



HAL
open science

Pourquoi une si grande diversité de champignons associés aux racines des arbres forestiers ?

Jean Garbaye

► **To cite this version:**

Jean Garbaye. Pourquoi une si grande diversité de champignons associés aux racines des arbres forestiers ?. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2004, 5, pp.4-9. hal-02670151

HAL Id: hal-02670151

<https://hal.inrae.fr/hal-02670151>

Submitted on 11 Jul 2024

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.

Pourquoi une si grande diversité de champignons associés aux racines des arbres forestiers ?

Les forêts de nos régions tempérées sont essentiellement constituées d'essences dites *sociales*, c'est-à-dire qui tendent naturellement à former des peuplements presque purs. C'est le cas par exemple des chênes, hêtres, châtaigniers, charmes, pins, sapins, épicéas, douglas ou mélèzes qui forment la quasi-totalité de nos forêts naturelles, aménagées ou artificielles. La partie souterraine de ces arbres sociaux est constituée de grosses racines ligneuses qui portent des racines fines (ou *chevelu*) de diamètre inférieur au millimètre. Ces racines fines ne sont pas lignifiées et sont sujettes à un renouvellement saisonnier, de la même façon que les feuilles. Elles échappent souvent à une observation superficielle car elles sont très fragiles et ne résistent généralement pas aux opérations d'arrachage ou de dégagement des grosses racines. Pourtant, ce sont elles qui assurent la *nutrition minérale* des arbres. La connaissance de leur répartition et de leurs activités est donc fondamentale pour mieux comprendre le fonctionnement des forêts et appliquer une sylviculture raisonnée.

Les racines fines absorbantes sont concentrées près de la surface du sol...

Comme on s'en rend facilement compte lorsqu'on creuse un trou en forêt ou lorsqu'on observe la « galette » fraîche d'un chablis, la plus grande partie des racines fines sont concentrées dans les 20 à 30 premiers cm du sol. Par exemple, dans une futaie de hêtre de 90 ans sur sol

brun acide dans les basses Vosges, Blaise et Garbaye (1983) ont dénombré 5 millions d'extrémités de racines fines par m² sur 30 cm de profondeur (soit 17 par cm³), dont 94 % dans les 10 premiers cm et seulement 6 % dans les 20 cm suivants ; au delà, les racines fines étaient très rares. Le système absorbant d'un peuplement forestier est donc un *tapis* peu épais formé d'un *feutrage* dense de racines fines occupant la couche supérieure du sol.

... là où le cycle des éléments nutritifs est le plus intense

Mais pourquoi une telle concentration en surface, alors qu'en période sèche les arbres ont de toute évidence besoin d'eau, et que celle-ci est alors surtout disponible en profondeur ? C'est essentiellement parce

que les *ressources minérales* nécessaires à la nutrition des arbres (azote, phosphore, calcium, potassium, etc.) sont concentrées en surface du fait du recyclage effectué par la chute des feuilles et l'activité de la microfaune. Ces éléments sont en effet rares et très limitants pour la croissance des arbres, et il est vital pour ces derniers de développer des racines en priorité là où ils sont le plus disponibles. Quelques racines profondes suffisent à assurer l'alimentation en eau lorsque le sol se dessèche en surface.

Le tapis racinaire : une très grande diversité d'associations symbiotiques avec des champignons

Si l'on observe le tapis racinaire de plus près (l'œil nu ne suffit plus et le recours à la loupe binoculaire est

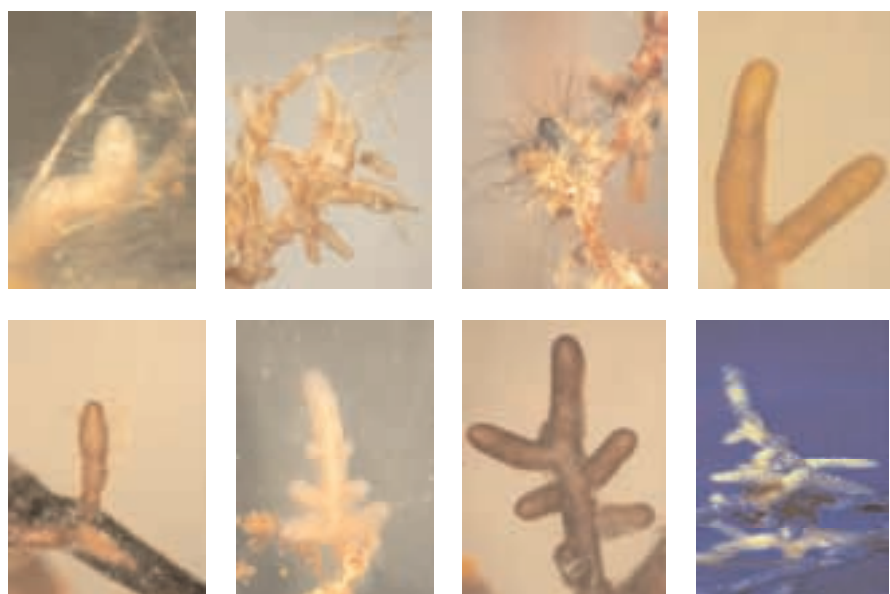
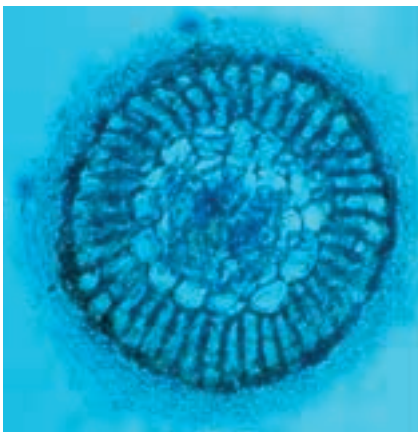


Fig. 1 : diversité morphologique des ectomycorhizes. Ces huit morphotypes diffèrent par la couleur et l'aspect de surface du manteau fongique, ainsi que par la structure du mycélium qui en émane

J. Garbaye, INRA

nécessaire), on voit que toutes les extrémités des très nombreuses ramifications des racines fines sont plus ou moins renflées, de couleurs variées et avec des surfaces d'aspects très divers, lisse, velouté ou hirsute, avec ou sans cordons (Voiry, 1981) (Figure 1).

Un examen encore plus approfondi (l'usage du microscope est alors indispensable) révèle que ces extrémités sont dominées par des filaments de champignons qui forment un manchon autour de la racine. L'observation à fort grossissement de coupes minces montre enfin que les filaments des champignons s'insinuent et se ramifient aussi entre les cellules de la racine (Figure 2).



J. Garbaye, INRA

Fig. 2 : vue microscopique d'une coupe transversale d'ectomycorhize

De nombreuses recherches au laboratoire réalisées depuis plus d'un siècle ont démontré que cette association intime était une *symbiose mutualiste obligatoire*, c'est-à-dire que les deux partenaires ont besoin l'un de l'autre pour survivre, se développer et se reproduire (voir encadré).

Les extrémités des racines fines colonisées par les champignons sont appelées *ectomycorhizes*. Les champignons concernés sont extrêmement nombreux et forment pour la plupart d'abondantes fructifications (*carpophores*) à la surface du sol ou à faible profondeur dans l'humus. Ce sont par exemple pour les premiers

Les symbioses mutualistes

Ce terme désigne toute association *intime* et *durable* entre deux organismes appartenant à des espèces différentes, impliquant des *partages métaboliques* et des *effets bénéfiques* pour les deux partenaires. Les symbioses mutualistes sont dominantes dans tous les écosystèmes terrestres (ectomycorhizes dans les forêts tempérées et boréales, endomycorhizes dans toutes les autres formations végétales, nodosités bactériennes chez les légumineuses, microflore intestinale des termites et des ruminants, bactéries endosymbiotiques des insectes, etc.) et marins (algues unicellulaires avec les coraux, bactéries avec les gastéropodes, lamellibranches et vers). Il est désormais admis que la symbiose mutualiste, offrant à la sélection naturelle des *sauts adaptatifs* plus rapides que les mutations, est un des moteurs principaux de *l'évolution*.

des bolets, russules, lactaires, chanterelles, cortinaires, tricholomes, hébélomes (Figure 3), etc., et des truffes vraies (genre *tuber*) ou des fausses truffes (*Elaphomyces*,

Rhizopogon) pour les seconds. L'extrême diversité morphologique des ectomycorhizes correspond à ce très grand nombre d'espèces fongiques. Un arbre adulte peut être simultanément associé à plusieurs dizaines de champignons d'espèces différentes.

La symbiose ectomycorhizienne contribue de multiples façons à la santé et à la nutrition des arbres

Le fonctionnement des ectomycorhizes, comme celui de toute symbiose mutualiste, implique des échanges de matière favorables aux deux partenaires ; il s'agit en quelque sorte d'un *contrat* par lequel les deux parties cherchent à se procurer des denrées qui lui sont inaccessibles en échange de ses propres excédents. Grâce à la photosynthèse qu'il réalise au niveau de ses feuilles, l'arbre approvisionne le champignon en *carbone* sous forme de sucres ; en contrepartie, les champignons ectomycorhiziens aident l'arbre de plusieurs façons :



J. Garbaye, INRA

Fig. 3 : fructification d'un champignon très commun s'associant à toutes les essences à ectomycorhizes : l'hébélome à odeur de moutarde (*Hebeloma sinapizans*)

- *mobilisation* des éléments nutritifs (dissolution des roches et minéralisation de la matière organique),
 - *prélèvement et transport* de l'eau et des éléments nutritifs en solution (bien mieux que les racines, les filaments des champignons peuvent pénétrer dans de très petits pores du sol),
 - *régulation de la croissance* (en produisant des hormones végétales comme l'auxine) et
 - *protection* contre les agents pathogènes (sécrétion d'antibiotiques), le dessèchement (accumulation de molécules maintenant la turgescence des cellules) et les produits toxiques (rôle de filtre).
- Selon l'espèce, le champignon entrant dans la composition d'une ectomycorhize peut remplir une ou plusieurs de ces fonctions.

Le complexe symbiotique évolue avec l'âge du peuplement

La grande diversité des ectomycorhizes d'un peuplement forestier en termes de caractères morphologiques et d'espèces de champignons associés s'accompagne donc d'une non moins grande *diversité fonctionnelle* des racines fines absorbantes. Ceci est vrai pour les peuplements adultes qui nous intéressent ici, mais on sait que les très jeunes arbres dans les pépinières, les plantations et les régénérations naturelles ont au contraire un complexe symbiotique très pauvre et généralement dominé par un seul type d'ectomycorhize. C'est cette particularité, avec le fait que l'efficacité symbiotique des champignons diffère fortement selon l'espèce (voir plus loin le concept de *complémentarité*), qui est mise à profit pour la *mycorhization contrôlée* des plantations (voir encadré). Ensuite, le nombre des partenaires symbiotiques augmente rapidement avec le vieillissement des arbres et l'installation d'une ambiance forestière favorable à de nouvelles espèces fongiques.

La mycorhization contrôlée

On désigne ainsi toute technique visant à améliorer la croissance des plantations forestières en associant artificiellement les plants, dès le stade de la pépinière, à un champignon ectomycorhizien sélectionné pour son efficacité supérieure à la moyenne. On utilise pour cela un *inoculant* (préparation à base de spores ou de culture de mycélium) que l'on introduit dans le sol de la pépinière avant le semis. Les forestiers français sont familiers avec la mycorhization contrôlée du douglas (procédé INRA commercialisé par le GIE Forêt-Mycorhizes), mais d'autres applications à beaucoup plus grande échelle existent dans le monde : pour les pins et le douglas aux États-Unis, pour les pins en Australie, Afrique et Nouvelle Zélande, pour les eucalyptus au Brésil et aux Philippines, etc.

Quel rôle joue ce système dans le fonctionnement de l'écosystème forestier ?

L'ensemble des observations précédentes peut se résumer ainsi : le système absorbant d'un peuplement forestier est constitué d'un tapis d'ectomycorhizes très variées et pouvant accomplir chacune des fonctions différentes. On parle du *complexe ectomycorhizien*. Une question cruciale se pose donc si l'on veut comprendre le fonctionnement de l'ensemble et pouvoir en tenir compte dans la gestion forestière : comment sont réparties ces fonctions dans le temps et dans l'espace ?

Dans ce qui suit, nous apporterons quelques éléments de réponse à cette question à partir de travaux menés depuis 1998 par le centre de recherches forestières de l'INRA (Institut national de la recherche agronomique) à Nancy-Champenoux (Buée et al. 2002, Buée et Garbaye 2003,

Garbaye et Buée 2003, Jany et al. 2003, et Pouységur 2003). Les résultats ainsi synthétisés résultent d'observations réalisées dans des peuplements feuillus de plaine en Lorraine. Les méthodes mises en œuvre sont des prélèvements périodiques de racines fines à différentes profondeurs, la description morphologique et microscopique des types d'ectomycorhizes, l'identification moléculaire des espèces de champignons associés par analyse de l'ADN (voir encadré), et la mesure de diverses activités métaboliques et enzymatiques sur un très grand nombre d'ectomycorhizes.

L'identification moléculaire des champignons

De la même façon que la police scientifique s'appuie sur l'analyse de l'ADN (acide désoxyribonucléique, support de l'information génétique dans chacune de nos cellules) pour confondre un criminel à partir d'un cheveu ou d'une goutte de sang, les chercheurs forestiers utilisent le même type de technique pour caractériser et identifier l'espèce du champignon entrant dans la composition d'une ectomycorhize. Les progrès extrêmement rapides de l'instrumentation dans ce domaine réduisent considérablement le coût de cette approche qui est désormais routinière dans les laboratoires d'écologie.

Une structure qui change en fonction des saisons et des variations climatiques

Une première constatation est que les proportions des différents champignons dans le complexe ectomycorhizien varient considérablement selon la saison et les conditions climatiques (Figure 4). C'est ainsi que les ectomycorhizes de *Lactarius chrysorrheus*, *Clavulina cinerea*, *Clavulina cristata* et *Laccaria amethystina* sont abondantes en hiver mais pratiquement absentes en été où, par contre,

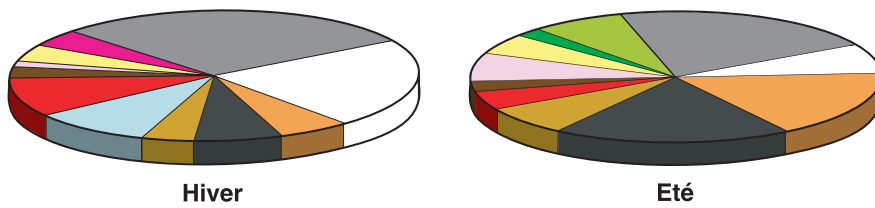


Fig. 4 : variations saisonnières de la composition du complexe ectomycorhizien dans une hêtraie des Côtes de Meuse en 2001 (observations mensuelles cumulées de janvier à mars à gauche, et de juillet à septembre à droite). Pour la lisibilité du graphe, chacun des 13 types d'ectomycorhize étudiés est arbitrairement représenté par une couleur. On voit par exemple que les types « bleu clair » et « mauve » ne sont présents qu'en hiver alors que les types « orange » et « noirs » prennent beaucoup d'importance en été, et que les types « vert clair » et « vert foncé » n'apparaissent qu'en été. D'après Buée et al., 2004.

les types dus à *Cenococcum geophilum* et certains *Xerocomus*, *Tomentella* et *Cortinarius* sp. augmentent en fréquence. D'autres dominent le complexe en toutes saisons, comme *Lactarius quietus* dans les chênaies et *Lactarius subdulcis* dans les hêtraies.

Partage des tâches et « organisation du travail » entre ectomycorhizes

Les mycorhizes de *Cenococcum geophilum* et *Lactarius subdulcis* ont fait l'objet d'une étude approfondie pendant deux saisons (1999 et 2000) dans cinq placettes de hêtre aux sols et aux climats variés, en mesurant fréquemment la température et l'humidité du sol. Ces deux types d'ectomycorhizes, dominants dans toutes les hêtraies de plaine, manifestent des comportements très contrastés : alors que celles dues à *L. subdulcis* sont abondantes en toutes saisons, les ectomycorhizes de *C. geophilum* (représentées par les secteurs noirs sur la Figure 4) sont modérément nombreuses lorsque le sol est humide mais prolifèrent rapidement pendant la moindre période de séche-

resse. Cependant, à l'inverse, les premières voient leur activité respiratoire (marqueur de vitalité et d'activité) décroître rapidement avec l'humidité du sol, alors que l'activité des secondes reste à un niveau constant même lorsque le sol est très sec. Les deux types d'ectomycorhizes fonctionnent donc à des moments différents et jouent des rôles qui se complètent ; celui de *C. geophilum* est en particulier de permettre à certaines racines de rester vivantes en période de sécheresse pour absorber l'eau et les matières nutritives immédiatement dès le retour de la pluie. Cet exemple illustre donc bien la *diversité fonctionnelle* du complexe ectomycorhizien et la *complémentarité* des différents types d'ectomycorhizes qui le composent.

La comparaison des *profils fonctionnels* de différents types d'ectomycorhizes à une même date montre qu'il existe des *groupes fonctionnels* constitués d'espèces de positions systématiques très différentes mais partageant les mêmes fonctions. Par exemple, dans une chênaie-charmaie sur sol limoneux mésotrophe, les types formés par un lactaire (*L. quietus*), un *Tomentella*, *Cenococcum geophilum* et un cortinaire (*C. ano-*

malus) se distinguent en juin par une forte excrétion de laccase, une enzyme permettant la libération des éléments contenus dans la litière, et, à un degré bien moindre, par l'excrétion de phosphatase qui mobilise le phosphore organique. Six mois plus tard, en décembre, les mêmes types n'expriment pratiquement plus que l'activité phosphatase. Ces quatre types d'ectomycorhizes appartiennent donc à un même groupe fonctionnel : ils jouent le même rôle au même moment. Par contre, sur les mêmes arbres, des types comme ceux formés par un bolet et une clavuline (*Clavulina* sp.) non identifiés expriment l'activité laccase essentiellement en décembre : ils appartiennent à un autre groupe fonctionnel.

Redondance ou complémentarité fonctionnelle

La co-existence de groupes fonctionnels présentant des profils d'activité différents a deux conséquences positives pour le fonctionnement de l'écosystème. D'abord, la *redondance* des compétences à l'intérieur des groupes est un gage de sécurité puisque la disparition d'une des espèces est compensée par des « remplaçantes ». Ensuite, la *spécialisation* des espèces entre les groupes assure des performances optimales pour toutes les fonctions importantes. Lorsqu'on sait en plus que la composition du complexe s'adapte en permanence aux variations de l'environnement, on comprend que c'est la complexité même du système qui assure son efficacité et sa robustesse.

Une nouvelle façon de voir la forêt : arbres et champignons symbiotiques sont indissociables

Un peuplement forestier est donc plus qu'une collection d'arbres. Ceux-ci sont certes la partie la plus visible et constituent l'essentiel de la

biomasse, mais ils dépendent d'un réseau complexe et sans cesse remanié d'activités spécialisées mais complémentaires assurées par les champignons qu'ils hébergent dans leurs racines. C'est la *diversité fonctionnelle* de cette communauté fongique associée et la *complémentarité* des rôles qui contribue pour une grande part à la *résilience* du peuplement, c'est-à-dire sa capacité à s'adapter en permanence aux fluctuations des ressources hydriques et minérales du sol. Mais comme, en retour, les champignons dépendent des arbres pour leur alimentation en carbone, nous sommes obligés de considérer l'ensemble comme un tout indissociable, chaque arbre étant une entité vivante constituée d'une plante verte et d'une communauté de champignons symbiotiques.

Des conséquences immédiates pour la gestion forestière

Importance de la veille mycologique

Les notions de *diversité*, de *redondance* et de *complémentarité* fonctionnelles des ectomycorhizes que nous avons illustrées ci-dessus conduisent tout naturellement à une conclusion pratique : puisque la diversité des champignons ectomycorhiziens présents dans un peuplement est si décisive pour la capacité d'adaptation de ce dernier face aux contraintes environnementales, la gestion forestière doit chercher à respecter ou même à accroître cette diversité. Ceci est particulièrement bien illustré par les résultats d'une étude réalisée dans un dispositif expérimental de l'INRA dans la Meuse, où différents niveaux d'éclaircie sont comparés. Le suivi de la composition du complexe ectomycorhizien et de l'activité de chaque type d'ectomycorhize pendant une année entière a révélé qu'un fort régime d'éclaircie augmentait la diversité des ectomycorhizes et favo-

risait certains types particulièrement actifs.

Il est certes difficile, coûteux et très laborieux de déterminer la structure spécifique d'un complexe ectomycorhizien par observation directe des racines. Mais, heureusement, les *carpophores* (ou *fructifications*) de beaucoup des champignons associés sont relativement faciles à identifier sur des critères morphologiques (au moins pour ceux visibles au dessus du sol) et sont des témoins (mais incomplets bien que précieux) de la présence des ectomycorhizes correspondantes. C'est pourquoi toutes les études portant sur la biodiversité fongique en forêt (encadré ci-contre) sont d'une importance extrême pour aider les forestiers à percevoir l'impact des traitements sylvicoles sur la qualité à long terme du système absorbant des arbres.

La question de la conservation du bois mort lors des opérations sylvicoles constitue un bon exemple de ce type de problématique. Il est en effet facile de constater et d'expliquer que l'accumulation de bois mort favorise l'abondance et la diversité des champignons lignivores stricts comme les pleurotes ou les gros polypores. Mais un autre aspect de la chose mérite d'être étudié : comme on sait que certaines espèces ectomycorhiziennes ont également une activité saprophytique (c'est-à-dire qu'elles se procurent du carbone en décomposant la matière organique morte, comme les lignivores pré-cités, en plus du carbone directement fourni par l'arbre hôte), il est probable qu'elles sont aussi favorisées par le bois mort. Ce dernier est donc un des facteurs du statut ectomycorhizien du peuplement, et son enlèvement, son incinération ou sa conservation sont à considérer dans l'aménagement, selon que les symbiotes dépendant du bois mort sont plus ou moins bénéfiques aux arbres.

Le problème des peuplements mélangés et des essences accompagnatrices est un autre bel exemple.

La biodiversité fongique

La science écologique fait beaucoup appel au concept de *diversité* au sein des communautés de plantes, d'animaux, de champignons ou de tout autre type d'organismes. La mesure la plus simple de la diversité est le nombre d'espèce, mais il existe d'autres indices mathématiquement plus sophistiqués qui tiennent compte de la dominance ou de la rareté relative de certaines espèces. La diversité des champignons est très grande : rien que pour la France et les champignons dits « supérieurs » qui forment des fructifications visibles à l'œil nu, on en recense près de cinq mille espèces, dont une bonne moitié sont des champignons forestiers ectomycorhiziens. Décrire aussi bien que possible la biodiversité fongique est la mission principale que se sont assignée les très nombreux mycologues de terrain que compte la France et pour lesquels les forêts, par leur richesse spécifique du fait de la dominance ectomycorhizienne, constituent le « terrain de jeu » favori. Un autre but de la plupart des mycologues est de *préserver* cette diversité, essentiellement en établissant des *listes rouges d'espèces menacées de disparition* et en faisant pression sur les pouvoirs publics en faveur de mesures conservatoires intéressant les écosystèmes concernés.

Si beaucoup d'essences disséminées (fruitiers, érables, frênes) n'ont pas d'ectomycorhizes, d'autres (bouleaux, noisetiers, charme, tilleuls) partagent les mêmes champignons symbiotiques avec l'essence sociale principale (chêne, hêtre, pin, sapin, épicéa, etc.). Leur simple présence, en jouant le rôle d'« hôtes relais » plus ou moins favorables à telle ou telle espèce fongique, favorise donc la diversité des ectomycorhizes du peuplement principal. C'est une raison de plus pour conserver un sous-étage constitué de la plus grande variété possible de ces essences secondaires à ectomycorhizes.

Vers une symbiose forestiers-mycologues

Confronté à cette nouvelle approche de la fertilité des stations forestières, l'ONF dispose d'un atout important sous la forme du réseau RENECOFOR de placettes d'observation, qui a déjà fait l'objet d'inventaires mycologiques (Moreau *et al.*, 2002), et des réserves intégrales dont il assure la conservation (à Fontainebleau, par exemple). Ce sont en effet là, du fait de leur relative stabilité, des sites de choix pour réaliser le suivi de la diversité fongique et en particulier des espèces ectomycorhiziennes. Mais les grands massifs aménagés sont également précieux pour détecter l'impact de la sylviculture. Il est donc impératif que les gestionnaires des forêts entretiennent des relations très étroites (encore une affaire de symbiose!) avec les réseaux de mycologues amateurs qui ont régulièrement inventorié les espèces présentes depuis de nombreuses années, disposant ainsi de précieux *indicateurs* de santé et de robustesse des peuplements en fonction de leur histoire. Enfin, en mobilisant ses propres compétences en mycologie et en usant de son influence, l'ONF serait particulièrement bien placé pour coordonner et orienter les travaux des réseaux mycologiques dans le sens de la typologie des peuplements vue sous l'angle des profils fonctionnels des complexes ectomycorhiziens.

Jean GARBAYE

Unité mixte de recherche
Interactions Arbres-Microorganismes
INRA, Nancy
garbaye@nancy.inra.fr

Bibliographie

BLAISE T., GARBAYE J., 1983. Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum* 4(18) n°2, 165-169

BUÉE M., VAIRELLES D., GARBAYE J., 2002. Comportement hivernal des mycorhizes d'une hêtraie : diversité de réponse face aux contraintes environnementales. Séminaire Biologie hivernale du groupe d'étude de l'arbre, Saint Flour

BUÉE M., GARBAYE J., 2003. Effet du traitement sylvicole sur la diversité des communautés d'ectomycorhizes dans une hêtraie de plaine au cours des saisons. Journées du Réseau de Mycologie de la Société française de Microbiologie, Nancy

BUÉE M., VAIRELLES D., GARBAYE J., 2004. Year-round monitoring of diversity and potential metabolic activity of the ectomycorrhizal community in a beech (*Fagus sylvatica*) forest subjected to two thinning regimes. Sous presse dans *Mycorrhiza*

CHAMPIGNONS ET MYCORHIZES EN FORÊT. Numéro spécial de la *Revue Forestière Française* coordonné par F. Le Tacon. 1997, 255 p

COURTECUISSÉ R., BRANDILLY O., 2003. Notre patrimoine champignon. *Spécial Champignon Magazine* 37, 24-27

GARBAYE J., BUÉE M., 2003. Complémentarité fonctionnelle des différents types de racines fines dans une hêtraie pure. Cinquièmes journées d'écologie fonctionnelle, Nancy, p. 28

JANY J.L., MARTIN F., GARBAYE J., 2003. Respiration activity of ectomycorrhizas from *Cenococcum geophilum* and *Lactarius* sp. in relation to soil water potential in five beech forests. *Plant and Soil* 255, 487-494

MOREAU P.A., DAILLANT O., CORRIOL G., GUEIDAN C., COURTECUISSÉ R., 2002. Inventaire des champignons supérieurs et des lichens sur 12 placettes du réseau RENECOFOR et dans un site atelier de l'INRA/GIP ÉCOFOR. Ed. Office National des Forêts, 142 p

POUYSÉGUR R., 2003. Description de la diversité fonctionnelle d'un complexe ectomycorhizien lors de la reprise de la végétation. Mémoire de DEA de Biologie Forestière de l'Université Nancy I -Henri Poincaré, 26 pp.

VOIRY H., 1981. Classification morphologique des ectomycorhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. *European Journal of Forest Pathology* 11(5/6), 284-299

Remerciements

Les recherches de l'INRA mentionnées ici ont été réalisées grâce au partenariat et au soutien financier de l'ONF, de la région Lorraine, du groupement d'intérêt public ÉCOFOR et du ministère de l'écologie et du développement durable.