



HAL
open science

Diversité des champignons (surtout mycorhiziens) dans les écosystèmes forestiers actuels.

J. Guinberteau, Régis Courtecuisse

► **To cite this version:**

J. Guinberteau, Régis Courtecuisse. Diversité des champignons (surtout mycorhiziens) dans les écosystèmes forestiers actuels.. *Revue forestière française*, 1997, 49 (Spécial), pp.25-39. 10.4267/2042/5673 . hal-03444071

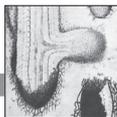
HAL Id: hal-03444071

<https://hal.science/hal-03444071>

Submitted on 23 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



DIVERSITÉ DES CHAMPIGNONS (SURTOUT MYCORHIZIENS) DANS LES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS ACTUELS

J. GUINBERTEAU - R. COURTECUISSÉ

La forêt peut se définir, selon le concept des types biologiques de Raunkiaer (1905), comme une formation dominée par des phanérophytes, plantes dont la partie végétative, ligneuse et pérenne, reste parfaitement visible lors de la "mauvaise" saison : la forêt est, par définition, formée d'arbres ou dominée par ces derniers.

Elle constitue bien souvent le stade climacique de la dynamique végétale. On sait actuellement que l'association symbiotique entre arbres et champignons (mycorhization) est une règle quasi générale et qu'elle contribue à l'établissement et à la pérennité de l'écosystème forestier, de même qu'à sa productivité. D'autre part, cette "mycotrophie" touche la majorité des végétaux (tous types biologiques confondus). On pense d'ailleurs que la colonisation des terres émergées a été rendue possible, à l'échelle des temps géologiques, par ce phénomène (Pirozynski et Malloch, 1975 ; Selosse et Le Tacon, 1995 ; Le Tacon et Selosse, 1997 dans ce numéro, p. 15).

Étroitement associés depuis les origines de la vie sur terre, les champignons et les plantes chlorophylliennes (dont les arbres) ont donc engendré une diversité biologique considérable, dont le fonctionnement est complexe et naturellement équilibré.

Actuellement, la forêt naturelle (primaire) est pourtant de plus en plus rare. En région tropicale, elle est surexploitée, voire anéantie, avant même que son étude (qualitative ou quantitative) n'ait pu être amorcée. Une richesse biologique prodigieuse s'éteint ainsi de manière irréversible. Pour donner une idée de cette biodiversité tropicale et de la perte subie, on peut rappeler le "record" actuellement connu : 476 espèces d'**arbres** sur **un hectare** de la forêt de Santa Teresa, Esperito Santo, au Brésil (d'après une étude de L. Dias Thomaz, dans une région où la forêt est actuellement réduite à 5 % de sa surface originelle ; cité par Barry, 1996). Sous nos climats et dans la plupart des régions tempérées ou industrialisées, les écosystèmes forestiers sont également exploités ; mais si leur composition floristique et leur fonctionnement sont parfois modifiés en profondeur, la préoccupation de gestion durable, de plus en plus présente chez les gestionnaires forestiers, assure désormais sa pérennité, son équilibre et sa richesse biologique.

Quoi qu'il en soit, les types forestiers actuels, à l'échelle planétaire, sont nombreux et variés. Nous donnerons plus loin quelques exemples de biodiversité fongique associée à des types forestiers particuliers mais il faut aussi remarquer que les groupements de fourrés, de landes, de même que les

microsylves des hautes altitudes et latitudes, sont proches de la forêt proprement dite (formations dominées par des plantes ligneuses).

Si notre propos se limite aux champignons mycorhiziens, il ne faut pas oublier que d'autres types biologiques existent dans le règne fongique. Face à la contrainte majeure que constitue leur hétérotrophie vis-à-vis du carbone (un des éléments essentiels de la définition du règne fongique), les champignons apportent trois types de réponse : le saprophytisme, le parasitisme et la symbiose. Les espèces mycorhiziques appartiennent, bien sûr, à cette dernière catégorie (comme les lichens, association d'un champignon et d'une algue) mais les autres types participent également de la biodiversité fongique et du fonctionnement des milieux naturels, et de la forêt en particulier.

Il est d'ailleurs intéressant de remarquer que le type biologique d'une espèce donnée n'est pas figé une fois pour toutes. Un champignon peut commencer son existence en tant que saprophyte avant de rencontrer son partenaire spécifique, avec lequel il établira une relation mycorhizienne, cette dernière pouvant laisser place, dans certaines conditions, à un mode de vie parasitaire. D'autre part, certaines espèces mycorhiziques sont également capables d'exploiter la litière forestière (Giltrap, 1982).

DIVERSITÉ FONGIQUE ET SYSTÈMES FORESTIERS

Le terme de biodiversité désigne (d'après Ramade, 1993) le nombre des espèces vivantes qui peuplent un lieu donné (au sens écosystémique, etc.).

Toutefois, si elle permet d'approcher la biodiversité d'une entité naturelle, une simple liste spécifique reste en deçà des informations que l'on peut tirer d'une étude plus fine des espèces présentes.

Il faut en effet s'intéresser aux phénomènes d'équitabilité (importance comparable de chaque espèce recensée), de dominance (prépondérance numérique plus ou moins grande d'une ou de quelques espèces) et à la signification écologique de ceux-ci, témoins éventuels d'un déséquilibre (dont la cause devra alors être recherchée).

Lorsque la connaissance d'une unité géographique ou naturelle est suffisante, on peut d'autre part hiérarchiser les taxons, sur le plan de leur valeur patrimoniale. Cette notion, en relation avec la constatation d'extinctions spécifiques et avec le concept de liste rouge, doit également entrer en ligne de compte dans l'évaluation "intégrée" de la biodiversité.

Autrement dit, la notion de biodiversité n'est pas seulement quantitative, mais aussi qualitative.

Particularités des champignons en relation avec le concept de biodiversité

Or, il est bien connu que les champignons, par leur mode de vie et leurs particularités biologiques, constituent un règne réfractaire, ou tout au moins très difficile d'accès, lorsqu'on veut en aborder l'étude sous l'angle des évaluations quantitatives (et *a fortiori* qualitatives).

Envisagés dès 1953 par Haas, les principaux paramètres responsables de cette difficulté sont analysés par Courtecuisse (1988) puis par Arnolds (1995). On peut les résumer de la façon suivante, en les étoffant de quelques éléments complémentaires, plus particulièrement relatifs aux espèces mycorhiziques :

— les sporophores, seuls témoins directs de la présence d'une espèce donnée (le mycélium est presque toujours enfoui et invisible — et de toutes façons, il est indéterminable dans cet état par les moyens classiques d'investigation), sont d'apparition fugace dans la plupart des cas (quelques heures à quelques jours, rarement davantage) ;

— l'apparition des sporophores est l'objet d'une périodicité régie par des cycles biologiques souvent complètement méconnus (une espèce donnée peut produire ses sporophores toutes les x années, par "programmation" phénologique) ;

— l'apparition des sporophores est l'objet de fluctuations considérables, régies par des cycles non biologiques, incontrôlables et imprévisibles (on pensera à l'influence climatique : l'intersection d'une année défavorable, sur le plan hydrique par exemple, avec l'année "programmée génétiquement" de production des sporophores, peut faire sauter un cycle et masquer l'espèce à l'observateur pour de nombreuses saisons supplémentaires) ;

— un autre problème concerne les espèces hypogées, dont les sporophores souterrains restent invisibles, même les années fastes (sur le plan climatique et sur le plan phénologique), sauf intervention aléatoire de mammifères fouisseurs et sauf démarche méthodologique particulière (fort rare). Or, toutes les espèces hypogées sont mycorrhiziennes ! Ce groupe a été extraordinairement sous-évalué, jusqu'à présent, dans les études de mycologie forestière.

La réalisation d'un inventaire mycologique relève donc du long terme. Le nombre d'années nécessaires pour espérer avoir un aperçu à peu près complet de la mycoflore (on dit aussi fonge) d'un site donné varie de 7 à 12 ans au moins (parfois bien plus sans doute), selon le biotope étudié ; 7 ans sont nécessaires, d'après Arnolds (1995), pour obtenir une bonne idée de la diversité fongique en prairie. De plus, une dynamique propre (fongique) et extrinsèque (phanérogamique, c'est-à-dire liée aux plantes supérieures, influençant forcément la fonge, par le biais de son hétérotrophie) peut fausser les résultats.

L'évaluation patrimoniale, quant à elle, est encore plus difficile. Il faut acquérir suffisamment de recul pour percevoir les mouvements d'aire de répartition, les raréfactions d'espèces. La notion d'extinction doit ici être prise avec la plus grande prudence. Pourtant, il est important de tenter ce type de démarche car les champignons, comme tous les êtres vivants, sont l'objet de pressions environnementales et peuvent jouer un rôle dans la protection de la nature (Arnolds, 1992b). Des listes rouges de champignons menacés existent dans plusieurs pays européens et une première liste de ce type vient d'être achevée en France, pour la région Nord - Pas-de-Calais (Courtecuisse, 1997). Ce type de document peut aider à la gestion rationnelle et durable des écosystèmes naturels, par la prise en compte des espèces les plus menacées, très importantes à préserver lorsqu'il s'agit d'espèces mycorrhiziennes ayant un rôle écologique non négligeable, en particulier dans les écosystèmes forestiers.

Mais, outre ces difficultés, surtout perceptibles à une échelle géographique relativement grande (pour des surfaces limitées, à la fonge connue de manière plutôt satisfaisante — bien que rarement exhaustive), il faut insister sur le fait que, d'un point de vue global, les champignons sont parmi les moins bien connus des êtres vivants. Si le nombre d'espèces recensées avoisine 70 000, on estime actuellement qu'un total de 1,5 million d'espèces fongiques peuplent notre planète. Cette méconnaissance de la biodiversité fongique et ses conséquences ont été analysées, par exemple, par Hawksworth (1991) et Watling (1995a). L'oubli, souvent pur et simple, des champignons dans les évaluations conservatoires et dans la réalisation de plans de gestion ou de protection de biotopes (parfois sur de très grandes unités phyto-géographiques) est très grave, en raison de leur importance fonctionnelle. Qu'il nous soit permis d'insister à nouveau sur une des raisons de cet état de fait : les champignons font partie d'un règne autonome (*Fungi*) et leur étude nécessite une approche originale dont quelques-uns des facteurs importants ont été évoqués plus haut. Or, la plupart des travaux d'inventaire et d'évaluation patrimoniale font appel à des **botanistes**, chargés, dans l'esprit des demandeurs, d'étudier les "plantes", dans un concept large et traditionnel. Or, les botanistes inventorient les *Vegetalia* (autre nom du règne végétal). Les champignons sont donc presque systématiquement omis (ou traités par des non-spécialistes, ce qui revient au même) et leur importance passe totalement inaperçue. Il faut actuellement répéter avec force, à l'adresse des organismes demandeurs de données inventoriales ou/et patrimoniales, que les champignons doivent être considérés séparément, dans tous les programmes concernant la biodiversité quantitative ou/et

qualitative. Leur étude doit être spécialement confiée à des **mycologues**. Certes, cette idée commence à être admise et plusieurs institutions ou grands organismes français et européens font appel à des mycologues pour participer, de manière spécifique, à des programmes pluridisciplinaires d'évaluation patrimoniale, fonctionnelle ou conservatoire. Mais cela reste, pour le moment, une minorité des cas ; beaucoup d'études occultent encore purement et simplement l'aspect mycologique.

Diversité typologique des champignons mycorhiziens

Enfin, on doit signaler que toutes les espèces fongiques établissant cette relation symbiotique avec des arbres ne répondent pas au même type de mycorhize. Si la grande majorité constitue des ectomycorhizes, on rencontre également des arbres à endomycorhizes (le Frêne par exemple) et d'autres à ectendomycorhizes (le Bouleau, en particulier avec certains champignons comme *Pisolithus arrhizus*).

En fait, et paradoxalement, les ectomycorhizes concernent un petit nombre d'espèces végétales (à l'échelle du règne, les arbres de nos forêts étant cependant presque tous ectomycorhiziens) et un grand nombre d'espèces fongiques. À l'inverse, les VAM (mycorhizes à vésicules et arbuscules) concernent un nombre considérable de plantes (pas forcément des arbres forestiers) mais un nombre beaucoup plus faible de champignons [souvent étrangers, d'ailleurs, aux champignons "supérieurs" puisqu'il s'agit de *Zygomycota* (division caractérisée par un thalle non cloisonné, de structure cœnocytaire)].

Dans le contexte de cette note, il faut insister sur le fait que les études seront menées selon des méthodologies très différentes, selon que l'on s'adresse à des champignons ectomycorhiziens ou endomycorhiziens. On pourra lire l'article d'Arnolds (1992a) en ce qui concerne les méthodes relatives aux ectomycorhiziens.

D'autre part, au sein d'un même écosystème et parfois autour d'un seul et même arbre, un phénomène de succession ou même de concurrence peut intervenir entre les différents types de mycorhizes. Cela a été mis en évidence, par exemple, chez les Aulnes (Beddiar, 1984), les *Helianthemum* (Read *et al.*, 1977), les *Eucalyptus* (Lapeyrie et Chilvers, 1985 ; Chilvers *et al.*, 1987), les Peupliers et les Saules (Lodge et Wentworth, 1990).

Les différents types de mycorhizes et les rapports complexes et dynamiques pouvant exister entre eux sont donc à l'origine d'une complexité fonctionnelle supplémentaire au sein des écosystèmes forestiers, en relation avec la biodiversité fongique.

LES DÉTERMINANTS DE LA BIODIVERSITÉ FONGIQUE D'UN ÉCOSYSTÈME FORESTIER

En dehors du fait qu'elle est souvent difficile à appréhender (voir ci-dessus), la notion de diversité fongique au sein des écosystèmes forestiers se trouve sous la dépendance de plusieurs facteurs. Selon nos propres observations et en accord avec Darimont (1973), la composition des communautés fongiques est déterminée hiérarchiquement par :

— les formations végétales, principalement par la nature des essences-hôtes, connectées aux symbiotes ectomycorhiziens qui leur sont liés. À ce niveau, le degré de spécificité ou de particularisme du champignon vis-à-vis de l'arbre sera déterminant. Nous verrons également que la maturité du peuplement forestier pourra être prépondérante pour l'expression d'une certaine biodiversité en champignons.

— le facteur édaphique où la nature du sol, sa composition, sa richesse en bases ou en matière organique, son pH ou son extrême pauvreté trophique peuvent être déterminants pour régler la présence ou l'absence de certaines espèces de champignons et l'expression d'une plus ou moins grande diversité fongique.

— les facteurs du climat ou du microclimat (qui régissent la répartition chorologique des champignons) peuvent apporter de profondes modifications dans la mycoflore pour une même essence sujette à différents climats ou à différentes situations altitudinales : plaine ou montagne (exemple : Bouleau, Hêtre, etc.).

Chronologie spatio-temporelle des communautés fongiques et variation en fonction de l'âge des peuplements forestiers

Dans un peuplement forestier équienne, la composition spécifique des communautés de champignons varie avec le temps (Mason *et al.*, 1983 ; Le Tacon *et al.*, 1984 ; Dighton *et al.*, 1985 ; Fleming *et al.*, 1986 ; Garbaye, 1991). En d'autres termes, tout écosystème forestier, en vieillissant, subit une modification de sa biodiversité, donc de sa mycoflore, ce qui est également sensible dans l'expression quantitative de la fructification des espèces fongiques. Cette dynamique de la flore fongique associée aux peuplements forestiers est un phénomène universel incontournable qui se traduit par des séquences de succession de flore dans le temps et dans l'espace. La richesse en champignons de l'écosystème, traduite en terme de biodiversité, évolue sans cesse ; elle n'est jamais figée et, par conséquent, il est difficile de la quantifier de manière exhaustive, à un instant précis de l'évolution de la forêt.

Tout observateur peut facilement constater ces changements : l'apparition d'espèces différentes de champignons, fructifiant dans un peuplement forestier observé quelques années plus tôt, est classique. Ce remaniement qualitatif et quantitatif en fonction du temps s'accompagne d'une délocalisation centrifuge de la distribution spatiale des carpophores, essaimant à partir du tronc de l'arbre en suivant préférentiellement les axes racinaires. Les premiers champignons apparus (mycorhiziens pionniers ou "early stage fungi") étant sans cesse repoussés vers l'extérieur, généralement à l'aplomb de la frondaison ou légèrement au-delà, et de nouvelles espèces plus tardives apparaissant spontanément plus près du tronc sur des racines plus âgées (mycorhiziens tardifs ou "late stage fungi"). La distribution spatiale et les successions temporelles des champignons, en fonction de telle ou telle essence, ont été étudiées par différents auteurs (Becker, 1956 ; Mason *et al.*, 1983 ; Termorshuizen *et al.*, 1989 ; Guinberteau *et al.*, 1987, 1989 ; Arnolds, 1991 ; Dighton *et al.*, 1986 ; Deacon *et al.*, 1983 ; Visser, 1995). Les espèces que l'on pourrait qualifier d'authentiques "early stage fungi", à vocation pionnière, appartiennent généralement aux genres *Hebeloma*, *Laccaria*, *Thelephora*, *Suillus* et sont également fréquentes chez les gastéromycètes (genres *Pisolithus*, *Scleroderma*, *Rhizopogon*, *Melanogaster*, etc.). À l'opposé, les genres plutôt reconnus comme mycorhiziens tardifs sont *Amanita*, *Russula*, *Cortinarius*, *Boletus*, etc.

Dans le tableau I (p. 30), nous donnons un exemple de succession naturelle observée dans une pinède expérimentale à partir d'une mycorhization artificielle.

Selon un schéma général (Dighton et Mason, 1985), on peut constater globalement un enrichissement de la biodiversité de la mycoflore jusqu'à un certain stade de maturité du peuplement forestier souvent relié à la fermeture de la canopée et variable selon les essences ligneuses considérées. Au-delà, dans la phase de vieillissement ou de sénescence de l'écosystème, il se produit un appauvrissement plus ou moins lent de cette biodiversité au profit d'un enrichissement sensible en espèces saprophytes, tendant à supplanter en partie les espèces symbiotiques. Ces espèces biologiquement différentes sont en étroite liaison avec l'enrichissement et l'accumulation de la litière organique ou de la biomasse et des changements qualitatifs de la matière organique. Une corrélation positive entre l'âge des arbres et le nombre des espèces de champignons lignicoles devrait être plus vraisemblable à cause de l'accroissement de bois mort et l'augmentation de microhabitats et l'accumulation du substrat. Cependant, la disponibilité effective en biomasse est largement influencée par les pratiques d'exploitation forestière. Notons toutefois que les mycorhiziens de "stade précoce" ou pionnier, malgré une diminution notable au fur et à mesure du vieillissement du peuplement, peuvent se maintenir très longtemps à l'état de "bruit de fond" et disparaissent rarement

complètement. Ils peuvent occuper la périphérie du système racinaire en expansion même de vieux arbres ou des zones de renouvellement racinaire suite à un traumatisme.

Cependant, la généralisation de ce schéma demande à être quelque peu modulée (Arnolds, 1991) quant à la diminution de la biodiversité des champignons mycorhiziens dans des vieux peuplements forestiers et en fonction du vieillissement des écosystèmes. En effet, Bendixsen (1981), en Norvège, trouve que la diversité en espèces mycorhiziennes dans des vieux peuplements de *Pinus sylvestris* n'est pas différente de celle observée dans de plus jeunes peuplements âgés de 20 ans. Par contre, Vries *et al.* (1985) cités par Arnolds (1991) ont observé un nombre d'espèces mycorhiziennes dans plusieurs peuplements adultes de *Pinus* (50-80 ans), sur sols sableux très pauvres, plus grand que celui rapporté par Termorshuizen et Schaffers (1987) dans de jeunes plantations de 5 à 10 ans.

D'autre part, ces mêmes auteurs (1989) ont démontré que les phénomènes de succession et de diversité de la mycoflore étaient non seulement liés avec l'âge des arbres, mais également avec l'âge de la forêt, c'est-à-dire au niveau de génération du peuplement.

Tableau I **Apparition chronologique de la mycoflore indigène sur arbres mycorhizés artificiellement par *Suillus* et *Lactarius*. Plantation expérimentale *Pinus pinaster* (1980)**
(d'après J. Guinberteau *et al.*, 1989)

Espèces mycorhiziques	1 ^{re} année de fructification
<i>Suillus bovinus</i> (L. : Fr.) O. Kuntze <i>Rhizopogon obtectus</i> (Spreng.) S. Rauschert (= <i>Rh. luteolus</i> Th. M. Fr.) <i>Laccaria laccata</i> (Scop. : Fr.) Berk. & Br. <i>Thelephora terrestris</i> Ehr. : Fr.	1982
<i>Chroogomphus rutilus</i> (Sch. : Fr.) O.K. Miller (= <i>Gomphidius viscidus</i> (L.) Fr.) <i>Inocybe curvipes</i> P. Karsten (= <i>I. decipientoides</i> Peck)	1983
<i>Tricholoma pessundatum</i> (Fr. : Fr.) Quélet	1984
<i>Hygrophorus hypothejus</i> (Fr. : Fr.) Fr.	1985
<i>Lactarius hepaticus</i> Plowright. <i>Russula torulosa</i> Bresadola <i>Russula cessans</i> Pearson <i>Hebeloma sacchariolens</i> Quélet	1986
<i>Russula drimeia</i> Cooke (= <i>R. sardonis</i> Fr.). <i>Hebeloma crustuliniforme</i> (Bull.) Quélet <i>Clavulina rugosa</i> (Bull. : Fr.) Schroeter	1987
<i>Russula turci</i> Bresadola <i>Russula sanguinaria</i> (Schum.) S. Rauschert (= <i>R. sanguinea</i>) <i>Amanita rubescens</i> (Pers. : Fr.) S.F. Gray <i>Amanita mairei</i> Foley	1990
Espèces saprophytiques	
<i>Inocybe petiginosa</i> (Fr. : Fr.) Gillet <i>Lacrymaria lacrymabunda</i> (Bull. : Fr.) Patouillard (= <i>Psathyrella lacrymabunda</i>) <i>Gymnopilus spectabilis</i> (Fr. : Fr.) A. H. Smith.	1983
<i>Pholiota gummosa</i> (Lasch) Singer <i>Mycena leptcephala</i> (Pers. : Fr.) Gillet (= <i>M. chlorinella</i> (Lange.) Singer) <i>Omphalina</i> sp. <i>Psilocybe</i> sp.	1987
<i>Mycena seynesii</i> Quélet <i>Lycoperdon perlatum</i> Pers. : Pers.	1990

L'ensemble de ces observations suggère, d'après Arnolds (1991), qu'il est prématuré d'énoncer des conclusions générales sur les changements dans la diversité spécifique de la mycoflore, au cours de la succession forestière. Apparemment l'accroissement de la diversité spécifique dans les champignons mycorhiziens est plus complexe que le modèle décrit par Dighton et Mason (1985) et dépend du traitement de la forêt (rotation, plantation ou spontané), de l'exploitation et des effets de la pollution atmosphérique.

Les données ci-dessus concernent plus particulièrement les écosystèmes tempérés. Une étude concernant les variations spatio-temporelles dans les communautés fongiques des forêts tropicales humides a été publiée par Lodge et Cantrell (1995).

Nature et influence des essences forestières dans la diversité des champignons au sein des écosystèmes forestiers

Tout d'abord, il est assez unanimement reconnu que les champignons mycorhiziens sont plus étroitement dépendants de la nature de leur environnement biotique que les champignons saprophytes, à plus grande amplitude trophique et relativement tolérants. Même si des spécificités étroites existent également, ces derniers pourront s'adapter et coloniser souvent plusieurs sources de substratums, d'origine forestière parfois très différente.

Plusieurs exemples peuvent illustrer cette ubiquité chez les champignons saprophytes, notamment les communautés fongiques nitrato-philes qui peuvent coloniser aussi bien les écosystèmes forestiers fixateurs d'azote, que des milieux préforestiers rudéralisés, fortement enrichis en azote, les composts végétaux ou d'origine animale, etc. À l'inverse, l'électivité des champignons mycorhiziens est beaucoup plus forte et, si beaucoup d'entre eux sont capables de coloniser plusieurs essences, certains peuvent être étroitement attachés et fidélisés à un seul hôte. Ces cas de spécificité étroite concernent à la fois quelques champignons (par exemple des genres *Suillus*, *Lactarius*, *Rhizopogon*, *Leccinum*) (Molina *et al.*, 1992), et certaines essences, sujettes à développer un particularisme exacerbé (cas de l'Aulne, du Mélèze, certains Pins de montagne : *Pinus cembro*, *Pinus strobus*, etc.) (Engel *et al.*, 1996). Cette spécificité étroite peut être parfois élargie à plusieurs hôtes s'il s'agit d'un peuplement mixte ou mélangé (Molina *et al.*, 1992).

D'autre part, il est assez difficile de définir très exactement une hiérarchie de classement entre essences forestières, quant à leur richesse en champignons symbiotiques. Au sein des Fagacées, ce sont certainement les Chênes (toutes espèces confondues) et le Hêtre, avec leur cortège respectif de champignons chercicoles et fagéticoles, qui sont les plus riches en espèces. En montagne, les pessières et les sapinières offrent également un maximum de diversité fongique. Cependant, une abondante production de sporophores en sous-bois peut cacher ou dissimuler une diversité médiocre et une relative monotonie spécifique. C'est le cas des pinèdes de substitution des régions atlantiques qui, malgré leur tapis dense de carpophores, sont relativement peu diversifiées. La seule présence de fourré ou d'un sous-étage de Chêne vert ou de Chêne liège peut inverser cette tendance par un enrichissement considérable de cette biodiversité fongique (Guinberteau, 1993).

Il va de soi, également, que la nature plurispécifique d'un peuplement forestier augmente sensiblement la richesse de sa mycoflore. Cet enrichissement ne suit pas forcément un simple phénomène d'addition des différentes mycoflores respectives de chaque espèce forestière, mais peut connaître un fonctionnement synergique au sein du complexe communautaire, en équilibre avec un nombre bien plus considérable d'espèces. Ceci est également vrai pour les communautés fongiques saprophytiques. À travers la sylviculture moderne, il découle que les peuplements monospécifiques, qui constituent des complexes communautaires homogènes, sont en général loin d'offrir une aussi grande diversité fongique que les écosystèmes forestiers plurispécifiques, à base d'essences mineures sur le plan économique. Ces écosystèmes marginaux sont de notables réservoirs de biodiversité fongique et beaucoup d'auteurs s'attachent à recenser et à souligner la richesse patrimoniale de ces biotopes forestiers qu'il faut conserver et même développer (Bon, 1983 ; Courtecuisse, 1986 ; Courtecuisse et Dubus, 1994).

Facteur édaphique et diversité des communautés fongiques

Les communautés fongiques sont de mieux en mieux connues, en relation avec la typologie forestière et sociologiquement mieux définies sur les bases des communautés phytosociologiques et des unités de végétation.

Si, au sein de l'écosystème, la nature du peuplement joue un rôle prépondérant sur la composition de la flore fongique qui lui est liée, l'impact du facteur sol reste primordial en régulant très fortement la composition spécifique des communautés fongiques. L'existence d'une préférence édaphique de beaucoup de champignons a été maintes fois observée et mise en évidence par plusieurs auteurs. À titre d'exemple, le cortège de la hêtraie calcicole est profondément différent de celui d'une hêtraie de plateaux acidoclines (Bon, 1983), même si quelques espèces fagécicoles dominantes se montrent tolérantes ou indifférentes vis-à-vis du sol. Danielson et Visser (1989) utilisent le terme de "soil specificity" pour indiquer l'importance du facteur sol dans le développement des champignons mycorrhiziens. Cependant, peu d'études ont analysé finement les différentes caractéristiques du sol sur la distribution des champignons à travers la fréquence des sporophores dans différentes situations édaphiques pour une même essence forestière. Tyler (1989) a étudié la distribution de 150 espèces de macromycètes les plus fréquents dans différents peuplements forestiers (Hêtre, Chêne, Charme, Noisetier) en relation avec le taux de saturation en bases, le pH et la teneur en matière organique du sol. Pour une majorité des espèces, il a obtenu une relation linéaire statistiquement significative entre la fréquence de distribution et la variable sol, intégrant la teneur en bases et le taux de matière organique de l'horizon humifère. Un tiers seulement des espèces étudiées couvrent une très large gamme édaphique. Ce même auteur a pu mettre clairement en évidence, d'après les productions de sporophores, que la biodiversité des mycorrhiziens était nettement supérieure dans les sols très acides, en particulier dans les podzols de type mor. Par exemple, *Russula ochroleuca* et *Xerocomus badius* montrent une nette prédilection pour les sols organiques. À l'inverse, d'autres espèces de champignons montrent une préférence ou une forte dépendance envers les sols avec un taux de saturation en bases élevé, bien développé sur mull.

Biodiversité et interaction interspécifique

La biodiversité peut aussi dépendre, à l'intérieur de chaque groupe fonctionnel (saprophyte, ectomycorhizien), du degré de similarité écologique ou des équivalences fonctionnelles entre espèces de la succession (Kuyper, 1994). En d'autres termes, les interactions compétitives et d'exclusion les plus aiguës entre champignons semblent se manifester au sein des espèces d'un même genre, ces interactions étant dues en particulier aux équivalences fonctionnelles. Des champignons aux besoins nutritionnels similaires ou proches ne sont pas capables de coexister, mais occupent des habitats ou niches écologiques distincts. C'est le concept de la "ségrégation d'habitat" (Imanishi, 1949) qui intervient directement sur la biodiversité de l'écosystème. À titre d'exemple, dans une plantation expérimentale de *Pinus pinaster* mycorhizé artificiellement avec *Suillus granulatus* et *Lactarius deliciosus*, Guinberteau *et al.* (1989) ont démontré une très forte exclusion interspécifique, au sein du genre *Suillus*, entre *Suillus granulatus* et *Suillus bovinus*, qui s'excluent mutuellement d'un même arbre, alors qu'inversement, *Suillus granulatus* et *Lactarius deliciosus* peuvent mycorhizer les mêmes arbres mais sur des secteurs racinaires différents et non concurrents spatialement. Ces observations peuvent être étendues à une foule d'exemples au sein des communautés fongiques. Murakami (1987) a bien démontré ce phénomène dans la distribution spatiale de différentes espèces de russules qui s'excluent mutuellement et spatialement, respectivement au sein d'un même genre et d'un même plateau.

De même, chez les champignons saprophytes, Swift (1976) suggère que, dans les derniers stades du processus de dégradation de la matière organique, quand l'énergie et la teneur en nutriments deviennent des facteurs limitants, la similarité écologique entre espèces s'accroît. Il introduit le concept "d'espèces équivalentes" qui sont fonctionnellement équivalentes et de compétitivité similaire. Il s'ensuit une perte de diversité par compétition trophique et fonctionnelle au sein de l'écosystème.

QUELQUES EXEMPLES DE CORTÈGES FONGIQUES LIÉS À UN TYPE FORESTIER OU À UNE ESSENCE DONNÉE

Les propos ci-dessus appellent, en complément, quelques illustrations concrètes. Il aurait été très intéressant d'effectuer un tour d'horizon exhaustif des études mycologiques consacrées plus particulièrement à la biodiversité (descriptive et fonctionnelle) d'espèces ectomycorhiziques dans les types forestiers du monde. Mais un tel sujet atteint une ampleur qui dépasse le cadre de cet article, entre autres car la typologie forestière mondiale ne semble pas exister, sous forme synthétique, pour le moment. Malgré l'intérêt qu'aurait représenté une confrontation entre les types forestiers et les études mycologiques associées (mise en évidence des milieux particulièrement négligés, de ce point de vue), il nous semble plus raisonnable de présenter quelques études ou quelques types de travaux, consacrés à des écosystèmes. Ces exemples seront choisis parmi les nombreux travaux traitant de la biodiversité fongique, parfois en relation avec les aspects écologiques ou fonctionnels et forestiers.

Exemples d'études des régions froides à tempérées

Plusieurs auteurs se sont attachés à inventorier la biodiversité fongique d'une essence ou d'un genre phanérogame donné. Lorsque ces plantes sont susceptibles de former des ectomycorhizes, il est intéressant de constater le degré de liaison des partenaires fongiques avec une espèce particulière ou avec un habitat particulier.

Dans cet ordre d'idée, les études de Watling (entre autres 1984, 1992) sont intéressantes. Elles concernent respectivement les champignons associés aux Bouleaux et aux Saules.

Les Bouleaux, assez peu diversifiés sur le continent européen, hébergent une mycoflore assez riche d'espèces reconnues mycorrhiziques ou supposées telles. Les partenaires les plus fidèles appartiennent sans doute aux genres *Lactarius* et *Russula*. Un certain nombre de cortinaires et de bolets (s.l.) sont également (plus ou moins) strictement inféodés à cet arbre, de même qu'un tricholome (*Tricholoma fulvum*). Mais beaucoup d'espèces sont plutôt tolérantes et viennent aussi sous essences diverses. En particulier, un groupe non négligeable s'associe volontiers aux bouleaux et à certains conifères, surtout les Épicéas. C'est le cas, en particulier, d'*Amanita muscaria* et de *Paxillus involutus*. Les variations de cortège fongique semblent, dans le cas du genre *Betula*, liées à des nuances d'habitat plutôt qu'à une espèce particulière. En effet, dans les régions tempérées au moins, aucune corrélation stricte n'a pu être mise en évidence avec *Betula pubescens* ou *Betula verrucosa*, les deux taxons du genre les plus répandus en Europe. Il faut peut-être émettre une restriction bioclimatique à ce sujet car Elborne et Knudsen (1990) présentent, pour le Groenland, une liste d'espèces associées spécifiquement à *Betula pubescens*. Pour cette région particulière, il s'agit d'espèces présentes sous d'autres essences en d'autres lieux (*Amanita muscaria* par exemple) ou de taxons typiquement arctiques à subarctiques (*Lactarius lapponicus*).

Les Saules, quant à eux, comprennent davantage d'espèces en Europe, chacune d'entre elles ayant une spécificité écologique beaucoup plus marquée. De ce fait, on constate des corrélations plus étroites entre certaines espèces de *Salix* et leurs partenaires mycorrhiziens. Mais il faut également tenir compte de la pression de sélection qu'exercent les milieux eux-mêmes sur les partenaires fongiques. En effet, si les saules colonisant les milieux dunaires ne sont pas les mêmes qu'en haute montagne, il semble normal que les champignons puissent aussi être limités en amplitude écologique propre. Cela se vérifie dans la plupart des cas mais certaines récoltes d'espèces salicicoles de la zone alpine, effectuées au bord de mer (par exemple *Inocybe auricomella* Kühner, récolté dans les dunes de la région de Dunkerque en 1996 par l'un de nous - RC), montrent que ces limites sont parfois insuffisantes pour retenir les champignons auprès de leur hôte initial. Les mécanismes permettant la migration ou la venue d'un taxon donné en des points distants de plusieurs centaines de kilomètres, dans une écologie en apparence très différente (la zone alpine et les dunes littorales sont deux milieux extrêmes qui, peut-être, peuvent présenter certaines similitudes) et auprès d'une autre

espèce d'un même genre phanérogame, restent cependant totalement inconnus. Mais cet exemple montre que la spécificité de la relation symbiotique souffre certaines limites et certaines transgressions.

Ceci est très intéressant car, dans certaines conditions environnementales, des espèces mycorhiziques peuvent quitter leur partenaire habituel pour s'associer à un autre, en fonction des essences présentes, des conditions environnementales, de leur degré de fidélité, etc. Voir par exemple Watling (1995b) pour des comparaisons entre l'Europe et l'Asie du Sud-Est, Alexander et Watling (1987) pour un exemple du comportement symbiotique d'essences introduites, le Sitka. Ceci est vrai également pour la mycoflore associée au Mélèze : *Suillus grevillei* peut, lorsqu'il "descend" en plaine à la suite de son hôte normal (*Larix*), s'associer au Douglas, alors que *Lactarius pomnensis*, un autre partenaire du Mélèze, lui reste strictement fidèle quelles que soient les circonstances.

Pour revenir aux Saules, il faut remarquer que peu d'espèces sont réellement arborescentes et qu'elles participent habituellement à des groupements de fourrés ou de microsylves (en milieu forestier humide, les saules s'associent souvent à d'autres essences, telles que les aulnes, eux-mêmes riches d'une mycoflore associée très variée). Mais, s'ils n'ont pas d'utilisation forestière directe, les Saules et leur mycoflore symbiotique associée peuvent jouer un rôle dans la recolonisation et la réhabilitation de sites dégradés, réamorçant ainsi une dynamique bloquée par des paramètres de milieu.

Dans tous les cas, même si les deux exemples ci-dessus concernent des essences d'intérêt secondaire sur le plan forestier, l'importance des mycorhizes reste fondamentale. Il ne nous semble pas utile de citer à nouveau les innombrables exemples d'études, connues de tous, montrant l'intérêt de l'inoculation préalable de champignons symbiotiques sur de jeunes arbres destinés à être replantés dans différentes situations plus ou moins défavorables (sols pauvres, dégradés, toxiques, brûlés, etc.).

Exemples d'études des régions chaudes à tropicales

Abordée beaucoup plus tardivement que les régions tempérées, la zone intertropicale fait actuellement l'objet d'investigations nombreuses dans le domaine de la biodiversité et des mycorhizes. Des articles généraux pourront être consultés, par exemple Fassi et Moser (1991), Singh (1991), Watling (1994), etc.

Certaines études sont consacrées aux inventaires d'espèces associées à des types particuliers de forêts, en vue d'évaluer la biodiversité fongique, les rapports symbiotiques éventuels entre arbres et champignons tropicaux et d'accroître la connaissance, en vue de la protection de ces milieux.

Nous citerons, par exemple, les travaux réalisés par des équipes américaines au Costa Rica et en Colombie, sur un programme partiellement financé par la National Science Foundation (NSF), dont les résultats sont, en particulier, d'ordre taxonomique, écologique et patrimonial (voir Carranza et Mueller, 1996 et aussi la liste complète des publications issues de ce programme sur l'URL <http://www.nybg.org/bsci/res/hall/abstract1.html>).

D'autres programmes à visée taxonomique concernent diverses régions du monde tropical forestier. Citons, parmi d'autres et pour rester sur des exemples concernant le continent américain, les publications de la *Flora Neotropica* (coordonnées par le New York Botanical Garden), de la *Flora of the Guianas* (éditeur en chef : A.R.A. Görts van Rijn, Utrecht), parmi lesquelles quelques contributions mycologiques peuvent être signalées, en particulier lorsqu'elles traitent de groupes renfermant des espèces mycorhiziques (Singer, 1970 ; Courtecuisse, 1989 ; Courtecuisse et Buyck, 1991).

Ces programmes de grande envergure sur un secteur géographique défini portent sur le long terme et sont très fructueux. Ils permettent tout d'abord un progrès considérable des connaissances taxonomiques de base, par la description de nouvelles espèces.

Or, cette étape est nécessaire à tout prolongement de la recherche mycologique dans le domaine de la biologie forestière, de l'écologie fonctionnelle, etc.

En effet, et c'est le second volet des apports de tels programmes, l'étude écologique et biologique des espèces ainsi recensées et décrites permet d'aborder des programmes de gestion forestière et surtout de réhabilitation de sites dégradés et, plus généralement, de reforestation. De nombreux travaux sont en cours dans ce sens. Par exemple, Dodd *et al.* (1995) montrent que la diversité des champignons mycorhiziens, et aussi leur diversité fonctionnelle, contribuent à la stabilité des écosystèmes forestiers tropicaux et à leur capacité à survivre aux perturbations. Des exemples sont donnés de criblage de champignons mycorhiziens, pour une application à la reforestation des sites dégradés en Asie du Sud-Est, en fonction des types de sol et des essences locales.

Ces travaux sont particulièrement importants dans le contexte actuel. Comme nous l'avons évoqué plus haut, les menaces pesant sur la forêt tropicale sont nombreuses. Des programmes efficaces de protection et de reforestation ne peuvent faire abstraction de ces notions.

D'autre part, dans les régions tropicales sèches ou dans les zones chaudes et arides, de tels programmes peuvent également contribuer à un meilleur maintien de la forêt qui, parfois, tend à reculer, mettant ainsi en danger l'avenir écologique mais aussi économique et humain de secteurs très étendus. Pour ce type de conditions écoclimatiques, on peut citer les travaux de Thoen et Ducouso (1989), qui ont mis en évidence des ectomycorhizes, jusqu'alors inconnues, sur quelques espèces d'arbres du Fouta Djallon (Guinée). Thoen et Ba (1989) ont étudié plus particulièrement les ectomycorhizes de *Azelia africana* et *Uapaca guineensis* au Sénégal. De tels travaux pourraient déboucher sur une meilleure gestion des franges de déserts instables.

Sur le pourtour méditerranéen, autre secteur plus ou moins chaud et aride, des études de ce type sont également réalisées. Elles concernent plus particulièrement la régénération des forêts de Cèdres, soumise à quelques problèmes en situation naturelle. Les travaux relatifs à cet arbre montrent que la mycorhization artificielle n'en est guère facile ; si la méthode qui consiste à favoriser l'expansion d'une essence par l'accroissement de sa mycorhization est théoriquement séduisante, elle peut donc aussi rencontrer certaines difficultés. Des travaux sur le Cèdre sont en cours pour lever ces obstacles. Un inventaire des mycorhizes naturelles du genre *Cedrus* a été réalisé et l'étude des conditions expérimentales nécessaires à la synthèse et au contrôle de sa mycorhization a montré qu'il fallait prendre en compte les particularités de son système racinaire. On pourra consulter à ce sujet, par exemple, les travaux de Abourouh (1994), Hocine *et al.* (1994), Nezzar-Hocine *et al.* (1996).

Enfin, tout en revenant au domaine tropical à proprement parler, il faut encore souligner que ces techniques de contrôle des mycorhizes ont souvent aussi des visées plus strictement forestières, s'inscrivant dans les préoccupations de la filière du bois. Mais on constate de plus en plus, dans ces travaux, une connotation mixte, à la fois forestière et environnementale, prenant en compte la notion de reforestation et de gestion durable. Par exemple, Smits (1994) étudie les ectomycorhizes associées aux *Dipterocarpaceae*, famille très importante d'arbres du Sud-Est asiatique. Si ce travail est envisagé essentiellement sur le plan de la foresterie (rendement des plantations), il ouvre également des horizons intéressants pour des programmes de reforestation. D'autres auteurs (par exemple, Lee, 1989) se sont intéressés aux mycorhizes des arbres de cette famille, dont le rôle dans la forêt asiatique tropicale résiduelle est important mais surtout dont la valeur potentielle dans la reforestation de ces régions très dégradées pourrait être fondamentale.

CONCLUSIONS

La remarque précédente nous offre un élément de conclusion très important : si la connaissance et la maîtrise des phénomènes de mycorhization sont sans doute une des clés de l'avenir des forêts

J. GUINBERTEAU - R. COURTECUISSÉ

mondiales, il ne faut pas oublier que la forêt que l'on reconstruit artificiellement n'égalera jamais la forêt naturelle, sur les plans de la biodiversité, des potentialités et de la productivité globale.

C'est pourquoi il est important d'intensifier les programmes d'inventaire de la biodiversité, dont la connaissance est un préalable à toute recherche biologique ou appliquée crédible. Pour mieux comprendre, donc pour mieux protéger, voire pour mieux réhabiliter un écosystème, qu'il soit forestier ou autre, il est indispensable d'en connaître les composants, d'un point descriptif puis d'un point de vue fonctionnel et inter-relationnel.

Cette intensification est heureusement effective depuis un petit nombre d'années mais elle doit encore s'accroître. Les démarches d'inventaire, d'évaluation de biodiversité ou d'évaluation patrimoniale (en mycologie ou dans tout autre domaine) sont encore trop peu admises et encouragées dans les circuits officiels des grands programmes de la recherche scientifique.

Mais, un certain nombre d'exemples de collaboration pluridisciplinaire répondant à ce souhait existent, actuellement, dans diverses régions du monde.

Le cas particulier des interactions entre les champignons et les arbres est sans doute un modèle idéal pour qu'une synergie effective entre scientifiques (taxonomistes, écologues, biologistes) et forestiers conduise à des résultats spectaculaires et durables.

En effet, il n'y aurait probablement pas de forêt sans champignons. Et cette constatation actuelle peut évidemment se transposer à l'avenir (assez proche !) : il n'y aura sans doute pas de forêt sans une bonne connaissance de la biodiversité fongique et sans prise en compte des particularités biologiques et fonctionnelles de l'association mycorhizienne.

J. GUINBERTEAU

Station de Recherches sur les Champignons
INRA — Centre de Recherches de Bordeaux
BP 81
F-33883 VILLENAVE-D'ORNON CEDEX

R. COURTECUISSÉ

Département de Botanique
FACULTÉ DES SCIENCES PHARMACEUTIQUES
ET BIOLOGIQUES
BP 83
F-59006 LILLE CEDEX

BIBLIOGRAPHIE

- ABOUROUH (M.). — Les Ectomycorhizes du Cèdre de l'Atlas : état des connaissances et perspectives. In : Le Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Manetti). Silva Mediterranea / O. M'Hirit, A. Samih, M. Malagnoux Eds. — Actes du Séminaire international sur le Cèdre de l'Atlas, Ifrane (Maroc), 7-11 juin 1993. — *Annales de la Recherche forestière au Maroc*, n° 27 (spécial), vol.1, 1994, pp. 337-348.
- ALEXANDER (I.), WATLING (R.). — Macrofungi of Sitka spruce in Scotland. — *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, vol. 93B, 1987, pp. 107-115.
- ARNOLDS (E.). — Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. — *Agriculture, Ecosystems and Environment*, vol. 35, 1991, pp. 209-244.
- ARNOLDS (E.). — Ecological studies on ectomycorrhizal fungi : an introduction. — *Giorn. Bot. Ital.*, vol. 126, 1992a, pp. 765-778.
- ARNOLDS (E.). — The role of macrofungi in environmental conservation. — *Giorn. Bot. Ital.*, vol. 126, 1992b, pp. 779-795.
- ARNOLDS (E.). — Problems in measurements of species diversity of macrofungi. In : Microbial Diversity and Ecosystem Function (Chapter 19) / D. Allsopp, R.R. Colwell, D.L. Hawksworth Eds. — 1995. — pp. 337-353.
- BARRY (G.). — Brazil's Atlantic Forest : New Tree Diversity Record. — *Worldwide Forests / Biodiversity Campaign News* (BIOD), 25.11.1996 (electronic message).
- BECKER (G.). — Observations sur l'écologie des champignons supérieurs. — Besançon : Faculté des Sciences, 1953. — 128 p. (Thèse ; n° 24).
- BEDDIAR (A.). — Les Possibilités d'associations symbiotiques de l'Aulne glutineux dans divers sols de l'Est de la France. — Nancy : Université de Nancy I, 1984 (Thèse de doctorat).
- BENDIKSEN (E.). — Mykorrhizasopp i forskjellige suksesjonsstadier av granskogssamfunn i Lunner, Oppland. — *K. Nor. Vidensk. Selsk. Mus. Rapp. Bot. Ser.*, n° 5, 1981, pp. 246-258.
- BON (M.). — Écologie des macromycètes dans le Sud-Amiénois. — *Cryptogamie. Mycologie*, n° 4, 1983, pp. 207-219.
- BON (M.), GEHU (J.-M.). — Unités supérieures de végétation et récoltes mycologiques. — *Documents mycologiques*, n° 6, 1973, pp. 1-40.
- CARRANZA (V.J.), MUELLER (G.M.). — Fungi of Costa Rica : selected studies on ecology and biodiversity. Symposium volume. — *Revista de Biología Tropical*, San Pedro, Costa Rica, 1996 (sous presse).
- CHILVERS (G.A.), LAPEYRIE (F.), HORAN (D.P.). — Ectomycorrhizal vs endomycorrhizal fungi within the same root system. — *New Phytologist*, vol. 107, 1987, pp. 441-448.
- COURTECUISSÉ (R.). — Éléments pour un inventaire mycologique des environs du Saut Pararé (Arataye) et de l'inselberg des Nouragues (Guyane française). I. Introduction ; II. *Hygrophoraceae*. — *Cryptogamie. Mycologie*, vol. 10, n° 3, 1989, pp. 181-216.
- COURTECUISSÉ (R.). — Liste rouge des espèces de champignons menacés dans la région Nord-Pas-de-Calais (France). — 1997 (sous presse).
- COURTECUISSÉ (R.). — Les Peuplements fongiques arénicoles des zones littorales occidentales françaises. Chorologie et mycoécologie. — Université de Paris XI, Orsay, 1988. — 2 volumes, 391 p. + 2 tableaux (Thèse pour l'obtention du titre de Docteur en Sciences, Sciences de la Vie).
- COURTECUISSÉ (R.). — Transect mycologique dunaire sur la Côte d'Opale (France). II. Les groupements de l'hygrosère. — *Documents mycologiques*, n° 66, 1986, pp. 1-70.
- COURTECUISSÉ (R.), BUYCK (B.). — Éléments pour un inventaire mycologique des environs du Saut Pararé (Arataye) et de l'inselberg des Nouragues (Guyane française). IV. *Russulaceae*. — *Mycologia Helvetica*, vol. 4, n° 2, 1991, pp. 209-225.
- COURTECUISSÉ (R.), DUBUS (J.-P.). — Les Champignons du site de Saulges (Mayenne). — *Documents mycologiques*, n° 93, 1994, pp. 41-46.
- DANIELSON (R.M.), VISSER (S.). — Host response to inoculation and behaviour of introduced and indigenous ectomycorrhizal fungi of jack pine grown on oil sands tailings. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 19, 1989, pp. 1412-1421.
- DARIMONT (F.). — Recherches mycosociologiques dans les forêts de Haute-Belgique. — Inst. royal. S. N. de Belgique, n° 170, 1973.
- DEACON (J.W.), DONALDSON (S.J.). — Sequences and interactions of mycorrhizal fungi on birch. — *Plant and Soil*, vol. 71, 1983, pp. 257-262.
- DIGHTON (J.), MASON (P.A.). — Mycorrhizal dynamics forest tree development. In : Developmental biology of Higher Fungi / D. Moore, L.A. Casselton, D.A. Woods and J.C. Frankland Eds. — British Mycological Society Symposium 10. — Cambridge : Cambridge University, 1985. — pp. 117-139.
- DIGHTON (J.), POSKITT JAN (M.), HOWARD DOREEN (M.). — Changes in occurrence of basidiomycete fruit bodies during forest stand development : with specific reference to mycorrhizal species. — *Trans. Br. Mycol. Soc.*, vol. 87, n° 1, 1986, pp. 163-171.
- DODD (J.), SETIADI (Y.), ZARATE (J.), WALKER (C.), CRUZ (R. de la), JEFFRIES (P.). — Biodiversity and the importance of mycorrhizal fungi in Forest ecosystems. — IUFRO Congress 1995, Tropical Silviculture Symposium, Abstracts (Internet... / iufro95abs / d1pap140.html).
- ELBORNE (S.A.), KNUDSEN (H.). — Larger fungi associated with *Betula pubescens* in Greenland. — *Meddelelser om Grønland, Bioscience*, vol. 33, 1990, pp. 77-80.

- ENGEL (H.), DERMEK (A.). — Schmier- und Filzröhrlinge s.l. in Europa. — Weidhausen (D-96279) : Schneider-Drück, 1996.
- FASSI (B.), MOSER (M.). — Mycorrhizae in the natural forests of tropical Africa and the Neotropics. *In* : *Funghi, Piante et Suolo* / A. Fontana Ed. . Quarant'anni di ricerche del Centro di Studio sulla Micologia del Terreno nel centenario della nascita del suo fondatore Beniamino Peyronel. — Torino : La Scientifica Editrice, 1991. — pp. 183-220.
- FLEMING (L.V.), DEACON (J.W.), LAST (F.T.). — Ectomycorrhizal succession in a Scottish birch wood. *In* : *Mycorrhizae : physiology and genetics* / Gianinazzi-Pearson and Gianinazzi Eds. — Paris : INRA Publications, 1986. — pp. 259-264.
- GARBAYE (J.). — Utilisation des mycorhizes en sylviculture. *In* : *Les Mycorhizes des arbres et plantes cultivées* / D.G. Strullu Ed. . — Paris : Lavoisier, 1991. — pp. 197-248.
- GILTRAP (N.J.). — Production of polyphenol oxidases by ecto-mycorrhizal fungi with special reference to *Lactarius* spp. . — *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, vol. 78, 1982, pp. 75-81.
- GUINBERTEAU (J.). — Évolution du cortège fongique associé au Pin maritime dans les conditions d'un peuplement expérimental. *In* : *La culture des cèpes. Comptes rendus du 1^{er} symposium national sur la culture des cèpes* / C. Garreau Ed. . — 1987. — pp. 53-62.
- GUINBERTEAU (J.), DUCAMP (M.), POITOU (N.), MAMOUN (M.), OLIVIER (J.-M.). — Ecology of various competitors from an experimental plot of *Pinus pinaster* inoculated with *Suillus granulatus* and *Lactarius deliciosus*. — *Agriculture, Ecosystems and Environment*, vol. 28, 1989, pp. 161-165.
- GUINBERTEAU (J.), OLIVIER (J.-M.). — Observations sur la flore fongique des suberaies (*Quercus suber*) au sud du Portugal, en relation avec les systèmes agro-pastoraux et les phénomènes de dépérissement : résultats sur la mycorrhization contrôlée de *Quercus suber*. — Rapport d'étude - Projet CAMAR, Contrat CEE, 1993. — 25 p.
- HAAS (H.). — Pilzkunde und Pflanzensoziologie. — *Zeitschr. f. Pilzk.*, vol. 13, 1963, pp. 1-5.
- HAWKSWORTH (D.L.). — The fungal dimension of biodiversity : magnitude, significance and conservation. — *Mycol. Res.*, vol. 95, n° 6, 1991, pp. 641-655.
- HOCINE (H.), BELARBI (H.), PERRIN (R.), CHEVALIER (G.). — Possibilités de mycorrhization de *Cedrus atlanticus* Manetti. *In* : *Le Cèdre de l'Atlas, Cedrus atlantica* (Manetti). *Silva Mediterranea* / O. M'Hirit, A. Samih, M. Malagnoux Eds. Actes du Séminaire international sur le Cèdre de l'Atlas, Ifrane (Maroc), 7-11 juin 1993. — *Annales de la Recherche forestière au Maroc*, n° 27 (spécial), vol. 1, 1994, pp. 350-361.
- IMANISHI (K.). — Logic of Biological Society. — Tokyo : Mainichi Shinbunsha, 1949.
- KUYPER (T.W.). — Fungal species diversity and forest ecosystem functioning in the Netherlands. *In* : *Biodiversity Temperate Ecosystems and Global Change* / T.J. Boyle, C.E.B. Boyle Eds. — Berlin : Springer Verlag, 1994. — pp. 99-122 (Volume 120).
- LAPEYRIE (F.), CHILVERS (G.A.). — An endomycorrhiza-ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth of *Eucalyptus dumosa* seedlings planted in a calcareous soil. — *New Phytologist*, vol. 100, 1985, pp. 93-104.
- LEE (S.S.). — The mycorrhizal association of the *Dipterocarpaceae* in the tropical rainforests of Malaysia. — *Ambio*, vol. 19, n° 88, 1989, pp. 383-385.
- LE TACON (F.), LAMOURE (D.), GUINBERTEAU (J.), FIKET (C.). — Les Symbiotes mycorrhiziens de l'Épicéa commun et du Douglas dans le Limousin. — *Revue forestière française*, vol. XXXVI, n° 4, 1984, pp. 325-337.
- LE TACON (F.), SELOSSE (M.-A.). — Le Rôle des mycorhizes dans la colonisation des continents et la diversification des écosystèmes terrestres. — *Revue forestière française*, vol. XLIX, n° spécial "Champignons et mycorhizes en forêt", 1997, pp. 15-24.
- LODGE (D.J.), CANTRELL (S.). — Fungal communities in wet tropical forests : variation in time and space. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 73 (suppl. 1), 1995, pp. 1391-1398.
- LODGE (D.J.), WENTWORTH (T.R.). — Negative associations among VA-mycorrhizal fungi and some ectomycorrhizal fungi inhabiting the same root system. — *Oikos*, vol. 57, 1990, pp. 347-356.
- MASON (P.A.), WILSON (J.), LAST (F.), WALKER (C.). — The concept of succession in relation with the spread of sheathing mycorrhizal fungi on inoculated tree seedlings growing in unsterile soil. — *Plant and Soil*, vol. 71, 1983, pp. 247-256.
- MOLINA (R.), MASSICOTTE (H.B.), TRAPPE (J.M.). — Ecological role of specificity phenomena in ectomycorrhizal plant communities : potentials for interplant linkages and guild development. *In* : *Mycorrhizas in Ecosystems* / D.J. Read, D.H. Lewis, A.H. Fitter, I.J. Alexander Eds. — Oxon (UK) : CAB International, 1992. — pp. 106-112.
- MURAKAMI (Y.). — Spatial distribution of *Russula* species in *Castanopsis cuspidata* forest. — *Trans. Br. mycol. Soc.*, vol. 89, n° 2, 1987, pp. 187-193.
- NEWTON (A.C.). — Towards a functional classification of ectomycorrhizal fungi. — *Mycorrhiza*, vol. 2, 1992, pp. 75-79.
- NEZZAR-HOCINE (H.), BOUTEVILLE (R.J.), HALLI-HARGAS (R.), CHEVALIER (G.). — La Macroflore fongique de *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière. I. Inventaire des espèces d'une cédraie du massif de Djurdjura (Algérie) et connaissances actuelles sur les champignons des cédraies. — *Cryptogamie. Mycologie*, vol. 17, n° 2, 1996, pp. 85-103.
- PIROZYNSKI (K.A.), MALLOCH (D.W.). — The origin of land plants : a matter of mycotrophism. — *Biosystems*, vol. 6, 1975, pp. 153-164.
- RAMADE (F.). — Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement. — Paris : Ediscience International, 1993. — 822 p.
- RAUNKIAER (C.). — Types biologiques pour la géographie botanique. — *Kun. Dansk Vid. Selsk.*, 1905, pp. 347-348.
- READ (D.J.), KJANMEHR (H.), MALIBARI (A.). — The biology of mycorrhiza in *Helianthemum* Mill. — *New Phytologist*, vol. 78, 1977, pp. 305-312.
- SELOSSE (M.-A.), LE TACON (F.). — Les Associations mutualistes entre champignons et phototrophes : leur diversité et leur rôle dans les colonisations du milieu terrestre. — *Cryptogamie. Mycologie*, vol. 16, n° 3, 1995, pp. 141-183.

Écosystèmes forestiers et champignons mycorrhiziens

- SINGER (R.). — *Strobilomycetaceae* (Basidiomycetes). — Flora Neotropica, Monograph n° 5, 1970, p. 34.
- SINGH (K.G.). — Ectotrophic mycorrhiza in equatorial rainforests. — *Malay. For.*, vol. 29, 1991, pp. 13-18.
- SMITS (W.T.M.). — *Dipterocarpaceae* : Mycorrhiza and regeneration. — Wageningen (The Netherlands) : The Tropenbos Foundation, 1994. — 243 p. (Tropenbos Series ; 9).
- SWIFT (M.J.). — Species diversity and the structure of microbial communities in terrestrial habitats. In : The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. — Oxford : Blackwell, 1976. — pp. 185-222.
- TERMORSHUIZEN (A.J.), SCHAFFERS (A.P.). — Occurrence of carpophores of ectomycorrhizal fungi in selected stands of *Pinus sylvestris* in the Netherlands in relation to stand vitality and air pollution. — *Plant and Soil*, vol. 104, 1987, pp. 209-217.
- TERMORSHUIZEN (A.J.), SCHAFFERS (A.P.). — Succession of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris* in the Netherlands. — *Agriculture, Ecosystems and Environment*, vol. 28, 1989, pp. 503-507.
- THOEN (D.), BA (A.M.). — Ectomycorrhizas and putative ectomycorrhizal fungi of *Azelia africana* Sm. and *Uapaca guineensis* Müll. Arg. in southern Senegal. — *New Phytologist*, vol. 113, 1989, pp. 549-559.
- THOEN (D.), DUCOUSSO (M.). — Champignons et ectomycorhizes du Fouta Djallon. — *Bois et Forêts des Tropiques*, vol. 221, 1989, pp. 45-64.
- TYLER (G.). — Edaphical distribution patterns of macrofungal species in deciduous forest of south Sweden. — *Acta oecologica. Oecologia Generalis*, vol. 10, n° 3, 1989, pp. 309-326.
- VISSER (S.). — Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. — *New Phytologist*, vol. 129, 1995, pp. 389-401.
- WATLING (R.). — Macrofungi of birchwoods. — *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, vol. 85B, 1984, pp. 129-140.
- WATLING (R.). — Macrofungi associated with British willows. — *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, vol. 98B, 1992, pp. 135-147.
- WATLING (R.). — Ectomycorrhizal fungi in the Palaeotropics. — *Mycologia Helvetica*, vol. 6, n° 2, 1994, pp. 129-138.
- WATLING (R.). — Assessment of fungal biodiversity : macromycetes, the problems. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 73 (suppl. 12), 1995a, pp. S15-S24.
- WATLING (R.). — Putative fungus-tree relationships : what do they tell us ? — *Documents mycologiques*, vol. 25, n° 98-100, 1995b, pp. 479-486.

DIVERSITÉ DES CHAMPIGNONS (SURTOUT MYCORHIZIENS) DANS LES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS ACTUELS (Résumé)

Les auteurs envisagent les divers rapports entre la diversité des champignons (surtout mycorrhiziens) et la forêt, sur les plans descriptif, fonctionnel et forestier. Les problèmes spécifiques à l'étude des champignons, leurs particularités biologiques, les déterminants de leur biodiversité en milieu forestier sont envisagés avant une série d'exemples concrets d'études traitant de ces problèmes.

FUNGAL (MAINLY MYCORRHIZAL) DIVERSITY IN CONTEMPORARY FOREST ECOSYSTEMS (Abstract)

The authors consider the various relationships between fungal biodiversity (mainly mycorrhizal species) and the forest from the descriptive, functional and forestry standpoints. The specific problems of studying fungi, their biological peculiarities and the determining factors of their biodiversity in forest ecosystems are described, followed by a series of actual examples of studies that deal with these problems.
