



HAL
open science

Vers une meilleure prise en compte des champignons mycorhiziens dans la gestion forestière

François Le Tacon

► **To cite this version:**

François Le Tacon. Vers une meilleure prise en compte des champignons mycorhiziens dans la gestion forestière. *Revue forestière française*, 1997, 49 (Spécial), pp.245-255. hal-02686274

HAL Id: hal-02686274

<https://hal.inrae.fr/hal-02686274>

Submitted on 25 Apr 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.

CONCLUSIONS

VERS UNE MEILLEURE PRISE EN COMPTE DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS DANS LA GESTION FORESTIÈRE

F. LE TACON

Les associations mycorhiziennes sont un des éléments clés du fonctionnement et de la productivité des écosystèmes forestiers. De leur état dépend aussi la fructification de beaucoup de champignons comestibles dont la récolte fait partie de nos traditions et de notre culture. Leur commercialisation induit en outre une activité économique non négligeable. Il est donc indispensable de prendre en considération les mycorhizes et les champignons mycorhiziens et de leur accorder toute l'attention nécessaire lors des diverses opérations sylvicoles qui sont mises en œuvre. En pépinières, les précautions que nous devons prendre ou les techniques que nous pouvons utiliser sont relativement bien connues. Il en est tout autrement dans les peuplements établis. Comment optimiser le fonctionnement des mycorhizes pendant toute la vie des peuplements dans l'intérêt de l'arbre lui-même ? Comment optimiser la gestion forestière en vue de concilier production de bois et production de champignons comestibles ? Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons émettre que quelques suggestions. **Tout ou presque reste à faire pour comprendre le fonctionnement *in situ* de ces associations et pour optimiser en conséquence les méthodes de gestion.**

MYCORHIZES ET PÉPINIÈRES FORESTIÈRES

Dans les écosystèmes forestiers, les arbres ne peuvent survivre en l'absence de mycorhizes. Dans les sites de reboisement qui sont dépourvus de propagules comme par exemple les zones sans arbres, les déblais de mines, etc., les plants non mycorhizés ne se développent pas et la plupart du temps meurent. Dans ces conditions, le succès de la plantation dépend totalement des mycorhizes associées aux semis et provenant donc de la pépinière d'origine. Dans les zones de reboisement où existe déjà une population ectomycorhizienne naturelle, le problème est très différent et les jeunes plants trouveront toujours des associés fongiques. Cependant, même dans ces conditions, les plants non mycorhizés au départ se développent difficilement pendant la première année et parfois la deuxième année suivant la transplantation. La croissance ne redevient normale qu'après établissement d'un système symbiotique fonctionnel. De plus, il a été souvent démontré que l'inoculation de champignons ectomycorhiziens spécifiques pouvait améliorer la survie et la croissance initiale de diverses espèces après plantation. **Il est donc particulièrement important pour les programmes**

de reboisement de produire en pépinières des semis associés avec des champignons mycorhiziens efficaces et écologiquement adaptés aux conditions de plantation.

Des déficiences en mycorhizes ne sont pas rares dans les pépinières forestières françaises dans la mesure où diverses pratiques inhibent le développement des mycorhizes. La désinfection des sols, utilisée pour contrôler les pathogènes et les mauvaises herbes dans les pépinières produisant des plants à racines nues, contribue à la destruction de l'inoculum mycorhizien naturel. D'autre part, les niveaux élevés de fertilité qui sont pratiqués et l'utilisation de fongicides réduisent ou inhibent le développement des mycorhizes. Enfin, les semis produits en conteneurs en condition de fertilité élevée et sur des substrats sont généralement dépourvus de mycorhizes.

Quel que soit le type de pépinière, il est primordial de produire des plants qui soient **naturellement** bien mycorhizés. La lutte contre les pathogènes du sol en sera facilitée (Stenström *et al.*, 1997, dans ce numéro, p. 121). Un certain nombre de règles simples peuvent permettre d'obtenir sans difficultés un statut mycorhizien convenable. En pépinière fournissant des plants à racines nues, il est nécessaire de réduire les doses de fertilisation et d'arriver à un niveau de fertilité qui permette à la fois un développement convenable des plants et des mycorhizes. Les règles de fertilisation doivent être déterminées après analyse de sols et au cas par cas.

Sur les substrats, en général dépourvus d'inoculum naturel, les niveaux de fertilité sont en plus très élevés. La croissance des plants y est rapide, mais la colonisation des racines par les champignons mycorhiziens est faible ou nulle. Une technique très simple est de remplacer les solutions nutritives par de l'eau une fois que la taille des plants est suffisante. Pendant l'automne et éventuellement l'hiver, les spores de champignons ectomycorhiziens arrivent souvent en quantité et peuvent ainsi permettre la colonisation des racines. Ce n'est évidemment pas le cas des champignons endomycorhiziens à vésicules et arbuscules (VAM) dont les spores ne sont généralement pas véhiculées par l'air.

Dans le cas des sols de pépinière, la désinfection est beaucoup plus délicate à maîtriser que la fertilisation. Une désinfection totale des sols par la vapeur, le bromure de méthyle, le dazomet ou un autre fumigant, entraîne la destruction temporaire totale des champignons mycorhiziens et empêche toute croissance normale des plants à moins d'appliquer une fertilisation très élevée. La recolonisation du sol par les champignons ectomycorhiziens se produit toujours par l'intermédiaire des spores en suspension dans l'air. La vitesse de recolonisation est variable et dépend de la distance du lieu de production de spores et de l'intensité de cette production. La recolonisation peut se faire en quelques semaines ou en quelques mois. Par contre, dans le cas des endomycorhizes à vésicules et arbuscules (VAM), la recolonisation est très lente et peut prendre un temps considérable.

Pour lutter contre les pathogènes du sol, si on ne dispose pas d'inoculum mycorhizien, il nous semble préférable de ne pas pratiquer la désinfection totale des sols afin d'éviter la disparition des champignons mycorhiziens. Des méthodes alternatives comme la rotation des essences ou la mise en jachère doivent être recherchées. Si la désinfection totale du sol est pratiquée, il est nécessaire de réintroduire les VAM. À cet effet, de l'inoculum commercial commence à être disponible. Si la réintroduction artificielle de champignons ectomycorhiziens n'est pas strictement nécessaire après désinfection totale du sol, elle est cependant souhaitable et en général très efficace à la fois sur la croissance des semis et l'état sanitaire des racines.

CONDITIONNEMENT DES PLANTS

Un système mycorhizien fonctionnel au moment de la plantation est indispensable. Il permet d'éviter l'essentiel de la crise de transplantation ; c'est la raison pour laquelle la plantation en conteneur a tant d'avantages. Cette méthode permet entre autres de maintenir les mycorhizes intactes, du moins si elles ont pu se développer dans le substrat du conteneur.

Conclusions

Cependant, pour des raisons économiques et lorsque les conditions édaphiques ou climatiques ne sont pas trop contraignantes, les plantations forestières se font à racines nues. L'arrachage des plants lèse les mycorhizes, quelles que soient les précautions qui peuvent être prises. En effet, le réseau des hyphes qui assurent le contact entre le manteau et le sol est détruit. Cette destruction entraîne des problèmes d'alimentation minérale et hydrique du plant, ce qui explique pour la plus grande part la crise de transplantation. L'arbre vit alors essentiellement sur ses réserves. La croissance du plant ne peut redevenir normale que lorsque le contact entre le mycélium externe et le sol est rétabli, autrement dit lorsque le système symbiotique est à nouveau fonctionnel.

Lors du transport et de la conservation des plants, les mycorhizes subissent d'autres contraintes. La plupart du temps le manteau est détruit par dessiccation. Si la dessiccation se prolonge, la mycorhize entière peut être détruite. Cette destruction prolongera d'autant la crise de transplantation. La mort des mycorhizes par dessiccation peut être facilement évitée par stockage au froid en sac fermé (Al-Abras *et al.*, 1991 ; Généré, 1997). Les performances des plants après transplantation en sont grandement améliorées (Généré, 1997).

ÉTAT MYCORHIZIEN À LA SORTIE DE LA PÉPINIÈRE ET COMPORTEMENT DES PLANTS APRÈS PLANTATION

L'état mycorhizien des plants en pépinière et au moment de la plantation doit faire l'objet de la plus extrême attention. Un système mycorhizien fonctionnel garantit un démarrage rapide des plants, quelles que soient les conditions de milieu. Il existe des situations où l'absence de mycorhizes sur les racines des plants peut se révéler désastreuse (déblais de mines, déblais de carrières, décharges). Dans ces conditions, si les racines ne sont pas mycorhizées au moment de la plantation, les jeunes plants peuvent rapidement mourir.

Le cas des sols abandonnés par l'agriculture est un peu différent. Si le reboisement se fait par des espèces à endomycorhizes à vésicules et arbuscules, comme le Frêne, les Noyers, le Merisier ou les Érables, celles-ci pourront s'associer aux champignons endomycorhiziens qui étaient précédemment associés aux plantes cultivées ou aux adventices. Il n'y a en effet, rappelons-le, aucune spécificité de ces champignons. Une mycorhization préalable permet cependant de limiter la crise de transplantation de l'arbre-hôte (Le Tacon *et al.*, 1992). Si le reboisement s'effectue avec des espèces à ectomycorhizes, comme les Chênes ou le Hêtre, celles-ci ne trouveront pas d'associés fongiques dans le site de plantation. En effet, la mise en culture a entraîné la disparition des espèces-hôtes et par conséquent la disparition des associés fongiques potentiels. Ces espèces forestières à ectomycorhizes vont alors dépendre uniquement des associés fongiques provenant de la pépinière et de la recolonisation aléatoire par les spores véhiculées dans l'atmosphère. La mortalité est importante, même dans le cas d'une plantation en conteneur.

Dans le cas du reboisement de landes à Éricacées et en particulier des landes à Callune, la situation est encore plus défavorable (Handley, 1963). Les symbiotes mycorhiziens de ce type d'écosystème sont essentiellement ceux de la Callune (Ascomycètes du genre *Hymenoscyphus* formant des ectendomycorhizes). Ils ont éliminé la plupart des champignons endomycorhiziens VAM. Indépendamment du pH bas et de la faible fertilité de ces milieux, le reboisement avec des espèces à endomycorhizes et arbuscules est difficile. Les champignons ectomycorhiziens sont aussi absents. De plus, si on les installe en association avec des résineux comme l'Épicéa et le Douglas, la plupart sont éliminés ; ils sont en effet très sensibles aux substances toxiques produites par la Callune ou ses associés fongiques. Seules des espèces particulières comme les *Suillus* qui sont spécifiques des Pins ou les *Leccinum* spécifiques des Bouleaux résistent à ces exsudats. C'est la raison pour laquelle les Pins ou les Bouleaux peuvent, en premiers occupants ligneux, s'installer dans les landes à Callune (Le Tacon *et al.*, 1984).

F. LE TACON

En France, dans le cas de plantations en conditions forestières, en général après coupe à blanc du peuplement préexistant, il n'y a aucun problème de disponibilité en inoculum naturel, que ce soit pour les champignons ectomycorhiziens ou les champignons endomycorhiziens à vésicules et arbuscules. Les champignons endomycorhiziens à vésicules et arbuscules sont en effet toujours présents en association avec la végétation herbacée ou arbustive.

Cependant, de nombreuses études ont montré qu'il y avait des situations où la croissance initiale des arbres pouvait être améliorée par inoculation des semis à l'aide de champignons mycorhiziens sélectionnés. Néanmoins, des variations très importantes dans l'ampleur des réponses ont pu être observées. Cette variabilité dépend d'un très grand nombre de facteurs : de la compatibilité entre champignon et plante-hôte, du degré de dépendance de la plante-hôte vis-à-vis des champignons mycorhiziens, et de l'efficacité des champignons introduits en liaison avec les facteurs biotiques et abiotiques du milieu. Il est donc essentiel d'établir un réseau d'essais de terrain bien représentatifs des principales conditions de reboisement. À l'heure actuelle en France, seule l'association du Douglas avec *Laccaria bicolor* S 238 N a fait l'objet de suffisamment de travaux pour justifier un développement commercial. Un itinéraire technique pour la production de plants 1 + 1 issus de semis et mycorhizés par cette souche a été mis au point par le CEMAGREF et l'INRA (Génééré *et al.*, 1997, dans ce numéro, p. 155). Plusieurs essais de longue durée ont démontré qu'en terme de croissance après plantation la réponse du Douglas pouvait être positive lorsqu'un certain nombre de conditions étaient réunies : utilisation de plants 1 + 1 à racines nues conditionnés en sacs ou plants en conteneurs, bon état mycorhizien des plants au moment de la plantation, sols acides bien drainés à réserves en eau moyennes ou élevées en évitant cependant les sols à mor envahis par les *Erica*-cées. Il restera cependant toujours des cas où il n'y aura pas de réponse en raison du caractère aléatoire de la compétition entre la souche mycorhizienne introduite et les souches naturelles. D'autre part, dans certaines stations, il n'est pas impossible qu'il y ait naturellement des souches aussi performantes que la souche introduite. D'autres symbiotes comme *Rhizopogon subareolatus* pourront probablement bientôt être associés au Douglas (Parladé *et al.*, 1997, dans ce numéro, p. 163). Jusqu'à présent, la mycorhization contrôlée des plants de Douglas issus de boutures n'a pas donné de résultats convaincants après la plantation. Il en est de même pour l'Épicéa, que les plants soient issus de semis ou de boutures.

Les premiers résultats obtenus avec le Cèdre et *Tuber albidum* sont très prometteurs et demandent à être confirmés par plus d'essais en plantation. Il en est de même pour les pins méditerranéens et les pins du groupe *nigra* dont le Pin laricio de Corse.

En dehors des sols abandonnés par l'agriculture, la mycorhization contrôlée d'espèces feuillues sociales indigènes apparaissait vouée à l'échec en raison du niveau optimal des symbiotes ectomycorhiziens naturels (diversité, efficacité et densité d'inoculum). Un résultat en plantation (Garbaye et Churin, 1997) et plusieurs essais récents en pépinière permettent cependant d'envisager des possibilités de succès.

MYCORHIZATION CONTRÔLÉE ET PRODUCTION DE CHAMPIGNONS COMESTIBLES EN FORÊT

Depuis une vingtaine d'années, la mycorhization contrôlée des truffes (*Tuber melanosporum* et *Tuber uncinatum* principalement) a fait ses preuves en plantation (Chevalier et Frochot, 1997, dans ce numéro, p. 201). Au niveau de la pépinière, la mycorhization est maintenant bien maîtrisée et fait l'objet d'un développement commercial. Si l'utilisation de plants parfaitement mycorhizés par la truffe est nécessaire pour espérer une bonne production de carpophores, elle n'est cependant pas suffisante. Un certain nombre de règles de culture doivent être suivies (Olivier *et al.*, 1996 ; Chevalier et Frochot, 1997). Malgré le respect strict de ces règles culturales, la production de truffes peut ne pas être au rendez-vous pour peu que la compétition entre la truffe et d'autres symbiotes ectomycorhiziens tourne à l'avantage de ces derniers.

Conclusions

La maîtrise de la production d'autres champignons comestibles prestigieux comme les chanterelles ou les cèpes en est encore à ses premiers balbutiements. Ces dernières années, des progrès importants ont été accomplis dans la maîtrise de la mycorhization de jeunes plants ligneux par ces champignons très convoités (Danell, 1997, dans ce numéro, p. 214 ; Olivier *et al.*, 1997, dans ce numéro, p. 222). Il reste, entre autres, à franchir le cap de la fructification après plantation, ce qui n'est pas le plus facile. Le problème est le même pour le lactaire délicieux dont la fructification peut être obtenue après mycorhization contrôlée de Pins (Poitou *et al.*, 1989).

LA GESTION DES SYSTÈMES SYMBIOTIQUES DANS LES JEUNES PEUPEMENTS ET LES PEUPEMENTS ADULTES

Le développement des arbres forestiers est sous la dépendance de leurs associés fongiques. Une production optimale de bois ne peut être obtenue que si le fonctionnement des mycorhizes est lui-même optimal. De même la production de champignons comestibles ectomycorhiziens dépend de l'état physiologique des mycorhizes. Il faut par conséquent tenter d'optimiser le fonctionnement de ces associations arbres-champignons.

Dans les jeunes peuplements sur station acidiphile, il est recommandé d'éviter le développement des *Éricacées* qui pourraient entraîner la disparition de champignons sensibles associés à l'*Épicéa* ou au Douglas. Le jaunissement de jeunes plantations de Douglas avec carence en phosphore et en azote n'est pas rare après envahissement de la Callune.

D'une manière plus générale, le principal facteur qui conditionne l'état physiologique des mycorhizes est la disponibilité en eau du sol. Les mycorhizes y sont extrêmement sensibles et, en cas de stress hydrique, bien avant l'atteinte du point de flétrissement permanent, les hyphes externes, et le manteau dans le cas des ectomycorhizes, sont lésés et ne sont plus fonctionnels. Lorsque le stress hydrique s'accroît, beaucoup de mycorhizes sont détruites. Certaines sont cependant plus résistantes que d'autres. *Cenococcum geophilum* est bien connu pour sa tolérance au stress hydrique en culture pure (Mexal et Reid, 1973 ; Saleh-Rastin, 1976). Dans une situation de sécheresse, les mycorhizes de *Cenococcum geophilum* sont fonctionnelles beaucoup plus longtemps que les autres (Garbaye et Guehl, 1997, dans ce numéro, p. 110). Leur proportion augmente si le stress hydrique se prolonge (Vogt *et al.*, 1981). L'aptitude de *Cenococcum geophilum* à former des mycorhizes est en effet stimulée à bas potentiel hydrique (Neves Machado, 1995). Dans les peuplements naturels feuillus, quelle que soit la saison, les mycorhizes de *Cenococcum geophilum* sont très majoritaires. Dans les hêtraies de l'Est de la France (Blaise et Garbaye, 1983) ou de l'Ouest de la France (Le Tacon *et al.*, non publié), 50 % des mycorhizes des 10 ou 30 premiers centimètres sont formées par ce champignon, *Cenococcum geophilum* ; cette espèce, que l'on rencontre majoritairement dans tous les écosystèmes forestiers naturels à ectomycorhizes de la planète, contribue, probablement universellement, à la survie des arbres forestiers à ectomycorhizes pendant les périodes de stress hydrique.

Même si certains types de mycorhizes sont particulièrement bien adaptés au stress hydrique, il apparaît nécessaire d'optimiser les techniques sylvicoles afin de minimiser l'impact d'un déficit hydrique, en particulier pendant la saison estivale. Les peuplements denses qui interceptent beaucoup d'eau et où la compétition est très forte entre arbres sont probablement moins propices à l'établissement d'un régime hydrique adéquat que les peuplements à faible densité (Lévy et Becker, 1987) ; des éclaircies fortes et fréquentes devraient avoir un effet favorable.

Dans l'optique du fonctionnement optimal des associations symbiotiques, les trouées semblent avoir certains avantages en limitant l'interception de l'eau par les parties aériennes. D'autre part, dans les trouées, l'évaporation potentielle est plus faible qu'en plein découvert (Becker, 1971 ; Aussenac 1975). Ce fait limite la consommation d'eau et permet d'augmenter d'autant les réserves disponibles pour les racines et leurs associés fongiques. Les racines et les mycorhizes des arbres adultes situés

F. LE TACON

en bordure des trouées de régénération peuvent bénéficier de cette disponibilité en eau supplémentaire. En terme d'économie en eau et donc d'état physiologique des systèmes mycorhiziens, les trouées semblent présenter des avantages. Il est cependant nécessaire d'en apporter des confirmations par de nouvelles recherches multidisciplinaires.

Enfin, dans les trouées, les semis qui s'installent ont la possibilité de s'associer aux symbiotes ectomycorhiziens qui sont hébergés par les arbres adultes environnants. Il en résulte une augmentation de la diversité des symbiotes associés aux jeunes semis. C'est ainsi que, dans un peuplement naturel de Douglas de la côte Ouest des États-Unis, les jeunes semis qui sont en contact avec les arbres adultes présentent dix-sept types mycorhiziens différents, alors qu'ils n'en possèdent que neuf si le contact est physiquement empêché (Simard *et al.*, 1997). Cette plus grande diversité du statut symbiotique entraîne une amélioration de la photosynthèse nette des semis de Douglas pendant les mois de juillet et août (Simard *et al.*, 1997).

Ce rôle des arbres adultes dans la diversification des types de mycorhizes des semis pourrait peut-être expliquer pourquoi les fourrés ou les gaulis issus des régénérations de feuillus sur de grandes surfaces sont, semble-t-il, plus pauvres en fructifications de champignons ectomycorhiziens que les peuplements plus âgés. Cependant, les peuplements équiennes sont régénérés par des coupes progressives, étalées sur 10 à 30 ans ou plus. Cet étalement des coupes de régénération permet un long voisinage entre semenciers et jeunes semis. Deux autres explications plus convaincantes peuvent peut-être être avancées. Le cortège ectomycorhizien varie en effet en fonction de l'âge des arbres. Il existe des champignons adaptés aux stades juvéniles des arbres et des champignons adaptés aux stades adultes (Last *et al.*, 1984). Ces derniers, comme les chanterelles, seraient donc éliminés des jeunes peuplements. Les travaux de Danell montrent que cette hypothèse n'est cependant pas la bonne pour la chanterelle, puisque des carpophores peuvent être obtenus sur de jeunes semis en serre (Danell, 1997, dans ce numéro, p. 214). Il est évident que l'état physiologique des mycorhizes joue un rôle majeur dans les processus de fructification. Il est d'observation courante que les carpophores n'apparaissent en forêt que lorsque la disponibilité en eau des sols est élevée. Il a été démontré que les fructifications suivent généralement l'évolution de la pluviométrie (Egli, 1997, dans ce numéro, p. 235 ; Olivier *et al.*, 1997, dans ce numéro, p. 222). L'importance d'une disponibilité en eau convenable au cours de la saison estivale pendant la formation des *primordia* a été démontrée expérimentalement *in situ* au moins pour la truffe noire du Périgord (Le Tacon *et al.*, 1982) et pour *Suillus granulatus* (Poitou *et al.*, 1989). Dans les fourrés ou les gaulis denses, qui interceptent beaucoup d'eau, on peut imaginer que le stress hydrique dure plus longtemps que dans des peuplements plus âgés et ouverts. Cette hypothèse reste cependant à vérifier.

En climat tempéré, il est aussi d'observation courante, en fin d'été ou à l'automne, que la fructification des cèpes est plus importante dans les trouées ou en bordure des peuplements qu'à l'intérieur même des peuplements. Une meilleure alimentation en eau et une température plus élevée dans ces conditions ouvertes pourraient expliquer un meilleur état des mycorhizes et donc de meilleures conditions de fructification. Ces observations vont dans le sens des résultats d'Egli qui montrent qu'une éclaircie importante améliore globalement la fructification des champignons comestibles, même si, très localement, la coupe d'un arbre peut entraîner la disparition d'une tache de fructification associée à l'arbre disparu (Egli, 1997, dans ce numéro, p. 235). Beaucoup de travaux restent à entreprendre pour mieux comprendre le rôle des associations mycorhiziennes *in situ* et l'implication des traitements sylvicoles dans leur fonctionnement et leur diversité. L'effet des éclaircies sur la fructification des champignons est en effet très complexe et variable suivant les espèces (Garbaye et Le Tacon, 1982).

Les peuplements mélangés semblent plus riches en espèces fongiques ectomycorhiziennes que les peuplements purs. Chaque genre ligneux est en effet associé à un cortège fongique spécifique (Guinberteau et Courtecuisse, 1997, dans ce numéro, p. 25). Dans un peuplement monospécifique, en dehors des espèces fongiques ubiquistes, on ne trouvera que les espèces spécifiques de l'essence qui forme ce peuplement. Si le peuplement est constitué de deux essences appartenant à des

Conclusions

genres différents, on trouvera simultanément les deux cortèges fongiques spécifiques et ainsi de suite. Mais dans ce domaine aussi des confirmations basées sur des observations rigoureuses sont nécessaires.

LES SUBSTITUTIONS D'ESSENCE

La substitution d'essence entraîne toujours un important bouleversement des communautés fongiques ectomycorhiziennes. Le cas le plus fréquent est le remplacement d'une forêt feuillue par des résineux. Nous avons déjà évoqué dans cette Revue l'enrésinement de la hêtraie-chênaie acidiphile à Bouleau verruqueux du Limousin (Le Tacon *et al.*, 1984). Une plantation d'Épicéa ou de Douglas, installée après exploitation d'un tel peuplement feuillu naturel, ne rencontre aucun problème pour contracter des associations mycorhiziennes. Même si les symbiotes en provenance de la pépinière sont insuffisants, l'inoculum naturel est toujours suffisamment abondant et diversifié. Cet inoculum est constitué d'espèces comme *Laccaria bicolor* ou *Paxillus involutus* qui n'ont aucune spécificité et qui s'associent à toutes les essences pouvant former des ectomycorhizes. Comme nous l'avons déjà montré, il est cependant possible d'améliorer la situation par mycorhization contrôlée avec des souches de ces deux espèces ou d'espèces proches.

Le remplacement du Hêtre et du Chêne par l'Épicéa ou le Douglas entraîne évidemment la disparition des espèces fongiques spécifiques de ces essences feuillues. Citons comme exemple *Lactarius vellereus* ou *Chrysoreus* associés à *Quercus robur*, ou *Boletus calopus* associé à *Fagus sylvatica*. Heureusement, la chanterelle jaune ou le cèpe de Bordeaux ne sont pas spécifiques et s'associent parfaitement à l'Épicéa et au Douglas après disparition du Chêne ou du Hêtre.

Dans le Limousin, il est souvent rapporté que les plantations d'Épicéa sont beaucoup plus productives en cèpes de Bordeaux que celles de Douglas. Bien que non vérifiée scientifiquement, cette affirmation, si souvent exprimée, doit avoir une réalité. Or le Douglas s'associe aussi bien que l'Épicéa à *Boletus edulis*. Il n'est même pas rare de trouver des cèpes dans de très jeunes plantations de Douglas non encore fermées. Cependant le Douglas est une espèce à croissance rapide. En sept à huit ans, le peuplement peut se fermer, ce qui limite, par interception, l'arrivée de l'eau au sol. De plus, la production du Douglas étant plus élevée que celle de l'Épicéa, sa consommation d'eau est plus importante. De fréquentes observations, en été, dans des peuplements de Douglas fermés, nous ont toujours montré des mycorhizes en très mauvais état, le plus souvent détruites par la dessiccation. L'explication de la faible productivité en cèpes de Bordeaux des peuplements de Douglas du Limousin doit probablement être recherchée dans les différences de régime hydrique entre plantations de Douglas et plantations d'Épicéa.

CONCLUSIONS

Les associations mycorhiziennes sont mal connues. À part les forestiers tropicaux, rares sont ceux qui sont convaincus de la nécessité de les protéger et de les intégrer dans les systèmes de gestion sylvicole. Trop souvent les mycorhizes sont présentées comme des curiosités n'ayant qu'un intérêt secondaire. La surprise de beaucoup est grande lorsqu'ils apprennent que ce phénomène est universel et que la vie sur les continents, telle que nous la connaissons, n'est devenue possible que parce que ces associations se sont établies. Et pourtant, depuis le XIX^e siècle, leur importance et les grandes lignes de leur fonctionnement sont parfaitement connues. Pourquoi tant d'ignorance, même dans les milieux scientifiques les plus évolués ? Les raisons en sont probablement multiples. La découverte de la nutrition minérale autonome des plantes et la facilité avec laquelle il est possible de modifier la disponibilité en éléments minéraux des solutions nutritives ou des sols y sont pour beaucoup. La difficulté de prendre en compte des paramètres microbiologiques variables et

F. LE TACON

difficiles à maîtriser ou à mettre en évidence a joué dans le même sens. Les physiologistes ont longtemps trouvé plus facile d'étudier les végétaux sans leurs associés naturels. L'enseignement à tous les niveaux a, en conséquence, oublié les associations mycorhiziennes. Depuis deux décennies, la situation évolue lentement, aussi bien dans l'enseignement secondaire ou primaire que les universités, ou les laboratoires de recherches. Ces dernières années, les progrès ont été très importants dans la connaissance du fonctionnement des mycorhizes aussi bien au niveau des processus physiologiques (Smith et Read, 1997) qu'au niveau moléculaire (Gianinazzi-Pearson *et al.*, 1994 ; Martin, Lapeyrie et Tagu, 1997).

Les progrès qui restent à faire sont immenses. Si nous avons beaucoup progressé dans l'étude des associations **en conditions contrôlées** sur jeunes semis, nous ne savons presque rien sur les associations mycorhiziennes des jeunes semis ou plants **en forêt** et encore moins sur celles des arbres adultes. En dehors des moyens nécessaires qui sont considérables, nous nous heurtons à des problèmes méthodologiques difficiles et encore plus délicats lorsqu'il s'agit d'arbres adultes. En outre, en conditions naturelles, les champignons mycorhiziens ne sont pas les seuls acteurs dans la rhizosphère. Des milliers d'autres micro-organismes interagissent et ne peuvent être négligés (Garbaye, 1991).

Le premier objectif de ce numéro spécial de la *Revue forestière française*, dont nous devons remercier les responsables, était d'abord de faire le point des connaissances acquises ces dernières années sur les associations mycorhiziennes grâce au soutien des pouvoirs publics et des responsables des organismes de recherche en France, mais aussi un peu partout dans le monde. Les chercheurs qui ont accepté de rendre les connaissances de base accessibles aux lecteurs de la *Revue forestière française* l'ont fait avec beaucoup de spontanéité. Ces articles de base, austères et parfois difficiles, donnent un aspect un peu inhabituel à la *Revue forestière française*. Mais nous espérons qu'ils seront appréciés.

Un autre objectif était de faire le point sur ce qu'il est possible de faire ou de ne pas faire en pépinière forestière. Les différents auteurs ont tenté de rester impartiaux sur les possibilités de la mycorhization contrôlée. Ces possibilités existent, mais ne constituent pas une panacée et il faut se garder de tout développement inconsidéré. Pour l'instant en France, seuls deux systèmes culturaux ont fait leur preuve et méritent un développement commercial, dans la mesure où le marché l'autorise.

Dans le domaine de la production de champignons comestibles, la mycorhization contrôlée de diverses essences avec *Tuber melanosporum* ou *uncinatum* est opérationnelle depuis une vingtaine d'années (Olivier *et al.*, 1996 ; Chevalier et Frochot, 1997). La production de truffes plusieurs années après la plantation est possible et peut être importante. Elle ne peut cependant être garantie de manière certaine et la régularisation de la production n'est pas atteinte (Olivier, 1997). Même si les conseils culturaux sont bien suivis, il restera toujours une part d'aléas due aux problèmes de compétition entre microflore introduite et microflore naturellement résidente. Pour les autres champignons ectomycorhiziens comestibles de grand intérêt (cèpes, chanterelles, lactaire délicieux), les progrès des connaissances scientifiques ont été importants ces dernières années, mais la plus grande prudence s'impose pour l'instant (Olivier *et al.* dans ce numéro, p. 222 ; Danell, dans ce numéro, p. 214).

Dans le domaine de la production de bois, la mycorhization contrôlée du Douglas avec *Laccaria bicolor* S 238 N est la seule qui ait fait l'objet d'un nombre suffisant d'essais de longue durée pour justifier à l'heure actuelle un développement commercial en France. C'est aussi le seul travail qui ait fait l'objet du suivi de la souche introduite plusieurs années après la plantation (Martin *et al.*, 1998 ; Selosse *et al.*, 1998). Cependant, comme dans le cas précédent, même si les résultats de l'inoculation initiale de *Laccaria bicolor* S 238 N sont en moyenne positifs sur la croissance du Douglas après transplantation, il y a des cas où cet effet après transplantation ne se manifeste pas, en raison des problèmes complexes de compétition avec la microflore locale. Une diversification dans la maîtrise des associés fongiques du Douglas devrait être bientôt possible grâce aux résultats espagnols avec *Rhizopogon subareolatus* et *Melanogaster ambiguus*.

Conclusions

Les résultats obtenus en France avec le Cèdre et *Tuber albidum* sont prometteurs, mais doivent être confirmés avant un développement commercial. Le Cèdre est, comme le Douglas, une essence exotique. Il trouve sans difficulté des associés ectomycorhiziens dans les stations du Sud de la France qui lui conviennent. Ces associés fongiques ubiquistes ne sont cependant pas les mieux adaptés. L'introduction de souches fongiques en provenance de son aire d'origine devrait logiquement pouvoir encore améliorer son comportement, comme c'est le cas pour le Douglas en Europe ou l'Eucalyptus en Asie du Sud-Est.

À l'opposé des résultats obtenus avec les essences introduites, la mycorhization contrôlée d'essences indigènes avec des souches locales a, *a priori*, peu de chances de succès. Il existe cependant quelques grandes réussites comme l'association de *Pisolithus tinctorius* avec les pins du Sud-Est des États-Unis qui a maintenant un important développement commercial. En France, contre toute attente, l'amélioration de la croissance du Chêne et probablement du Hêtre semble possible par mycorhization contrôlée (Garbaye et Churin, 1997). Mais dans ce cas aussi, de nombreux essais de longue durée sont nécessaires. Il en est de même pour les pins méditerranéens et les pins du groupe *nigra*.

Aussi bien dans l'optique d'améliorer l'état des peuplements forestiers (Lévy et Becker, 1987) que dans celle d'améliorer la production de carpophores, il apparaît souhaitable de pratiquer des éclaircies fortes dans les peuplements forestiers.

Les trouées semblent plus intéressantes que les structures fermées, en terme de production de champignons comestibles, en raison du régime hydrique favorable qu'elles génèrent probablement. De même, les peuplements mélangés semblent plus riches en espèces fongiques que les peuplements monospécifiques, en raison de la spécificité de beaucoup de champignons ectomycorhiziens vis-à-vis de leur hôte.

Jusqu'à présent, peu d'attention a été portée au fonctionnement des associations mycorhiziennes en terme de gestion forestière. Un fonctionnement optimum de ces symbioses est nécessaire à la fois pour la production de bois et la production de champignons comestibles. Le facteur le plus important qui conditionne ce fonctionnement est le régime hydrique pendant la saison de végétation. Dans le futur, la gestion de l'eau dans les écosystèmes forestiers deviendra encore plus cruciale que maintenant en raison de l'augmentation potentielle possible de la photosynthèse liée à l'augmentation de la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère (Watson *et al.*, 1990 ; Guehl *et al.*, 1994). Toutes les interventions sylvicoles doivent aller dans le sens d'une optimisation du régime hydrique. Sous cet angle, il n'y a pas d'antinomie entre production de bois et production de champignons comestibles.

D'autre part, l'augmentation potentielle de la production forestière, que l'on peut encore attendre de l'accroissement de la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère et des dépôts azotés, ne deviendra effective *in situ* que si d'autres facteurs, en dehors de l'eau, ne deviennent pas limitants. La nutrition en éléments minéraux des arbres forestiers est, nous l'avons vu, très dépendante du fonctionnement des associations mycorhiziennes. Dans un contexte de production accrue, les mycorhizes pourront-elles faire face à une demande supplémentaire en éléments minéraux ? Quelle quantité d'énergie supplémentaire devra être transférée au système mycorhizien pour qu'il puisse participer à une plus grande mobilisation de phosphore ou d'autres éléments qui pourraient devenir limitants ? Ces questions ne pourront trouver de réponses que dans l'étude du fonctionnement mycorhizien *in situ*.

F. LE TACON
Équipe de Microbiologie forestière
INRA - Centre de Recherches de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

BIBLIOGRAPHIE

- AL-ABRAS (K.), LE TACON (F.), LAPEYRIE (F.). — Comparison of three cold storage methods for Norway spruce bare-root seedlings, consequences on ectomycorrhizae metabolic activity assessed by radiorespirometry. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 48, 1991, pp. 489-495.
- AUSSENAC (G.). — Couverts forestiers et facteurs du climat : leurs interactions, conséquences écophysiological chez quelques résineux. — Nancy : Université de Nancy I, 1975 (Thèse de doctorat d'État).
- BECKER (M.). — Étude des relations sol végétation en conditions d'hydromorphie dans une forêt de la plaine lorraine. — Nancy : Université de Nancy I, 1971 (Thèse de doctorat d'État).
- BLAISE (T.), GARBAYE (J.). — Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. — *Oecologia Plantarum*, vol. 4 (18), n° 2, 1983, pp. 165-169.
- CHEVALIER (G.), FROCHOT (H.). — La Truffe de Bourgogne. — Paris : Éditions Pétrarque, 1997.
- GARBAYE (J.). — Biological interactions in the mycorrhizosphere. — Basel (Suisse) : Birkhäuser Verlag, 1991 (Experientia ; 47).
- GARBAYE (J.), CHURIN (J.-L.). — Growth stimulation of young oak plantations inoculated with the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* with special reference to summer drought. — *Forest Ecology and Management*, in press (accepted march 14, 1997).
- GARBAYE (J.), LE TACON (F.). — Influence of mineral fertilization and thinning intensity on the fruit body production of epigeous fungi in an artificial spruce stand (*Picea excelsa* Link) in North-Eastern France. — *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, vol. 3 (17), n° 2, 1982, pp. 153-160.
- GÉNÉRÉ (B.). — Les Facteurs influençant la qualité physiologique des plants plantés, et la prise en compte des risques climatiques après plantation. — *Revue forestière française*, vol. XLIX, n° 4, 1997, pp. 313-323.
- GIANINAZZI-PEARSON (V.), GOLOTTE (A.), DUMAS-GAUDOT (E.), FRANKEN (P.), GIANINAZZI (S.). — Gene expression and molecular modifications associated with plant responses to infection by arbuscular mycorrhizal fungi. — *Advances in Molecular Genetics of Plants-Microbe Interactions*, n° 3, 1994, pp. 179-186.
- GUEHL (J.-M.), PICON (C.), AUSSENAC (G.), GROSS (P.). — Interactive effects of elevated CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. — *Tree physiology*, vol. 14, 1994, pp. 707-724.
- HANDLEY (W.R.C.). — Mycorrhizal associations and calluna heathland afforestation. — *Forestry Commission Bulletin*, 36, 1963, pp. 1-70.
- LAST (F.T.), MASON (P.A.), INGLEYBY (K.), FLEMING (L.V.). — Succession of fruitbodies of sheathing mycorrhizal fungi associated with *Betula pendula*. — *Forest Ecology and Management*, vol. 9, 1984, pp. 229-234.
- LE TACON (F.), DELMAS (J.), GLEYZE (R.), BOUCHARD (D.). — Influence du régime hydrique du sol et de la fertilisation sur la fructification de la truffe noire du Périgord (*Tuber melanosporum* Vitt.) dans le sud-est de la France. — *Acta Oecologica, Oecologia applicata*, vol. 3, 1982, pp. 291-306.
- LE TACON (F.), GARBAYE (J.), BOUCHARD (D.), CHURIN (J.-L.). — Les différentes techniques de production de plants et le contrôle de la mycorrhization chez les feuillus précieux. — *Revue forestière française*, vol. XLIV, numéro spécial "Les feuillus précieux : Frêne, Merisier et grands Érables", 1992, pp. 47-54.
- 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.
- LÉVY (G.), BECKER (M.). — Le Dépérissement du Sapin dans les Vosges : rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 44, 1987, pp. 403-416.
- MARTIN (F.), LAPEYRIE (F.), TAGU (D.). — Altered Gene Expression During Ectomycorrhizal Development. In : *The Mycota V Part A. Plant Relationships* / Carroll, Tudzynski Eds. — Berlin, Heidelberg : Springer Verlag, 1997.
- MARTIN (F.), SELOSSE (M.-A.), DI BATTISTA (C.), VAIRELLES (D.), GHERBHI (H.), LE TACON (F.). — Molecular markers in ecology of ectomycorrhizal fungi. In : *Écologie, Sélection, Évolution*. Actes du colloque "Méthodologie de Gestion et de Conservation des Ressources génétiques", Lille, 8-10 octobre 1997. — 1998 (à paraître).
- MEXAL (J.), REID (C.R.P.). — The growth of selected mycorrhizal fungi in response to induced water stress. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 51, 1973, pp. 1579-1588.
- NEVES MACHADO (M.H.). — La Mycorrhization contrôlée d'*Eucalyptus globulus* au Portugal et l'effet de la sécheresse sur la symbiose ectomycorhizienne chez cette essence. — Nancy : Université Henri-Poincaré Nancy I, 1995 (Thèse).
- OLIVIER (J.-M.). — Biologie de la truffe et actualité de la trufficulture. — *Comptes rendus de l'Académie d'Agriculture de France*, vol. 83, n° 2, 1997, pp. 47-54.
- OLIVIER (J.-M.), SAVIGNAC (J.-C.), SOURZAT (P.). — Truffes et trufficulture. — Périgueux : Éditions Fanlac, 1996.
- POITOU (N.), MAMOUN (M.), DUCAMP (M.), GUINBERTEAU (J.), OLIVIER (J.-M.). — Mycorrhization contrôlée et culture expérimentale au champ de *Suillus granulatus* et *Lactarius deliciosus*. — *Mush. Sci.*, vol. 12, n° 2, 1989, pp. 551-564.
- SALEH-RASTIN (N.). — Salt tolerance of the mycorrhizal fungus *Cenococcum graniforme*. — *European Journal of Forest Pathology*, vol. 6, 1976, pp. 184-187.
- SELOSSE (M.-A.), JACQUOT (D.), BOUCHARD (D.), MARTIN (F.), LE TACON (F.). — Temporal persistence and spatial distribution of an inoculant strain of *Laccaria bicolor* in European forest : ten-years persistence without introgression nor selfing. — Accepté dans *Molecular Ecology*, 1998.

Conclusions

- SIMARD (W.S.), PERRY (D.A.), SMITH (J.E.), MOLINA (R.). — Effects of trenching on occurrence of ectomycorrhizas on *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in mature forests of *Betula papyrifera* and *Pseudotsuga menziesii*. — *New Phytologist*, vol. 136, n° 2, 1997, pp. 327-341.
- SMITH (S.E.), READ (D.J.). — Mycorrhizal Symbiosis. — London : Academic Press, 1997.
- VOGT (K.A.), EDMONDS (R.C.), GRIER (C.C.). — Dynamics of Ectomycorrhizae in *Abies amabilis* Stands : The role of *Cenococcum graniforme* (Sow.) Fred & Winge. — *Holarctic Ecology*, vol. 4, n° 3, 1981, pp. 167-173.
- WATSON (R.T.), RODHE (H.), OESCGEGER (H.), JOISON (D.W.), BALL (J.T.). — Greenhouse gases and aerosols. Climate Change. — The IPCC scientific assesment / J.T. Houghton, G.J. Jenkins, J.J. Ephraums Eds. — 1990.

VERS UNE MEILLEURE PRISE EN COMPTE DES CHAMPIGNONS MYCORRHIZIENS DANS LA GESTION FORESTIÈRE (Résumé)

Dans les écosystèmes forestiers, les racines des arbres sont associées à des champignons mycorrhiziens qui jouent un rôle primordial dans l'acquisition des éléments minéraux et de l'eau à partir du sol. La plupart de nos connaissances sur la biologie de ces associations provient d'études qui ont été menées en conditions très contrôlées (laboratoires ou serres). Nous manquons d'information sur le fonctionnement des mycorrhizes en forêt. Néanmoins quelques recommandations peuvent être données pour mieux prendre en compte les associés fongiques des arbres dans les pratiques courantes de pépinière ou de gestion forestière. Le développement naturel des mycorrhizes en pépinière doit être favorisé par une baisse du niveau de fertilisation et une moins grande utilisation de pesticides. Si nécessaire, nous possédons maintenant des techniques qui permettent l'introduction de champignons mycorrhiziens efficaces et compétitifs, aussi bien dans l'optique de l'amélioration de la croissance des arbres que l'amélioration de la production de champignons comestibles. L'association du Douglas avec la souche américaine *Laccaria bicolor* S 238 N s'avère positive pour l'amélioration de sa croissance après transplantation et a commencé à avoir un développement commercial en France. D'autres associations pourront probablement être utilisées dans le futur, mais beaucoup d'essais en forêt sont encore nécessaires. L'inoculation d'espèces du genre *Tuber* en conteneurs permet d'obtenir une production ultérieure de truffes après transplantation dans certaines conditions. Il y a maintenant des espoirs d'obtenir des résultats identiques avec d'autres champignons comestibles très estimés comme les cèpes ou la chanterelle.

Dans les peuplements adultes, des mycorrhizes en bon état fonctionnel sont nécessaires à la fois pour la production de bois et la production de champignons comestibles. Le régime hydrique est un des points importants pour l'activité mycorrhizienne. Il deviendra encore plus crucial dans l'avenir en raison de l'augmentation prévisible de la photosynthèse en liaison avec l'augmentation de la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère. Les pratiques de gestion sylvicoles devront intégrer ce facteur.

TOWARDS GREATER CONSIDERATION FOR MYCORRHIZAL FUNGI IN FOREST MANAGEMENT (Abstract)

In forest ecosystems, tree roots are colonized by fungi to form mycorrhizae which play a central role in the uptake of mineral nutrients and water from the soil. Most of our knowledge of the biology of mycorrhizal symbiosis is derived from studies conducted under controlled conditions in laboratories or greenhouses. More information on the mycorrhizal function in the field is needed. However, some recommendations can be made to make better use of mycorrhizae in day to day management of nurseries and forest ecosystems. Natural mycorrhizal development should be encouraged in tree nurseries by reducing levels of fertilization and pesticide use. Where necessary, we are now capable of introducing efficient, competitive mycorrhizal fungi both for the purpose of fostering tree growth and increasing edible mushroom production. The association of the Douglas fir with the American *Laccaria bicolor* S 238 N has proved beneficial to the outplanted tree and production on a commercial scale has begun in France. Other associations are likely to become available in the future once additional forest trials have been performed. Under certain conditions, truffle production can be achieved on plant material transplanted from containers inoculated with species of the *Tuber* genus. There is now some hope of obtaining similar results for other highly appreciated edible mushrooms such as *Boletus* or *Cantharellus*.

In mature stands, mycorrhizae in a suitable functional state are necessary both for the production of timber and of edible mushrooms. The water regime, which is essential for mycorrhizal activity, will become increasingly critical as photosynthesis increases in connection with CO₂ accumulation in the atmosphere. Forest management practices will have to take these factors into account.

