphore assimilable a été dosé par colorimétrie selon la méthode d'Olsen *et al.* (1954). L'extraction a été assurée par une solution alcaline d'hydrogénocarbonate à pH 8,5 pendant une heure à 20 °C. Le carbone organique a été dosé par la méthode d'Anne (1945) qui consiste à oxyder la matière organique du sol par un mélange de bichromate de potassium en milieu sulfurique à chaud, jusqu'au dégagement de CO<sub>2</sub>.

#### Critères d'évaluation de la mycorhization

L'évaluation des critères de la mycorhization a été réalisée, pour chaque échantillon, sur 30 fragments de racines fines colorées selon la méthode de Philips et Hayman (1970) et montées dans du lacto-glycérol (ce qui permet la conservation, limite l'évaporation et améliore l'indice de réfraction optique selon Lachapelle, 2004) sur trois lames contenant dix fragments chacune. Sous microscope optique, les racines ont été examinées soigneusement sur toute leur longueur afin de noter les structures mycorhiziennes. Les paramètres notés étaient la fréquence et l'intensité de mycorhization des racines, ainsi que les teneurs en arbuscules et en vésicules des endomycorhizes à l'intérieur de l'écorce racinaire (Trouvelot *et al.*, 1986).

#### Extraction et identification des spores mycorhiziennes

Cent grammes de sol sec ont été utilisés pour l'isolement des spores par la technique de tamisage humide selon la méthode de Gerdeman et Nicolson (1963). Les spores fongiques récupérées ont d'abord été observées sous loupe binoculaire (x 40), puis sous microscope (x 100). Les spores ont été considérées comme viables si elles avaient un contenu clair au microscope optique, avec une paroi intacte. Elles ont été classées en fonction principalement de leurs caractéristiques morphologiques (taille, couleur, forme, consistance, structure de la paroi et de l'attachement de l'hyphe suspenseur), puis quantifiées. Un calcul simple a ensuite permis d'exprimer le résultat en nombre de spores par 100 g de sol sec.

La classification des morphotypes au niveau du genre et, si possible, au niveau de l'espèce a principalement reposé sur les caractéristiques morphologiques, en se basant sur quelques clés d'identification (Koske et Tessier, 1983 ; Morton et Benny, 1990 ; Brundrett *et al.*, 1996), et en se référant aux descriptions fournies par la collection internationale de champignons mycorhiziens à arbuscules et vésicules de l'INVAM<sup>1</sup>.

Les indices suivants ont été évalués :

- la densité de spores, correspondant au nombre de spores par 100 g de sol sec ;
- l'indice de Shannon, qui permet d'exprimer la diversité en prenant en compte le nombre d'espèces et l'abondance des individus au sein de chacune de ces espèces :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

avec  $p_i$  : abondance proportionnelle ou pourcentage d'importance de l'espèce,  $p_i = n_i/N$  ; S : nombre total d'espèces ;  $n_i$  : nombre d'individus d'une espèce dans l'échantillon ; N : nombre total d'individus de toutes les espèces dans l'échantillon ;

- l'indice d'équitabilité de Piérou (E), qui est la régularité de la distribution des espèces :

$$E = H' / \log_2 S$$

avec S : nombre total d'espèces ; H' : indice de Shannon.

<sup>1</sup> International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizae : <http://invam.caf.wvu.edu>

## Potentiel mycorhizogène des sols

Le potentiel mycorhizogène (PM) d'un sol exprime la richesse du sol en propagules aptes à générer les mycorhizes. Il représente non seulement la population des champignons mycorhiziens présents dans le sol sous forme de spores, de mycéliums et de morceaux de mycorhizes, mais aussi la capacité de cette population à initier la formation d'associations mycorhiziennes. Il est considéré comme un indicateur biologique de l'état de dégradation d'un sol (Mosse, 1986).

Le PM des échantillons des sols rhizosphériques récupérés à partir des différentes stations a été déterminé par la technique de dilution (Sieverding, 1991) en utilisant l'orge (*Hordeum vulgare* L.) comme plante mycotrophe.

Après trois mois de croissance, le système racinaire des plants d'orge de chaque pot a été recueilli et lavé sous un filet d'eau du robinet, puis éclairci et coloré selon la méthode de Philips et Hayman (1970) afin de visualiser les structures mycorhiziennes. Des échantillons de racines ont été montés entre lame et lamelle et observés au microscope optique pour l'évaluation de toute trace de mycorhizes.

La présence de structures mycorhiziennes a été notée au niveau des cinq répétitions (pots). Les échantillons des systèmes radiculaires montrant un point d'infection (pénétration d'un hyphé dans la racine) ont été considérés comme mycorhizés (Sanon, 2005) et marqués du signe (+) ; par contre, ceux dont les racines n'étaient pas infectées ont été marqués du signe (-). Le nombre le plus probable (NPP) de propagules par unité de sol, qui est une estimation par maximum de vraisemblance du nombre de propagules infectieuses par poids de sol testé (Cochran, 1950), a été calculé conformément à Sieverding (1991) selon la formule :

$$\text{Log } \Omega = X \cdot \log a - K$$

avec  $\Omega$  : nombre de propagules infestées ; X : nombre de pots infestés ; X : total de pots infestés / nombre de répétitions par dilution (23 / 5 = 4,6) ; Y : nombre de niveaux

de dilution - x, soit, dans notre cas,  $Y = 6 - x$  ; a : facteur de dilution (soit 4 dans notre cas) ; K était lue dans la table proposée par Alexander (1965) et Fisher et Yates (1970).

## Analyse statistique

Les données ont été analysées par JMP SAS Pro software<sup>2</sup>. La normalité de la distribution des données a été analysée par le test de Shapiro-Wilk ; la normalité a été assurée par la transformation  $\text{Arcsin}\sqrt{x}$ , puis les données ont été statistiquement traitées par l'analyse de la variance (ANOVA) et le test de Fisher (modèle linéaire par moindres carrés standard). Les moyennes des sites, des morphotypes et leur interaction ont été comparées par le test HSD (*Honestly Significant Difference*) de Tukey au risque de d'erreur de 0,05.

## Résultats

### Caractéristiques physico-chimiques des sols rhizosphériques de l'arganier

La distribution des fractions minérales (tableau II) a varié entre les différentes zones ; les sols de Lekhssas et Amskroud plaine étaient les plus riches en argile (31 % et 24 %), le sol de Safi était le plus riche en limon (71 %) et les sols d'Essaouira et Imouzzer étaient les plus riches en sable (74 % et 72 %).

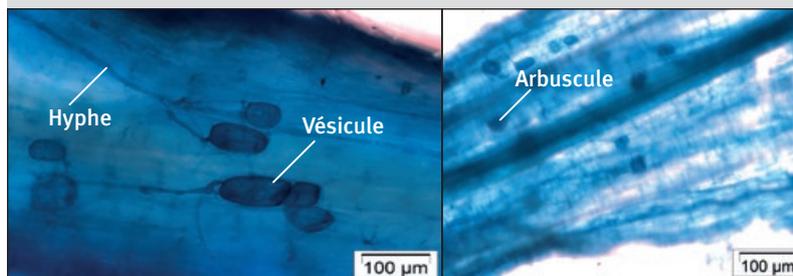
Les sols de Safi et Amskroud plaine présentaient les teneurs les plus élevées en matière organique et carbone total. Cependant, les sols prélevés des neuf sites présentaient des teneurs en phosphore assimilable toujours faibles, quel que soit le site considéré.

Le pH des échantillons rhizosphériques prélevés dans les différents sites de l'arganier était légèrement alcalin (7,12 à 7,62).

<sup>2</sup> JMP®, Version «13». SAS Institute Inc.

**Tableau II.**  
Propriétés physico-chimiques des sols rhizosphériques de l'arganier.

Sites	Argile (%)	Limon (%)		Sable (%)		pH eau	pH KCl	Carbone (%)	Matière organique (%)	Phosphore assimilable (ppm)
		Fin	Grossier	Fin	Grossier					
Safi	0,8	18,4	52,20	20,15	8,45	7,25	6	8,563	14,729	51
Essaouira	0,8	17,2	8,45	29,3	44,25	7,50	6	0,844	1,452	20
Admine	11,6	28,6	16,6	18,55	24,65	7,55	5	1,326	2,282	20
Amskroud plaine	23,6	9,7	4	25,2	37,5	7,12	5	7,719	13,277	54
Amskroud montagne	0,8	22,13	14,37	13,6	49,1	7,20	4	1,447	2,489	43
Imouzzer	12,6	11,7	4	18,45	53,25	7,62	2	3,859	6,638	24
Argana	19,6	22,7	18,95	18,25	20,5	7,45	4	4,583	7,883	27
Lekhssas	31,2	15,36	16,34	13,7	23,4	7,52	4	1,326	2,282	19
Bouizakarne	13,6	21,6	10,5	20,5	33,8	7,43	6	1,085	1,867	5



**Figure 1.**  
Fragments mycorhizés de racine d'arganier et structures des endomycorhizes.

### Mycorhization naturelle de l'arganier

L'examen microscopique des fragments de racines de l'arganier a montré que tous les échantillons étaient densément colonisés par des champignons mycorhiziens et que l'organisation cytologique de ces mycorhizes était de type arbusculaire, avec présence de vésicules de différentes formes (globulaire, ovale et amorphe) et d'hyphes endomycorhizogènes (figure 1).

La fréquence de mycorhization a été toujours très élevée (94 à 100 %) et ne variait pas significativement entre les sites (tableau III). De même, pour les intensités mycorhiziennes, malgré quelques différences quant aux taux observés, particulièrement dans les sites de Safi ainsi que de Essaouira et Bouizakarne, cette différence restait non significative.

Par contre, pour les autres paramètres de mycorhization, il a été remarqué, d'un côté, un effet significatif du facteur site sur la teneur en vésicules ; d'un autre côté, même si l'ANOVA a montré que ce facteur présentait une source de variation pour la teneur en arbuscules, la comparaison des moyennes par le test de Tukey ne confirmait pas la significativité des différences des sites en teneur en arbuscules.

### Diversité et densité des spores de CMA dans les sols rhizosphériques de l'arganier

Le nombre de morphotypes de spores, déterminés selon la forme, la couleur et la taille, a varié d'un site à un autre. En effet, la richesse spécifique a été de six espèces de spores dans les sites de Safi, Essaouira et Bouizakarne, cinq à Admine et Amskroud plaine, quatre à Amskroud montagne, Argana et Lekhssas, et enfin deux seulement dans le site d'Imouzzer. En analysant cette richesse spécifique en CMA dans les neuf sols rhizosphériques de l'arganier, nous avons déterminé seulement sept morphotypes (tableau IV).

Le nombre de spores isolées le plus élevé (207 spores par 100 g de sol sec) a été observé dans le site d'Amskroud plaine, suivi par celui de Bouizakarne (108 spores par 100 g de sol sec), mais il restait très faible au niveau des sols rhizosphériques d'Imouzzer, Essaouira et Argana (respectivement 19, 3 et 35,0 spores par 100 g de sol sec) (figure 2).

**Tableau III.**

Comparaison des moyennes d'effets des sites ( $\pm$  erreur standard) sur la fréquence et l'intensité de mycorhization ainsi que la teneur en vésicules et arbuscules.

Sites	Mycorhization		Teneur		Caractéristiques des sites	
	Fréquence (%)	Intensité (%)	Vésicules (%)	Arbuscules (%)	Densité des arbres	Usage du site
Admine	94 $\pm$ 4,00 a	14,39 $\pm$ 5,85 a	47,79 $\pm$ 9,70 ab	13,75 $\pm$ 11,49 a	Moyenne	Protection (mise en défens)
Amskroud M	100 $\pm$ 0,00 a	14,96 $\pm$ 5,44 a	51,11 $\pm$ 1,11 ab	10,56 $\pm$ 4,75 a	Moyenne	Pâturage
Amskroud P	100 $\pm$ 0,00 a	28,83 $\pm$ 5,27 a	21,11 $\pm$ 5,88 b	4,17 $\pm$ 3,00 a	Moyenne	Agricole
Argana	100 $\pm$ 0,00 a	13,06 $\pm$ 4,76 a	30,00 $\pm$ 11,55 ab	3,89 $\pm$ 2,42 a	Moyenne	Pâturage
Bouizakarne	98 $\pm$ 2,00 a	34,08 $\pm$ 6,51 a	52,22 $\pm$ 9,85 ab	35,92 $\pm$ 8,77 a	Faible	Pâturage
Essaouira	94 $\pm$ 4,00 a	38,42 $\pm$ 12,87 a	39,21 $\pm$ 4,61 ab	2,70 $\pm$ 1,15a	Moyenne	Pâturage
Imouzzer	98 $\pm$ 2,00 a	27,76 $\pm$ 10,58 a	17,23 $\pm$ 6,22 b	28,07 $\pm$ 17,06 a	Moyenne	Pâturage
Lekhssas	100 $\pm$ 0,00 a	26,94 $\pm$ 8,18 a	70,22 $\pm$ 20,60 a	1,33 $\pm$ 1,33 a	Faible	Pâturage
Safi	100 $\pm$ 0,00 a	41,34 $\pm$ 10,25 a	31,11 $\pm$ 4,84 ab	3,33 $\pm$ 1,67 a	Faible	Agricole
Moyenne	98,22 $\pm$ 0,73	26,64 $\pm$ 2,89	40,00 $\pm$ 4,15	11,52 $\pm$ 3,15 a		

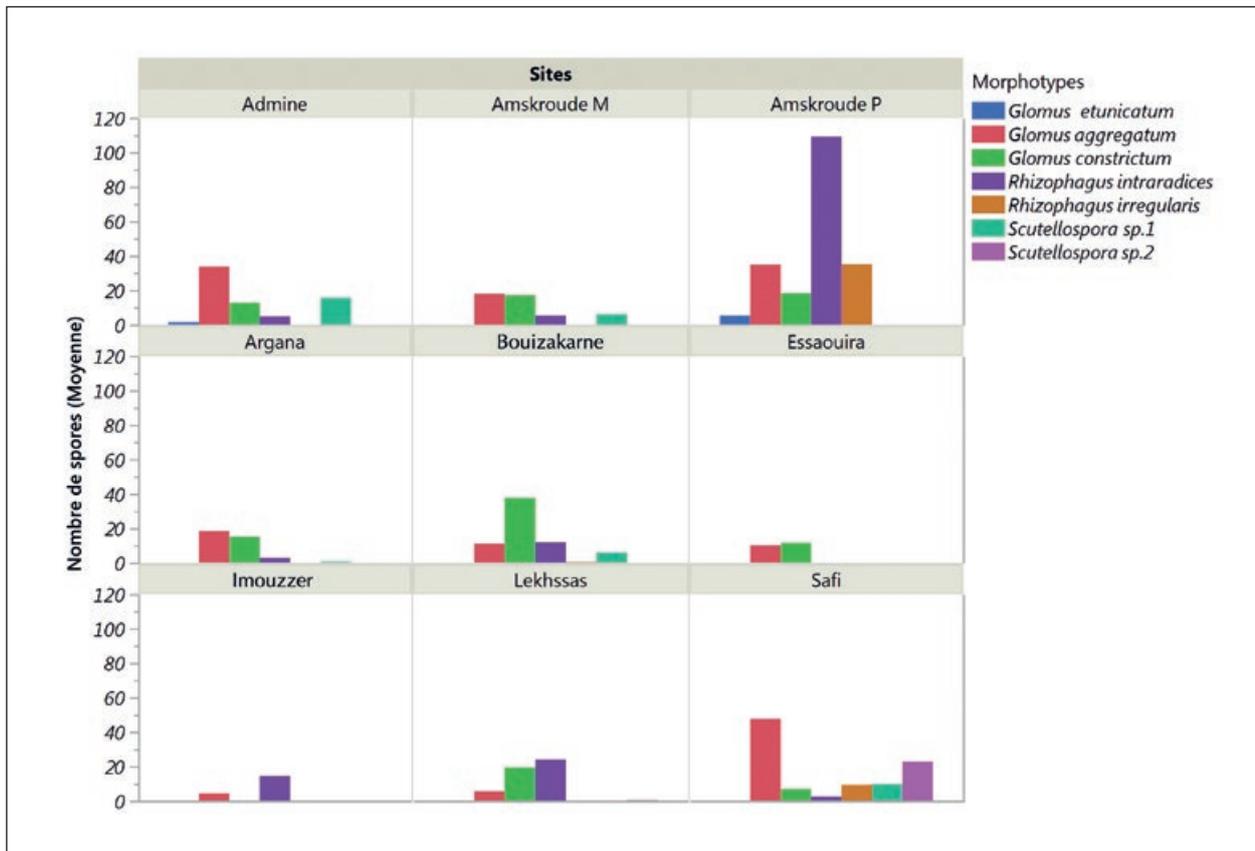
Pour chaque paramètre, les moyennes connectées par la même lettre ne sont pas significativement différentes à  $P = 0,05$ . Les valeurs sont présentées en moyenne  $\pm$  erreur standard.

**Tableau IV.**

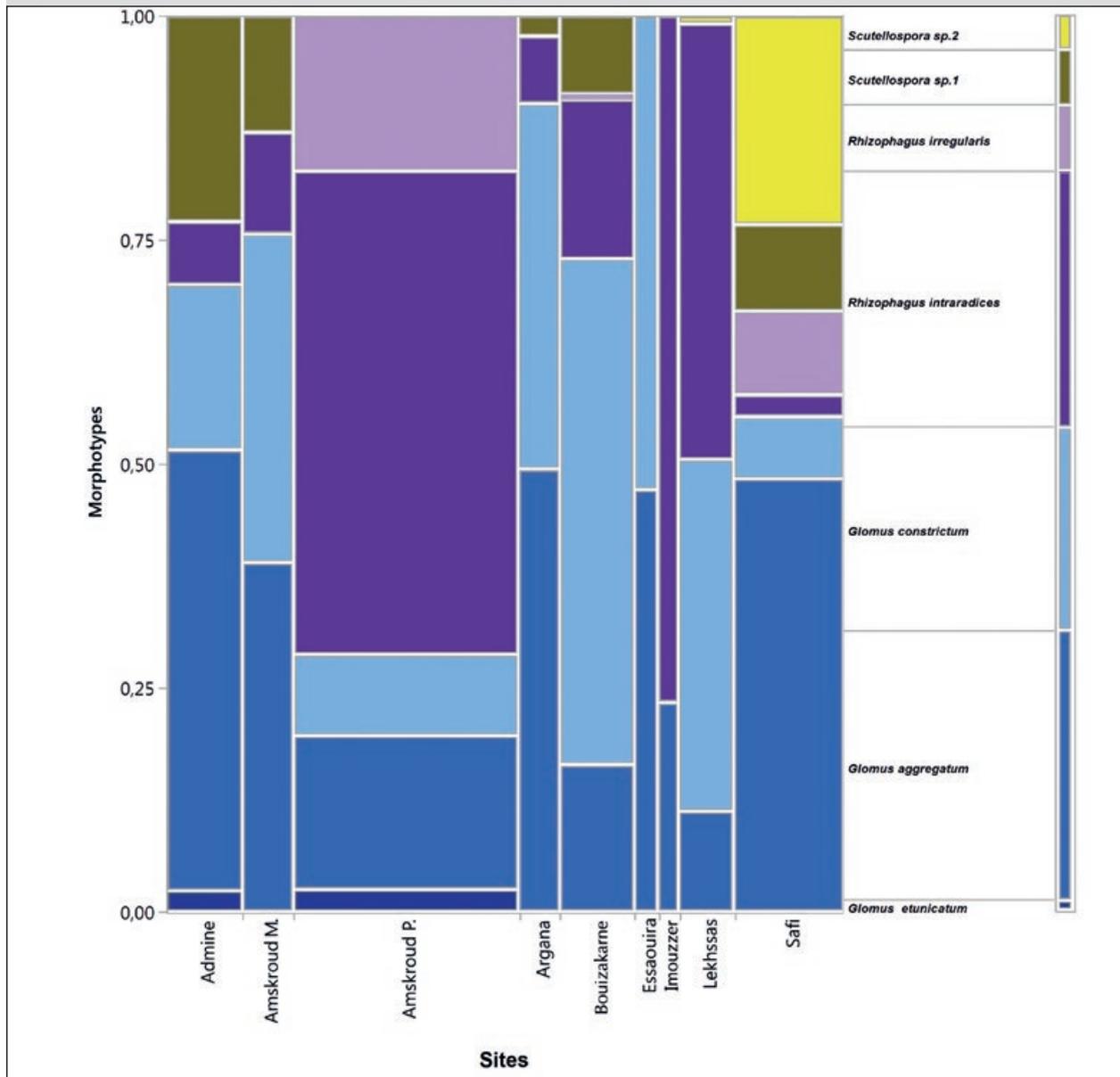
Comparaison des moyennes ( $\pm$  erreur standard) d'effets des sites, des morphotypes et leurs interactions sur le nombre de spores.

Paramètres Sites	Morphotypes							Moyenne (sites)
	<i>Rhizophagus aggregatus</i>	<i>Funneliformis constrictum</i>	<i>Sclerocystis sinuosa</i>	<i>Rhizophagus intraradices</i>	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Scutellospora sp1</i>	<i>Scutellospora sp2</i>	
Admine	1,60 $\pm$ 0,40 f	33,60 $\pm$ 6,68 bcde	12,60 $\pm$ 6,13 cdef	4,80 $\pm$ 1,53 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	15,60 $\pm$ 4,78 cdef	0,00 $\pm$ 0,00 f	9,74 $\pm$ 2,36 bc
Amskroud M	0,00 $\pm$ 0,00 f	18,00 $\pm$ 1,26 cdef	17,00 $\pm$ 6,77 cdef	5,20 $\pm$ 2,24 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	6,00 $\pm$ 3,48 ef	0,00 $\pm$ 0,00 f	6,60 $\pm$ 1,63 bc
Amskroud P	5,20 $\pm$ 3,32 f	34,80 $\pm$ 9,22 bcd	18,20 $\pm$ 2,22 cdef	109,20 $\pm$ 26,23 a	35,00 $\pm$ 3,87 bcd	0,00 $\pm$ 0,00 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	28,91 $\pm$ 7,12 a
Argana	0,00 $\pm$ 0,00 f	18,20 $\pm$ 7,11 cdef	15,00 $\pm$ 3,51 cdef	2,80 $\pm$ 1,59 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	0,80 $\pm$ 0,37 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	5,26 $\pm$ 1,63 c
Bouizakarne	0,00 $\pm$ 0,00 f	11,00 $\pm$ 5,57 cdef	37,60 $\pm$ 4,31 bc	11,80 $\pm$ 0,73 cdef	0,40 $\pm$ 0,24 f	5,80 $\pm$ 3,56 ef	0,00 $\pm$ 0,00 f	9,51 $\pm$ 2,36 bc
Essaouira	0,00 $\pm$ 0,00 f	10,20 $\pm$ 3,47 cdef	11,40 $\pm$ 6,76 cdef	0,00 $\pm$ 0,00 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	3,09 $\pm$ 1,29 c
Imouzzer	0,00 $\pm$ 0,00 f	4,40 $\pm$ 0,51 f	0,00 $\pm$ 0,00	14,40 $\pm$ 0,68 cdef	0,00 $\pm$ 0,00 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	2,69 $\pm$ 0,87 c
Lekhssas	0,00 $\pm$ 0,00 f	5,60 $\pm$ 2,71 f	19,40 $\pm$ 2,23 cdef	24,00 $\pm$ 5,32 bcdef	0,00 $\pm$ 0,00 f	0,00 $\pm$ 0,00 f	0,40 $\pm$ 0,40 f	7,06 $\pm$ 1,83 bc
Safi	0,00 $\pm$ 0,00 f	47,60 $\pm$ 12,64 b	6,80 $\pm$ 2,15 ef	2,40 $\pm$ 0,81 f	9,20 $\pm$ 1,74 def	9,60 $\pm$ 2,87 def	22,80 $\pm$ 6,50 bcdef	14,06 $\pm$ 3,24 b
Moyenne (morphotypes)	0,76 $\pm$ 0,42 b	20,38 $\pm$ 2,92 a	15,33 $\pm$ 1,98 a	19,40 $\pm$ 5,60 a	4,96 $\pm$ 1,71 b	4,20 $\pm$ 1,09 b	2,58 $\pm$ 1,26 b	

Pour chaque paramètre, les moyennes connectées par la même lettre ne sont pas significativement différentes à  $P = 0,05$ . Les valeurs sont présentées en moyenne  $\pm$  erreur standard.



**Figure 2.**  
 Répartition du nombre de spores des sept morphotypes par site  
 (les données sont exprimées par la moyenne des valeurs).

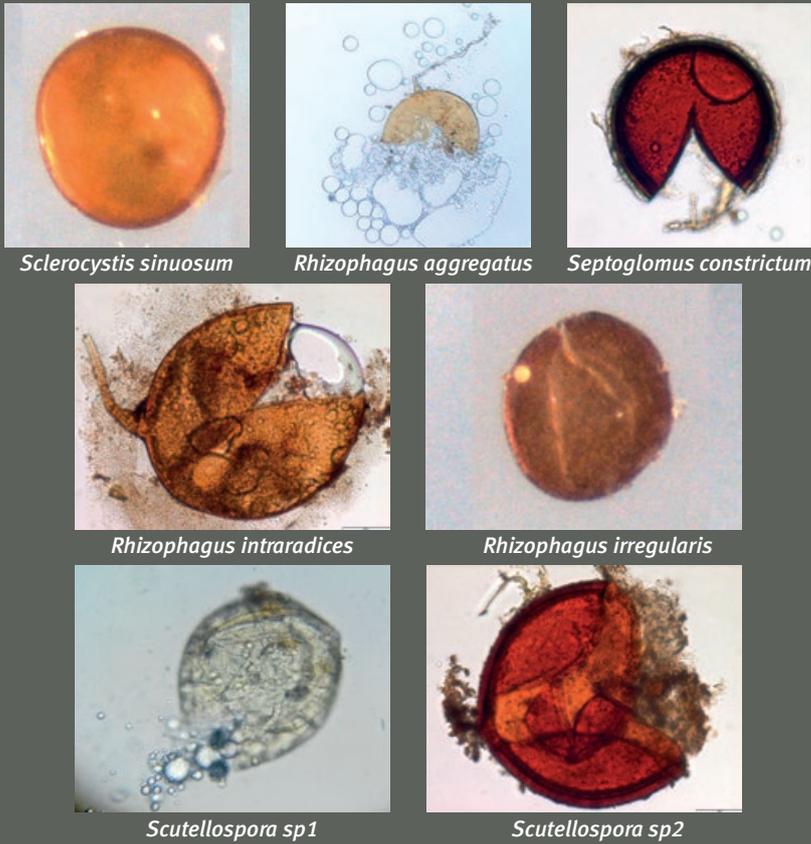


**Figure 3.** Fréquence des morphotypes des spores de CMA en fonction des sites étudiés.

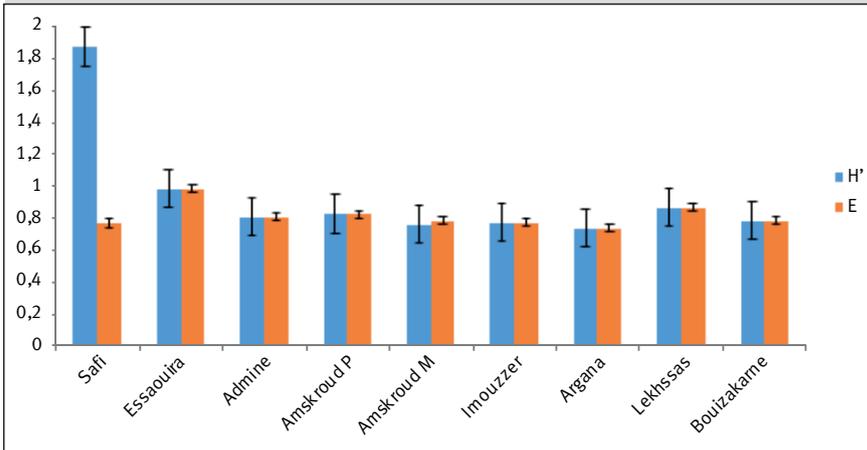
Les spores isolées appartenaient à l'ordre des Glomales, ici représenté par les familles Glomaceae et Gigasporaceae. L'analyse des caractéristiques morfo-anatomiques de cette communauté de spores a révélé la présence de deux genres (*Glomus* et *Scutellospora*) dont la répartition de leurs espèces isolées est présentée dans la figure 3. Le genre *Glomus* était représenté dans nos échantillons par cinq espèces (*Rhizophagus aggregatus*, *Funnelformis constrictum*, *Sclerocystis sinuosa*, *Rhizophagus intraradices*, *Rhizophagus irregularis*), et le genre *Scutellospora* par deux espèces (*Scutellospora sp1* et *Scutellospora sp2*) (figure 4).

Le calcul de l'indice de diversité (Shannon) et celui d'équitabilité de Piélou (E) dans nos sites d'étude (figure 5) ont montré chacun une similarité d'abondance, à l'exception du site de Safi qui a montré une richesse spécifique plus élevée avec six espèces.

En analysant les corrélations entre les morphotypes de CMA (tableau V), les analyses statistiques ont révélé des corrélations très fortement significatives au sein du genre *Glomus* (exemple : corrélation entre *Glomus etunicatum* et *Rhizophagus intraradices* ou *Rhizophagus irregularis*, ou encore entre *Rhizophagus intraradices* et *Rhizophagus irregularis*). Le tableau VI révèle que le site d'Amskroud M présentait le plus de corrélations significatives avec d'autres sites, en l'occurrence les sites d'Argana, Bouizakarne ou Essaouira.



**Figure 4.**  
 Genres de gloméromycètes rencontrés sous arganier à l'état naturel.



**Figure 5.**  
 Indice de Shannon-Wiener (H') et indice d'équitabilité de Pielou (E) des neuf stations.

### Potentiel mycorhizogène

Les sols d'Argana, Bouizakarne et Imouzzet présentaient les potentiels mycorhizogènes les plus élevés, suivis par ceux des sols de Safi et d'Amskroud (plaine et montagne) et ceux de Lekhssas et Essaouira (figure 6).

## Discussion

Les sols sont généralement des milieux complexes et particuliers. La perte d'une ou plusieurs de leurs propriétés dégrade leur capacité à produire de la biomasse. Les facteurs environnementaux tels que les caractéristiques physico-chimiques, le pH et l'humidité du sol influencent les populations microbiennes (Anderson et Domsch, 1993 ; Stotzky, 1997). L'analyse des paramètres physico-chimiques des neuf sols des arganeraies marocaines a été effectuée dans le but de comprendre la répartition, l'abondance et l'efficacité des champignons mycorhiziens.

La distribution des fractions minérales montre que les sols récoltés au sein des arganeraies de Lekhssas et Amskroud plaine sont relativement plus riches en argile que celui de Safi, plutôt limonneux, alors que les sols d'Essaouira et Imouzzet sont sablonneux. Selon Brundrett (1991), les sols riches en colloïdes seraient favorables à la formation des mycorhizes. Les sols riches en matière organique peuvent stimuler le fonctionnement des champignons mycorhiziens à arbuscules (Ryan *et al.*, 1994). Les sols de Safi et Amskroud plaine présentent des teneurs élevées en biomasse organique, en raison de leur usage agricole. Les teneurs en P assimilable y sont également plus élevées, ce qui pourrait affecter la production et l'efficacité des champignons mycorhiziens. L'augmentation du phosphore réduit la colonisation fongique, la densité et la diversité des spores (Gosling *et al.*, 2006).

Les sols marocains ont un caractère calco-alcalin (Carle, 1930). Les échantillons rhizosphériques des arganeraies étudiées ont un pH légèrement alcalin (7,12 à 7,62). La solubilité des phosphates et d'autres éléments minéraux y devient difficile, d'où l'intérêt des associations entre plantes et micro-organismes, qui exercent des contrôles rétroactifs par exsudation d'acides organiques, de ligands et d'une gamme de composés qui favorisent la dissolution des minéraux et la libération de nutriments dans des formes disponibles aux plantes (Hinsinger *et al.*, 2011). Parmi ces associations, la symbiose endomycorhizienne à arbuscules est la plus

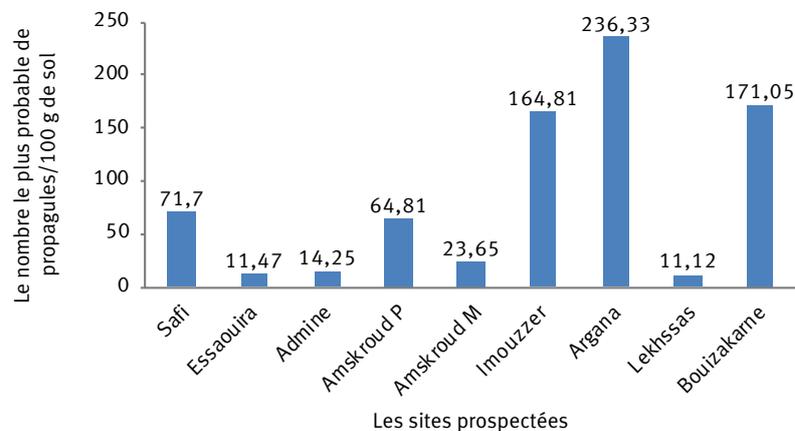
répandue chez les plantes (Corkidi *et al.*, 2008 ; Fortin *et al.*, 2008). L'arganier est connu pour ce type de relation dont le statut a été étudié dans la région du Souss-Massa au Maroc. Plusieurs auteurs confirment la dépendance de cet arbre aux CMA (Achouri, 1989 ; Nouaim et Chaussod, 1994, 2002 ; Boussemmane *et al.*, 2002 ; El Mrabet *et al.*, 2013). Dans notre étude, les fréquences de mycorhization quantifiées ont été

**Tableau V.**  
Corrélation entre les différents morphotypes de CMA isolés.

	<i>Rhizophagus aggregatus</i>	<i>Funneliformis constrictum</i>	<i>Sclerocystis sinuosa</i>	<i>Rhizophagus intraradices</i>	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Scutellospora sp1</i>	<i>Scutellospora sp2</i>
<i>Rhizophagus aggregatus</i>	1,0000	0,1728 ns	0,4583 ns	0,2391 ns	0,5369 ns	0,5957 ns	0,6756*
<i>Funneliformis constrictum</i>		1,0000	0,0729 ns	0,1496 ns	0,0319 ns	0,0312 ns	0,3077 ns
<i>Sclerocystis sinuosa</i>			1,0000	0,9191***	0,9087***	-0,0463 ns	0,1652 ns
<i>Rhizophagus intraradices</i>				1,0000	0,9265***	-0,3478 ns	0,1843 ns
<i>Rhizophagus irregularis</i>					1,0000	0,1864 ns	0,1339 ns
<i>Scutellospora sp1</i>						1,0000	0,3602 ns
<i>Scutellospora sp2</i>							1,0000

\* et \*\*\* : respectivement significatifs à  $P = 0,05$  et  $P = 0,0001$  ; ns : non significatif à  $P = 0,05$ .**Tableau VI.**  
Corrélation entre les différents sites étudiés.

	Admine	Amskroud M	Amskroud P	Argana	Bouizakarne	Essaouira	Imouzzer	Lekhssas	Safi
Admine	1,0000	0,8471*	-0,0145 ns	0,8130*	0,3489 ns	0,7140 ns	0,0852 ns	0,0883 ns	0,7358 ns
Amskroud M		1,0000	0,0925 ns	0,9674**	0,7821*	0,9423*	0,1173 ns	0,4724 ns	0,5052 ns
Amskroud P			1,0000	0,0816 ns	0,1439 ns	-0,0510 ns	0,9456*	0,7333 ns	-0,1264 ns
Argana				1,0000	0,7154 ns	0,9752**	0,0843 ns	0,4127 ns	0,5981 ns
Bouizakarne					1,0000	0,7909*	0,0907 ns	0,7315 ns	-0,0523 ns
Essaouira						1,0000	-0,0765 ns	0,3860 ns	0,4965 ns
Imouzzer							1,0000	0,7100 ns	-0,0378 ns
Lekhssas								1,0000	-0,2252 ns
Safi									1,0000

\*, \*\* et \*\*\* : respectivement significatifs à  $P = 0,05$ ,  $P = 0,001$  et  $P = 0,0001$ . ns : non significatif à  $P = 0,05$ .**Figure 6.**  
Potentiel mycorrhizogène des sols rhizosphériques de l'arganier.

élevées dans toutes les arganeraies, ce qui confirme que *A. spinosa* est une espèce hautement mycotrophe. Pour les autres paramètres de mycorhization, même si l'ANOVA a montré que le facteur site présente une source de variation pour la teneur en arbuscules, la comparaison des moyennes par le test de Tukey ne confirme pas de différenciation significative des sites en teneur de ces mêmes structures. Ceci pourrait être dû à une corrélation négative avec la concentration en P dans les sols rhizosphériques des différentes arganeraies. Les fortes teneurs en phosphore s'avèrent défavorables à la colonisation racinaire (Plenchette *et al.*, 1983 ; Sylvia *et al.*, 1993 ; Garbaye, 2013).

L'isolement des spores de CMA a montré une variabilité intersites de l'abondance et du nombre de morphotypes observés. La densité la plus élevée a été relevée dans le site d'Amskroud plaine (207 spores par 100 g de sol). Ce nombre reste très faible par rapport à celui rapporté par El Maati *et al.* (2015), avec 1 127 spores par 100 g dans l'arganeraie d'Ait Baha, mais reste comparable à celui de la rhizosphère d'espèces forestières marocaines comme *Tetralclinis articulata* (Abbas *et al.*, 2006) ou *Cupressus atlantica* (Ouahmane *et al.*, 2007).

Les variations morphotypiques des spores fongiques isolées des sols rhizosphériques des différentes arganeraies pourraient traduire la présence d'écotypes dans les sols des sites prospectés. Selon Jeffries et Barea (2001), la nature des communautés de CMA demeure liée au type de peuplement végétal et à l'existence d'écotypes. En outre, une corrélation positive associe la densité des spores à la concentration en matière organique des sols rhizosphériques des différentes arganeraies. Les densités en spores les plus élevées (207 et 102 spores par 100 g de sol sec) ont été observées dans les sites d'Amskroud plaine et Safi, sites à usage agricole et à teneur élevée en matière organique (13 à 15 %). L'apport d'amendements organiques (fumier, compost, résidus de culture) peut stimuler la multiplication des CMA (Gosling *et al.*, 2006).

La richesse spécifique en CMA dans les sols rhizosphériques des arganeraies étudiées est de l'ordre de sept morphotypes. Ce faible nombre peut renseigner l'état de dégradation des arganeraies, conformément aux observations réalisées sur d'autres espèces de plantes, dans des environnements arides et semi-arides (Stutz et Morton, 1996 ; Azcón-Aguillar *et al.*, 2003 ; Abbas, 2014).

L'analyse des caractéristiques morpho-anatomiques de la communauté de spores isolée dans notre étude a révélé la présence de deux genres (*Glomus* et *Scutellospora*). Kenny *et al.* (2009) ont noté la présence, dans neuf arganeraies marocaines (Aghroud, Teferdine, Essaouira, Bouzemour, Tamaït, Barrage Abdelmoumen, Ikherdiden, Douar Ighaline, Réserve d'IAV à Agadir), une grande diversité d'espèces endomycorhiziennes. Seules certaines espèces ont été déterminées : *Glomus aggregatum*, *Glomus constrictum*, *Gigaspora margarita*, *Entrophospora infrequens*. El Maati *et al.* (2015) ont aussi relevé, dans cinq sites d'arganier (Tizi, Tartatin, Tirhmi, Ait Baha, Tiguert et Alma), la présence de *Glomus fasciculatum* et d'autres espèces non identifiées appartenant aux genres *Glomus* (quatre *Glomus* sp.) et *Gigaspora* (*Gigaspora* sp.). Or, Mosse (1973) signale que le genre *Glomus* apparaît

généralement dans les sols à pH neutre ou alcalin, alors que les genres *Gigaspora* et *Acaulospora* tolèrent l'acidité.

Les analyses statistiques ont montré que le site d'Amskroud montagne (Amskroud M) présente plus de corrélations significatives, précisément avec les sites d'Argana, Bouizakarne ou Essaouira. Klironomos *et al.* (1993) suggèrent que le pH et la matière organique sont des régulateurs de la sporulation des CMA. Ceci expliquerait en partie les différences de nombre de morphotypes isolés entre les différentes arganeraies marocaines. Mais la dominance du genre *Glomus* reste commune dans ces zones soumises à la sécheresse.

Les corrélations entre les différents morphotypes de CMA sont très fortement significatives au sein du genre *Glomus*, prépondérant dans les sols désertiques, probablement parce qu'il contient des isolats adaptés aux fluctuations environnementales (Stutz *et al.*, 2000).

Une corrélation positive apparaît entre la densité de spores et l'intensité de mycorhization des racines de l'arganier dans les sites de Safi et Bouizakarne, avec des densités de spores respectives de 102 et 108 par 100 g de sol sec, et des intensités de mycorhization de 41 % et 34 %. Elle est négative pour Essaouira, Admine et Amskroud plaine. D'autres facteurs édaphoclimatiques ou liés à l'usage du sol peuvent affecter le processus de mycorhization. Les pratiques culturales déterminent significativement la mycorhization : les labours réguliers perturbent la structure du sol et rompent les complexes mycorhiziens (Kabir, 2005), et la monoculture continue et la rotation culturale réduisent le pool de spores des endomycorhizes (Vestberg *et al.*, 2005). De même, les engrais synthétiques perturbent certaines caractéristiques du sol et détruisent les communautés mycorhiziennes (Marschner *et al.*, 2003).

Une corrélation négative lie les paramètres chimiques des sols au potentiel mycorhizogène. Les sols de Safi et d'Amskroud plaine, à teneurs élevées en carbone total (près de 8 %), matière organique (près de 14 %) et phosphore assimilable (près de 54 ppm), ont des PM faibles et donnent lieu à des teneurs en arbuscules plus basses. Par contre, les sols d'Argana, Bouizakarne et Imouzzer, à teneurs intermédiaires en carbone total (près de 4 %), matière organique (près de 7 %) et phosphore (près de 27 %), sont ceux qui ont un fort potentiel mycorhizogène (PM plus élevés). Ces résultats semblent contradictoires avec les paramètres de mycorhization cités auparavant et favorisent plutôt les sols récoltés à Argana et Bouizakarne. Ces différences laissent penser que d'autres facteurs édaphiques (propriétés biologiques des sols) des arganeraies pourraient avoir une grande influence sur la performance des spores mycorhiziennes, et, par suite, induire en erreur une sélection négative de CMA inefficients en matière de survie et de croissance de la plante cible. Des résultats similaires ont été observés par Azcón-Aguilar *et al.* (2003) et Winding *et al.* (2005) qui ont montré que le nombre total de spores était relativement bas dans les écosystèmes arides, mais n'était pas corrélé au potentiel mycorhizogène des sols. Ceci ne peut être lié qu'à l'efficacité des spores de CMA dans ces sols, ou à l'intervention du mycélium extra-racinaire des champignons produit par les racines mycorhizées, qui constitue un réseau reliant la plante au sol (Roldan *et al.*, 1994 ; Jeffries et Barea, 2001).

## Conclusion

La dynamique des végétaux est fortement liée au développement de la composante biotique tellurique, en particulier les micro-organismes symbiotiques. La gestion intégrée des propriétés symbiotiques de l'arganier dans son aire naturelle, par utilisation des ressources microbiennes indigènes, est une voie biotechnologique prometteuse. Elle consiste à rechercher les associations adéquates entre l'arganier et les champignons mycorrhiziens afin de réussir les opérations de réimplantation de cette espèce.

La présente étude a été consacrée à l'exploration du statut mycorrhizien de l'arganier à l'état naturel au sein de neuf arganeraies marocaines de différentes situations géographiques (montagne, plaine, côtière et continentale), afin d'analyser la diversité morpho-anatomique des champignons endomycorrhiziens qui leur est associée *in situ* et d'évaluer le potentiel mycorrhizogène de ces symbiotes fongiques.

Les résultats sur le statut mycorrhizien de l'arganier permettent de retenir qu'en milieu naturel l'endomycorhization est une réalité. Tous les fragments de racines analysés sont densément mycorrhizés. L'analyse de la richesse spécifique en spores de CMA montre que les rhizosphères des arganeraies prospectées abritent des communautés de CMA variées dominées par le genre *Glomus*. Les sols récoltés au niveau d'Imouzzer, Argana et Bouizakarne ont présenté les meilleures intensités de colonisation racinaire. Les différences constatées au sein des arganeraies prospectées suggèrent que le choix des symbioses mycorrhiziennes les plus efficaces dépend des facteurs édaphoclimatiques et des pratiques culturales.

Si la symbiose mycorrhizienne constitue un élément clé dans le fonctionnement durable des écosystèmes végétaux terrestres, son application pour l'espèce *Argania spinosa* doit être optimisée en prenant en considération les exigences du milieu à régénérer ou à réhabiliter.

### Remerciements

Nous remercions l'ANDZOA, Agrotech et Lafarge pour leur soutien financier accordé aux doctorants dans le cadre des bourses « Jeunes Chercheurs de l'arganier ».

## Références bibliographiques

- Abbas Y., Ducouso M., Abourough M., Azcon R., Duponnois R., 2006. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in *Tetraclinis articulata* (Vahl) Master woodlands in Morocco. *Annals of Forest Science*, 63: 285-291. <https://doi.org/10.1051/forest:2006007>
- Abbas Y., 2014. Microorganismes de la rhizosphère des Tétraclineaies : un outil pour optimiser la régénération assistée du *Tetraclinis articulata* (Vahl.) Master. Thèse de Doctorat National, Université Mohamed V, Faculté des Sciences, Rabat - Maroc. 57-80. <https://toubkal.imist.ma/handle/123456789/10002>
- Abourouh M., 1992. Essai de mycorrhization en pépinière par les spores de *Pisolithus tinctorius*. *Annales de la recherche forestière au Maroc*, 26 : 126-137.
- Abourouh M., 2007. La recherche scientifique sur l'arganier : bilan et perspectives. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc*, 38 : 22-31.
- Achouri M., 1989. Endogonaceae of Souss Massa, Morocco. PhD Thesis, university of Minnesota, USA. 121.
- Alexander M., 1965. Most probable number method for microbial populations. In: C. A. Black *et al.* (ed.), *Methods of soil analysis*, part 2. American Society Agronomy, Madison, 1467-1472.
- Alguacil M. M., Torrecillas E., Kohler J., Roldan A., 2011. Molecular approach to ascertain the success of "in situ" AM fungi inoculation in the revegetation of a semiarid, degraded land. *Science of the Total Environment*, 409: 2874-2880. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.04.029>
- Anderson T. H., Domsch K. H., 1993. The metabolic quotient for CO<sub>2</sub> (q CO<sub>2</sub>) as a specific activity parameter to assess the effects of environmental conditions such as pH, on the microbial biomass of forest soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 25: 393-395.
- Anne A., 1945. Dosage rapide du carbone organique des sols. *Annals of Agriculture*, 2: 100-105.
- Azcón-Aguilar C., Palenzuela J., Roide A., Bautista S., Vallejo R., Barea J. M., 2003. Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from desertification-threatened Mediterranean shrublands. *Applied Soil Ecology*, 22: 29-37. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(02\)00107-5](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(02)00107-5)
- Benabid A., 2000. Flore et écosystèmes du Maroc. Édition Ibis Press Paris, 335 p.
- Bousselmane F., Kenny L., Achouri M., 2002. Effet des mycorrhizes à vésicules et arbuscules sur la croissance et la nutrition de l'arganier (*Argania spinosa* L.). *Actes Inst. Agron. Vet. (Maroc)*, 22 (4): 193-198.
- Brundrett M. C., 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden A., Begon M., Fitter A. H. (Eds), *Advances in Ecological Research*. Academic Press Ltd., London, 21: 171-313. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60099-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60099-9)
- Brundrett M., Bougher N., Dell B., Grove T., Malajczuk N., 1996. Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture. ACIAR Monograph 32. <http://irt-pw-cp1.irt.csus.edu/jbaxter/wp-content/uploads/2016/02/1996-Brundrett-et-al-Mycorrhizal-Methods-Book.pdf>

- Carle G., 1930. Étude sur les Sols marocains (Suite et fin). *Revue de botanique appliquée et d'agriculture coloniale*, 10<sup>e</sup> année, 102 : 91-99. <https://doi.org/10.3406/jatba.1930.4828>
- Cochran W. G., 1950. Estimation of bacterial densities by means of the "most probable number." *Biometrics*, 6:105-116. <https://www.jstor.org/stable/3001491>
- Corkidi L., Evans M., Bohn J., 2008. An introduction to propagation of arbuscular mycorrhizal fungi in pot cultures for inoculation of native plant nursery stock. *Native plants Journal*, 9:29-38. <http://npj.uwpress.org/content/9/1/29.short>
- El Maati Y., Msanda F., El Mousadik A., El Hamdaoui A., El Mrabet S., Ouahmane L., 2015. Contribution to the characterization of mycorrhizae in the south west of Morocco and their effect on growth parameters of *Argania spinosa*. *The American Journal of Innovative Research and Applied Sciences*, 1 (7): 235-243. [https://www.researchgate.net/profile/Elmaati\\_Yassine/publication/282975582\\_CONTRIBUTION\\_TO\\_THE\\_CHARACTERIZATION\\_OF\\_MYCORRHIZAE\\_IN\\_THE\\_SOUTH\\_WEST\\_OF\\_MOROCCO\\_AND\\_THEIR\\_EFFECT\\_ON\\_GROWTH\\_PARAMETERS\\_OF\\_ARGANIA\\_SPINOSA/links/5628c15908ae22b1702ed227/CONTRIBUTION-TO-THE-CHARACTERIZATION-OF-MYCORRHIZAE-IN-THE-SOUTH-WEST-OF-MOROCCO-AND-THEIR-EFFECT-ON-GROWTH-PARAMETERS-OF-ARGANIA-SPINOSA.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Elmaati_Yassine/publication/282975582_CONTRIBUTION_TO_THE_CHARACTERIZATION_OF_MYCORRHIZAE_IN_THE_SOUTH_WEST_OF_MOROCCO_AND_THEIR_EFFECT_ON_GROWTH_PARAMETERS_OF_ARGANIA_SPINOSA/links/5628c15908ae22b1702ed227/CONTRIBUTION-TO-THE-CHARACTERIZATION-OF-MYCORRHIZAE-IN-THE-SOUTH-WEST-OF-MOROCCO-AND-THEIR-EFFECT-ON-GROWTH-PARAMETERS-OF-ARGANIA-SPINOSA.pdf)
- El Mrabet S., Ouahmane L., El Mousadik A., Msanda F., Abbas Y., 2013. L'efficacité de l'inoculation mycorrhizienne et de l'addition du bio-compost sur le développement d'*Argania spinosa* sur le champ. Actes du 2<sup>ème</sup> congrès international de l'Arganier, Maroc, 47-58.
- Fisher R. A., Yates F., 1970. *Statistical Tables for Biological Agriculture and Medical Research*, sixth ed. Hafner Publishing Company, Davien. 1938 p. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19391601696>
- Fortin J. A., Plenchette C., Piché Y., 2008. Les mycorrhizes : La nouvelle révolution verte. Éditions Multimondes. 131. <http://www.worldcat.org/title/mycorrhizes-essor-de-la-nouvelle-revolution-verte/oclc/1009074158>
- Garbaye J., 2013. *La symbiose mycorrhizienne, une association entre les plantes et les champignons*. Éditions Quæ, Versailles, 251 p. <http://www.worldcat.org/title/symbiose-mycorrhizienne-une-association-entre-les-plantes-et-les-champignons/oclc/1003601944>
- Gerdeman J. W., Nicolson T. H., 1963. Spore of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*, 46: 235-244. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0)
- Gosling P., Hodge A., Goodlass G., Bending G. D., 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 113: 17-35. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.09.009>
- Hinsinger P., Brauman A., Devau N., Gérard F., Jourdan C., Laclau J. P., et al., 2011. Acquisition of phosphorus and other poorly mobile nutrients by roots. Where do plant nutrition models fail? *Plant and Soil*, 348: 29-61. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0903-y>
- Jeffries P., Barea J. M., 2001. Arbuscular mycorrhiza: a key component of sustainable plant-soil ecosystems. In: Hock B. (Ed), *The Mycota: Vol. IX Fungal Associations*. Springer, Berlin, 95-113. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-07334-6\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-662-07334-6_6)
- Kabir Z., 2005. Tillage or no-tillage: impact on mycorrhizae. *Canadian Journal of Plant Science*, 85:23-29. <https://doi.org/10.4141/P03-160>
- Kenny L., Galiana A., Bellefontaine R., 2009. Projet UE/MEDA/ADS. Appui à l'amélioration de la situation de l'emploi de la femme rurale et gestion durable de l'arganeraie dans le sud-ouest du Maroc - Thème 2 : Multiplication végétative et symbioses racinaires de l'arganier : Optimisation des agro-systèmes à base d'arganier. Agence du développement social (Maroc) et Agropolis (France), Rapport final, 1-71.
- Klironomos J. N., Moutoglis P., Kendrick B., Widden P., 1993. A comparison of spatial heterogeneity of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in two maple-forest soils. *Canadian Journal of Botany*, 71:1472-14807. <https://doi.org/10.1139/b93-178>
- Koske R. E., Tessier B., 1983. A convenient permanent slide mounting medium, *Mycological Society of America Newsletter*, 34: 59.
- Lachapelle J., 2004. Microscopie, méthodes d'examen, colorations. *Revue du Cercle de Mycologie de Bruxelles*, 4 : 35-71. <http://www.cercle-mycobruelles.be/Publications/04/Microscopie%20methodes%20colorations.pdf>
- Lahcen K., Galiana A., Bellefontaine R., 2009. Appui à l'amélioration de la situation de l'emploi de la femme rurale et gestion durable de l'arganeraie dans le sud-ouest du Maroc – Thème2 : Multiplication végétative et symbioses racinaires de l'arganier Optimisation des agro systèmes à base d'arganier. Projet UE / MEDA / ADS, Rapport final, 71 p.
- M'hirit O., Benzyane M., Benchekroun F., El Yousfi S. M., Bendaanoun M., 1998. L'arganier. Une espèce fruitière-forestière à usages multiples. Sprimont, Belgique, Mardaga. 151p.
- Malusá E., SasPaszt L., Głuszek S., Ciesielska J., 2014. Organic Fertilizers to Sustain Soil Fertility. In: Sinha S., Pant K. (eds), *Fertilizers Technology Vol. 1: Synthesis*. Publishers Studium Press LLC, Houston, USA, 256-281.
- Marschner P., Kandeler E., Marschner B., 2003. Structure and Function of the Soil Microbial Community in a Long-Term Fertilizer Experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 453-461. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00297-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00297-3)
- Meriaux S., 1954. Contribution à l'étude de la granulométrie. Thèse d'État, Paris, 118 p.
- Morton J. B., Benny G. L., 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glominae and Gigasporinae, and two new families, Acaulosporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon*, 37: 471-491. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19912307931>
- Mosse B., 1973. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Annual Review of Phytopathology*, 11: 171-196. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.11.090173.001131>
- Mosse B., 1986. Mycorrhiza in a sustainable agriculture. *Biological Agriculture and Horticulture*, 3: 191-209. <https://doi.org/10.1080/01448765.1986.9754471>
- Nouaim R., Chaussod R., El Aboudi A., Schnabel C., Peltier J. P., 1991. L'Arganier. Essai de synthèse des connaissances sur cet arbre. In: *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. Groupe d'Étude de l'Arbre, 373-388.
- Nouaim R., Chaussod R., 1994. Mycorrhizal dependency of two clones of micropropagated Argan tree (*Argania spinosa*): I) Growth and biomass production. *Agroforestry Systems*, 27: 53-65. <https://doi.org/10.1007/BF00704834>

- Nouaim R., Chaussod R., 1997. Effet de la mycorrhization contrôlée sur la croissance de l'arganier (*Argania spinosa*) après sa transplantation en sol non désinfecté. *Al Awamia*, 96 : 65-76. <http://webagris.inra.org.ma/doc/awamia/09608.pdf>
- Nouaim R., Chaussod R., 2002., Réponse à la mycorrhization de plants d'arganier (*Argania spinosa*) multipliés par bouturage. *Al Awamia*, 105 : 9-22.
- Olsen S. R., Cole C. V., Watanabe F. S., Dean L. A. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. Washington, DC: US Department of Agriculture, Circular, 939: 19. <http://krishikosh.egranth.ac.in/bitstream/1/2041713/1/41717.pdf>
- Ouahmane L., Hafidi M., Thioulouse J., Ducousso M., Kisa M., Prin Y., *et al.*, 2007. Improvement of *Cupressus atlantica* Gaussen growth by inoculation with native arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Applied Microbiology*, 103: 683-690. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2007.03296.x>
- Philips J.M., Hayman D.S., 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55: 158-161.
- Plenchette C., Fortin J. A., Furlan V., 1983. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P fertility: I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant Soil*, 70: 199-209. <https://doi.org/10.1007/BF02374780>
- Rillig M.C., Mummey D.L., 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 171: 41-53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x>
- Roldan A., García-Orenes F., Lax A., 1994. An incubation experiment to determine factors involving aggregation changes in an arid soil receiving urban refuse. *Soil Biology & Biochemistry*, 26: 1699-1707. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)90323-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)90323-9)
- Ryan M. H., Chilvers G. A., Dumaresq D. C., 1994. Colonisation of wheat by VA mycorrhizal fungi was found to be higher on a farm managed in an organic Matter than on a conventional neighbour. *Plant and Soil*, 160: 33-40. <https://doi.org/10.1007/BF00150343>
- Sanon A. A., 2005. Rôle des champignons mycorrhiziens à arbuscules dans les mécanismes régissant la co-existence entre espèces végétales. D.E.A. National de SCIENCE DU SOL, Nancy, France, 4-6. [http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins\\_textes/divers13-07/010040027.pdf](http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers13-07/010040027.pdf)
- Schmid T., Meyer J., Oehl F., 2008. Integration of mycorrhizal inoculum in high alpine revegetation. *In: Feldmann F., Kapulnik Y., Baar J.*(eds), *Mycorrhiza Works.. Proceedings of the International Symposium "Mycorrhiza for Plant Vitality" and the Joint Meeting of Working Groups 1 - 4 of COST Action 870.* Deutsche Phytomedizinische Gesellschaft, Braunschweig, Germany, 278-288. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20153030200>
- Sieverding E., 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. *Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ)*, Eschborn, Germany, 371p.
- Smith S.E., Read D.J., 2008. *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd edition. Waltham, MA, USA: Academic Press.
- Stotzky G., 1997. Soil as an environment for microbial life. *In: Van Elsas J. D., Trevorset J. T., Wellington E. M. H.*(eds), *Modern Soil Microbiology.* Dekker, New York, 1-20.
- Stutz J.C., Morton J.B., 1996. Successive pot cultures reveal high species richness of arbuscular mycorrhizal fungi in arid ecosystems. *Canadian Journal of Botany*, 74: 1883-1889. <https://doi.org/10.1139/b96-225>
- Stutz J.C., Coperman R., Martin C.A., Morton J.B., 2000. Patterns of species composition and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in arid regions of southwestern North America and Namibia, Africa. *Canadian Journal of Botany*, 78: 237-245. <https://doi.org/10.1139/b99-183>
- Sylvia D.M., Wilson D.O., Graham J.H., Maddox J.J., Millner P., Morton J.B., *et al.*, 1993. Evaluation of vesicular arbuscular mycorrhiza fungi in diverse plants and soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 25 (6): 705- 713. <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/35691>
- Tilman D., Downing J.A., 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367: 363-365. <https://10.1038/367363a0>
- Trouvelot A., Kough J. L., Gianinazzi V., 1986. Mesure de taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. *In: Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S.* (eds), *Physiological and genetic aspects of mycorrhizal.* INRA, Paris, 217-221.
- Vestberg M., Saari K., Kukkonen S., Hurme T., 2005. Mycotrophy of corps in rotation and soil amendment with peat influence the abundance and effectiveness of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi in field soil. *Mycorrhiza*, 15 (6): 447-458. <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0349-2>
- Winding A., Hund-Rinke K., Rutgers M., 2005. The use of microorganisms in ecological soil classification and assessment concepts. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 62 (2): 230-248. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2005.03.026>

Bois et Forêts des Tropiques - Revue scientifique du Cirad

Cirad - Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier  
Cedex 5, France - Contact : [bft@cirad.fr](mailto:bft@cirad.fr) - ISSN : L-0006-579X