

# Les champignons ectomycorhiziens

des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest



Amadou Bâ

Robin Duponnois

Moussa Diabaté

Bernard Dreyfus

# Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest

Méthodes d'étude,  
diversité, écologie,  
utilisation en foresterie  
et comestibilité

La collection « Didactiques » propose des ouvrages pratiques ou pédagogiques. Ouverte à toutes les thématiques, elle offre à un public élargi des outils éducatifs ou des mises au point méthodologiques qui favorisent l'application des résultats de la recherche menée dans les pays du Sud. Elle s'adresse aux chercheurs, enseignants et étudiants mais aussi aux praticiens, décideurs et acteurs du développement.

JEAN-PHILIPPE CHIPPAUX

Directeur de la collection  
chippaux@ird.fr

Parus dans la collection ▷▷▷ACTIQUES

*Venins de serpent et envenimations*  
Jean-Philippe Chippaux

*Les procaryotes. Taxonomie et description des genres (cédérom)*  
Jean-Louis Garcia, Pierre Roger

*Photothèque d'entomologie médicale (cédérom)*  
Jean-Pierre Hervy, Philippe Boussès, Jacques Brunhes

*Outils d'enquête alimentaire par entretien  
Élaboration au Sénégal*  
Marie-Claude Dop et al.

*Awna Parikwaki  
Introduction à la langue palikur de Guyane et de l'Amapá*  
Michel Launey

*Grammaire du nengee  
Introduction aux langues aluku, ndyuka et pamaka*  
Laurence Goury, Bettina Migge

*Pratique des essais cliniques en Afrique*  
Jean-Philippe Chippaux

*Manuel de lutte contre la maladie du sommeil*  
Claude Laveissière, Laurent Penchenier

*Cassava-Mealybug Interactions*  
Paul-André Calatayud, Bruno Le Rü

*Moustiquaires imprégnées et résistance des moustiques aux insecticides*  
Frédéric Darriet

*Le trachome, une maladie de la pauvreté*  
Jean-François Schémann

*Démarche qualité et norme ISO 9001*  
Eva Giesen

*Les anophèles. Biologie, transmission du Plasmodium et lutte antivectorielle*  
Pierre Carnevale, Vincent Robert

# Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest

Méthodes d'étude,  
diversité, écologie,  
utilisation en foresterie  
et comestibilité

Amadou

Bâ

Robin

Duponnois

Moussa

Diabaté

Bernard

Dreyfus

**IRD Éditions**

INSTITUT DE RECHERCHE  
POUR LE DÉVELOPPEMENT

Collection  ACTIQUES

Marseille, 2011

Préparation éditoriale, coordination, fabrication  
**Marie-Odile Charvet**

Mise en page  
**Aline Lugand / Gris Souris**

Maquette intérieure  
**Pierre Lopez – Aline Lugand/Gris Souris**

Maquette de couverture  
**Michelle Saint-Léger**

Photo de couverture : D. Thoen – *Lactarius gymnocarpoides*

Photos p. 4 de couverture :

D. Thoen et A. Bâ – Racines à échasses de *Uapaca guineensis*  
et sporophores de *Tubosaeta brunneosetosa*

A. Bâ – Ectomycorhizes jaunes de *Uapaca guineensis* et de *Austrogautiera* sp.

La loi du 1<sup>er</sup> juillet 1992 (code de la propriété intellectuelle, première partie) n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans le but d'exemple ou d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1<sup>er</sup> de l'article L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon passible des peines prévues au titre III de la loi précitée.

© IRD, 2011

ISBN : 978-2-7099-1684-4

ISSN : 1142-2580

---

# Remerciements

Nous tenons à remercier tout spécialement Abdala Diédhiou, Yves Prin, Marc Ducouso, Kadidia Sanon et les deux relecteurs d'avoir amélioré le manuscrit et de nous avoir aidés à mettre en forme les graphiques dans le texte.



# Sommaire

PRÉFACE .....	9
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	11
1. Établissement et fonctionnement de la symbiose ectomycorhizienne .....	13
2. Méthodes d'étude des champignons ectomycorhiziens et des ectomycorhizes .....	42
3. Diversité des champignons ectomycorhiziens et des ectomycorhizes des arbres forestiers natifs d'Afrique de l'Ouest .....	88
4. Écologie des champignons ectomycorhiziens associés à <i>Afzelia africana</i> .....	141
5. Utilisation des champignons ectomycorhiziens en foresterie tropicale .....	164
6. Les champignons ectomycorhiziens : une source de champignons comestibles .....	190
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	199
BIBLIOGRAPHIE .....	201
INDEX DES NOMS LATINS .....	229
GLOSSAIRE .....	245
TABLE DES MATIÈRES .....	250



# Préface

Ce livre paraît à point nommé peu après le lancement officiel du projet historique pour l'Afrique qu'est la Grande Muraille Verte. Il s'agit en effet d'établir à travers tout le Sahel, d'un océan à l'autre, une immense bande d'aménagement et de développement agro-sylvo-pastoral destinée à enrayer la désertification. Or, dans cette zone climatique, la clé de voûte de tels systèmes intégrés est souvent l'arbre, profondément enraciné, pérenne, multifonctionnel et protecteur. Il est donc vital pour le succès d'une entreprise de l'ampleur de la Grande Muraille Verte de recenser et de se donner les moyens de mobiliser toutes les connaissances relatives à la biologie des arbres indigènes ou introduits afin d'optimiser leur mise en œuvre dans des programmes locaux de plantation.

C'est exactement ce que fait le présent ouvrage pour un aspect des arbres essentiel mais encore sous-estimé de bien des praticiens : leur association symbiotique obligatoire avec des champignons, qui se traduit par des organes mixtes au niveau des racines, les ectomycorhizes. Pour tirer parti au mieux de ce phénomène, l'agronome doit tenir compte de la biologie et de l'écologie non seulement des arbres en tant que végétaux, mais aussi de celles de leurs partenaires fongiques ; c'est la rencontre entre ces deux règnes et leurs interactions qui déterminent la stabilité des écosystèmes et la qualité des services qu'ils rendent.

Les quatre auteurs de ce livre étaient d'emblée particulièrement bien armés pour relever ce défi. Depuis près de vingt ans, ils ont individuellement et collectivement apporté nombre de contributions décisives non seulement au développement des connaissances sur les ectomycorhizes mais aussi à leurs applications pratiques en Afrique de l'Ouest. Ils sont connus à la fois pour leur contribution aux connaissances fondamentales sur l'écologie des ectomycorhizes et pour leurs efforts d'application en sylviculture et en agroforesterie. Leurs qualités reconnues d'enseignants et de vulgarisateurs les qualifiaient encore plus. C'est donc avec une réelle excitation que j'ai abordé le manuscrit qu'ils m'ont fait l'honneur de découvrir. Je n'ai pas été déçu et y ai trouvé beaucoup de mérites.

Le premier est qu'une telle somme ait été compilée en langue française, alors que l'essentiel de la littérature scientifique et technique, y compris celle produite par nos auteurs eux-mêmes, est désormais en anglais. Les références aux travaux spécifiquement menés dans la région et publiés en français sont également privilégiées. Cela fait que le livre s'adresse très directement à un large lectorat régional.

La volonté de vulgarisation est également manifeste car plusieurs parties de l'ouvrage traduisent dans un style accessible à des non-spécialistes de nombreuses publications académiques qui seraient sans cela restées totalement hermétiques pour beaucoup d'utilisateurs potentiels. Le caractère utilitaire de l'ensemble est affirmé, avec des fiches techniques par espèce, des études de cas très détaillées et la description précise des méthodes utilisées pour observer et caractériser de façon pratique les associations ectomycorhiziennes sur le terrain et au laboratoire.

Sur le plan plus fondamental de l'écologie des symbioses mycorhiziennes, cette revue quasi exhaustive du sujet fait clairement ressortir un fait capital : la prévalence de la symbiose ectomycorhizienne et la diversité des symbiotes fongiques dans la zone tropicale concernée sont beaucoup plus grandes qu'on le dit d'ordinaire dans les manuels et les cours d'écologie végétale et de biogéographie. Il est temps de reconsidérer le dogme selon lequel les endomycorhizes à arbuscules domineraient les forêts tropicales alors que les ectomycorhizes, spécialistes des zones boréales et tempérées, n'y seraient que des exceptions confirmant la règle. C'est souvent ce genre de remise en cause d'idées reçues qui libère les esprits et conduit à de nouveaux progrès techniques.

Un autre mérite de ce livre est de souligner de façon originale une qualité supplémentaire des champignons des associations étudiées, notamment celle de leurs potentialités alimentaires. En effet, une meilleure prise en compte du caractère comestible des fructifications de nombreux symbiotes ectomycorhiziens rencontrés dans les plantations d'arbres d'Afrique de l'Ouest pourrait en effet contribuer à diversifier le régime alimentaire et à améliorer le statut économique des populations locales.

Il est donc clair que la parution de ce livre est un événement important pour tous les acteurs éclairés de la gestion des écosystèmes d'Afrique de l'Ouest, techniciens et ingénieurs, propriétaires de domaines, décideurs privés ou institutionnels, sans oublier les enseignants, les étudiants et les chercheurs africains qui ont pour vocation et pour mission d'être les dépositaires et les diffuseurs de ces connaissances. Tous peuvent être reconnaissants aux auteurs d'avoir eu cette heureuse initiative et de l'avoir concrétisée de façon aussi aboutie.

Jean GARBAYE

Directeur de recherche à l'Inra

# Introduction générale

Les scénarios du Giec (Groupe intergouvernemental d'experts sur l'évolution du climat) sur les changements globaux d'origines climatique et anthropique à l'horizon 2100 prédisent une diminution annuelle moyenne de la pluviométrie et une augmentation concomitante de la fréquence des périodes de sécheresse en Afrique de l'Ouest et du Centre. Parallèlement, la pression anthropique sur le couvert végétal continue de s'accroître car les populations sont tributaires des produits forestiers pour leur survie. De plus, les prélèvements forestiers ne sont pas toujours compensés par la régénération naturelle et les plantations forestières. La forte pression démographique entraîne donc une dégradation du couvert forestier, d'où une réduction des ressources en bois d'œuvre et en produits non ligneux, ainsi qu'une perte importante de la biodiversité des espèces d'arbres. Cette déforestation résulte du besoin croissant de terres arables par les populations se traduisant par une transformation des forêts en terres agricoles à un taux alarmant approchant les 13 millions d'hectares par an sur terre. En cinq ans (2000-2005), la couverture forestière d'Afrique a été amputée de 4 millions d'hectares à cause de la déforestation qui touche en particulier les forêts denses humides d'Afrique de l'Ouest et du Centre (FAO, 2009). Outre la perte de biodiversité, il est généralement admis qu'entre 18 % et 25 % d'émissions de gaz à effet de serre sont issus de l'altération du couvert forestier, donnant ainsi un rôle majeur à la déforestation dans les changements climatiques. La dégradation du couvert forestier entraîne également un profond bouleversement des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sols (ex. : érosion, baisse de la fertilité) qui limite significativement les processus de renouvellement naturel des formations forestières. Parmi les dysfonctionnements biologiques enregistrés dans ces écosystèmes, la structure et les fonctions des communautés microbiennes des sols sont en général profondément altérées. Les communautés de champignons ectomycorhiziens, indispensables au développement de nombreuses essences forestières de bois d'œuvre dans les zones tropicales (ex. : *Isobornia*, *Afzelia*), se trouvent fortement modifiées tant au niveau de leur richesse spécifique que de leur abondance. Dans ces milieux dégradés où la couverture forestière est très diffuse, les arbres et leurs champignons montrent une structuration très hétérogène sous forme d'îlots (ou « patches ») qui facilitent le développement des jeunes plantules et en conséquence la régénération naturelle de l'espèce considérée. Dans un système forestier dégradé, la baisse de production de biomasse épigée est corrélée à une altération de la structure du cortège ectomycorhizien associé.

La symbiose ectomycorhizienne est donc un acteur majeur dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers (ex. : productivité, régénération naturelle) qui doit être pris en compte dans les programmes de conservation, gestion, réhabilitation et valorisation des ressources forestières en milieu tropical. Or, force est de constater que les connaissances scientifiques acquises sur ce phénomène biologique sont relativement éparpillées, incomplètes et souvent sous-exploitées dans les itinéraires sylvicoles suivis en Afrique tropicale.

Cet ouvrage se propose d'aborder la symbiose ectomycorhizienne dans son ensemble, de la diversité des partenaires impliqués (champignons et plantes hôtes), l'écologie de la symbiose (dynamique de colonisation, interaction avec la microflore tellurique et conséquences sur le bio-fonctionnement du sol) jusqu'à son application afin d'améliorer la croissance d'essences ligneuses (mycorhization contrôlée) et d'envisager la production de champignons ectomycorhiziens comestibles en Afrique tropicale. Cet ouvrage a aussi pour but de synthétiser les connaissances acquises sur ce phénomène biologique au cours de ces vingt dernières années en Afrique tropicale, résultats principalement obtenus en Afrique de l'Ouest dans le cadre des travaux menés par l'IRD (Institut de recherche pour le développement), l'Isra (Institut sénégalais de recherches agricoles), l'Ucad (université Cheikh Anta Diop de Dakar), le Cirad (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement) au Sénégal, l'Inera (Institut d'environnement et de recherches agricoles) au Burkina Faso et l'Irag (Institut de recherche agronomique de Guinée) en Guinée. Outre les données fondamentales, l'application et le contrôle en milieu naturel de la symbiose ectomycorhizienne à travers des plantations forestières réalisées en milieu tropical sont aussi présentés.

# 1 Établissement et fonctionnement de la symbiose ectomycorhizienne

## INTRODUCTION

---

Les micro-organismes du sol sont extrêmement diversifiés et comprennent des groupes très différents dont les plus importants sont les bactéries, les champignons et les protozoaires. Parmi les micro-organismes telluriques figurent certains champignons qui induisent, au niveau des racines de plantes, des organes nouveaux appelés mycorhizes, les symbioses végétales les plus répandues dans les écosystèmes terrestres (FORTIN *et al.*, 2008 ; SMITH et READ, 2008). Les mycorhizes jouent un rôle essentiel aux échelles de l'écosystème et du peuplement, de l'arbre et de la cellule. Aux échelles de l'écosystème et du peuplement, les mycorhizes participent au maintien de la biodiversité végétale et fongique, à la régénération naturelle et au fonctionnement des cycles biogéochimiques (ex. : minéralisation de la matière organique, altération des minéraux primaires). À l'échelle de l'arbre, les mycorhizes assurent l'essentiel de la nutrition hydrominérale, protègent les racines contre des agents pathogènes et renforcent la résistance à des stress abiotiques. À l'échelle de la cellule, les mycorhizes participent au maintien de l'homéostasie ionique et osmotique. Tout un complexe bactérien est associé aux mycorhizes et joue un rôle essentiel dans l'établissement de la symbiose et dans l'altération des minéraux primaires de la rhizosphère ou plus exactement de la mycorhizosphère. Les champignons mycorhiziens et leur complexe bactérien jouent donc un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers, et influent fortement sur la diversité et la productivité des forêts.

## PRINCIPAUX TYPES DE MYCORHIZES

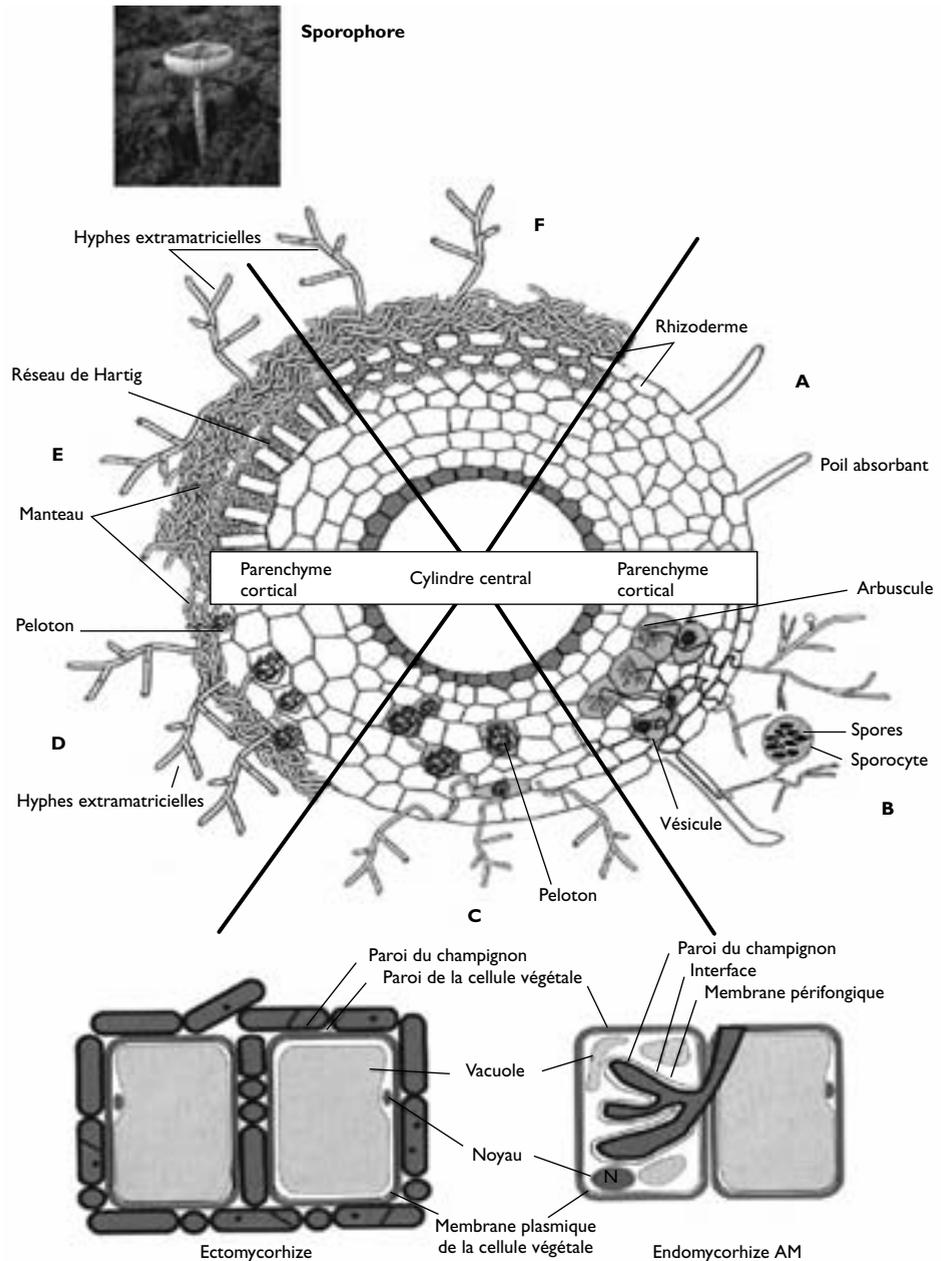
---

On estime qu'il y a entre 220 000 et 420 000 espèces de plantes terrestres (SCOTLAND *et al.*, 2003). Plus de 10 000 espèces ont été examinées, en majorité des angiospermes, et 86 % d'entre elles possèdent des mycorhizes (BRUNDRETT, 2009 ; TEDERSOO *et al.*, 2010). Il existe sept types de mycorhizes classés selon leur écologie, leur morphologie et leur structure : les mycorhizes à vésicules et à arbuscules ou mycorhizes à arbuscules (MA), les ectomycorhizes (ECM), les ectendomycorhizes, les mycorhizes arbutoïdes, monotropoïdes, éricoïdes et orchidoïdes (fig. 1, tabl. I).

Les MA, les mycorhizes orchidoïdes et les ECM sont les plus fréquentes et les plus étudiées. Les MA sont les plus primitives et les plus répandues dans les écosystèmes naturels et cultivés (TEDERSOO *et al.*, 2010). Leur apparition coïncideraient avec celle des végétaux terrestres il y a 450 millions d'années (WANG et QIU, 2006). Chez les angiospermes, les MA concernent près de 74 % des espèces (ex. : arbres, arbustes, lianes, plantes agricoles, herbacées), alors que les ECM, environ 2 % des espèces en majorité des arbres d'intérêt, sont dominantes dans les forêts boréales, tempérées (ex. : Pinaceae, Fagaceae) et tropicales (ex. : Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae). Les plus vieux fossiles connus des ECM datent de 50 millions d'années. La présence des ECM chez les Sarcolaenaceae, une famille à ECM proche des Dipterocarpaceae et endémique de Madagascar, suggère que l'origine des ECM chez les Dipterocarpaceae est de l'époque du supercontinent Gondwana, et le statut ectomycorhizien de *Pakaraimaea dipterocarpaceae* (Dipterocarpaceae ancestrale) date cette origine à environ 135 millions d'années (DAYANANDAN *et al.*, 1999 ; DUCOUSSO *et al.*, 2004 a ; MOYERSOEN, 2006).

Les ECM dériveraient des MA *via* des associations relictuelles où coexisteraient les deux types de symbioses ECM et MA (BRUNDRETT, 2002). Au cours de l'évolution, les champignons ectomycorhiziens seraient apparus plusieurs fois indépendamment dans différents clades de champignons saprophytes dont l'association avec des Spermatophytes aurait permis la colonisation de milieux pauvres en nutriments quand le climat était devenu plus aride (FITTER et MOYERSOEN, 1996 ; BRUNDRETT, 2002). L'association serait réversible car elle résulterait d'un équilibre instable entre saprophytisme et symbiose, rompu plusieurs fois suivant les partenaires et les conditions du milieu. Les champignons saprophytes comportent des genres très proches des champignons ectomycorhiziens et pourraient être des symbiotes ayant perdu leur hôte (HIBBETT *et al.*, 2001). D'ailleurs, certains saprophytes (ex. : *Phelbiopsis gigantea*, *Hypholoma fasciculare*) possèdent encore l'aptitude à former les structures typiques d'ECM sur l'épicéa et le pin sylvestre, ce qui les rapproche des symbiotes fongiques (VASILIAUSKAS *et al.*, 2007). Tout comme les saprophytes, des symbiotes ont l'équipement enzymatique (ex. : phénol oxydases) qui leur permet de mobiliser l'azote et le phosphore organiques (READ et PEREZ-MORENO, 2003 ; COURTY *et al.*, 2005 ; MARTIN *et al.*, 2008).

Les mycorhizes arbutoïdes, monotropoïdes, éricoïdes et orchidoïdes concernent quelques familles de plantes (Bryophytes, Ericaceae, Monotropaceae et Orchidaceae) ayant en commun des pelotons d'hyphes cloisonnées à l'intérieur des cellules (tabl. I). Les Orchidaceae, mycotrophes dans les premiers stades de leur développement, deviennent ensuite autotrophes ou mixotrophes pour le carbone, ou restent mycotrophes tout au long de leur vie notamment les espèces sans chlorophylle. Ces dernières sont dites mycohétérotrophes et renversent le sens habituel des flux de carbone fourni par le champignon qui forme par ailleurs des ectomycorhizes avec les arbres voisins. Il n'est pas exclu que, dans cette relation atypique, le champignon se



**Figure 1**  
**Schéma d'une coupe transversale montrant les principaux types d'associations symbiotiques entre des champignons du sol et des racines de végétaux ;**  
**(A) racine sans mycorhize, (B) endomycorhizes à vésicules et à arbuscules,**  
**(C) endomycorhizes à pelotons, (D) ectendomycorhizes, (E) ectomycorhizes chez les angiospermes,**  
**(F) ectomycorhizes chez les Gymnospermes.**  
 (Source : DUHOUX et NICOLE, 2004)

**Tableau I**  
Différents types de mycorhizes

	MA <sup>(1)</sup>	ECM <sup>(2)</sup>	Ectendomycorhizes	Mycorhizes arbutoïdes	Mycorhizes monotropoïdes	Mycorhizes éricoides	Mycorhizes orchardoïdes
<b>Champignon</b>							
Hyphes avec cloison	-	+	+	+	+	+	+
sans cloison	+	-	-	-	-	-	-
Arbuscules	+	-	-	-	-	-	-
Pelotons	-	-	+	+	+	+	+
Manteau	-	+	+ ou -	+ ou -	+	-	-
Réseau de Hartig	-	+	+	+	+	-	-
Taxon	Gloméro.	Basidio./Asco. (Gloméro.) <sup>*</sup>	Basidio./Asco.	Basidio.	Basidio.	Asco.	Basidio.
<b>Plante hôte</b>							
Taxon	Bryo./Ptérido. Gymno./Angio	Gymno./Angio.	Gymno./Angio.	Erica.	Monotropa.	Erica./Bryo.	Orchida.
Chlorophylle	+ (-) <sup>*</sup>	+	+	+	-	+	- **

(<sup>1</sup>) MA = mycorhizes à arbuscules ; (<sup>2</sup>) ECM = ectomycorhizes ;  
 - = absent ; + = présent ; \* = rare ; \*\* = les Orchidaceae ne sont pas chlorophylliennes au stade juvénile ;  
 plusieurs Orchidaceae sont chlorophylliennes au stade adulte ;  
 Gloméro. = Gloméromycète ; Basidio. = Basidiomycète ; Asco. = Ascomycète ; Bryo. = Bryophyte ; Ptérido. = Ptéridophyte ;  
 Gymno. = Gymnosperme ; Angio. = Angiosperme ; Erica. = Ericaceae ; Monotropa. = Monotropaceae ; Orchida. = Orchidaceae.  
 (Source : SMITH et READ, 2008)

procure du carbone en saprophyte ou en symbiose avec des plantes chlorophylliennes voisines (SELOSSE, 2000). Les plantes mycohétérotrophes (environ 400 espèces d'angiospermes dans 10 familles) ayant perdu toute photosynthèse auraient émergé de façon récurrente au cours de l'évolution (SELOSSE *et al.*, 2002). Enfin, les ectendomycorhizes, symbioses mutualistes strictes, possèdent des structures qui les rapprochent des mycorhizes à pelotons et des ECM (fig. 1).

## SYMBIOSE ECTOMYCORHIZIENNE

La symbiose ectomycorhizienne est une association mutualiste entre les racines fines des plantes et des champignons du sol. Elle se traduit par la formation d'ECM, organe mixte, et par l'apparition de fructifications appelées sporophores visibles à proximité de la plante hôte (fig. 1 ci-dessus, 2 et 3, p. I du cahier couleurs). Au plan morphologique et structural, la racine, profondément modifiée, est enrobée d'un manteau fongique, ce qui la rend visible à l'œil nu, et présente un réseau d'hyphes, appelé réseau de Hartig, qui pénètre entre les cellules corticales sans jamais traverser la paroi (fig. 1 et 4). Chez les feuillus, le réseau de Hartig est autour de la première couche de cellules corticales allongées par rapport aux cellules sous-jacentes (fig. 4)



**Figure 4**  
Manteau fongique (M) et réseau de Hartig (rH)  
d'une ectomycorhize de *Uapaca guineensis*  
en coupe longitudinale.  
Les cellules de la première couche du cortex  
colonisées par le champignon sont allongées  
par rapport aux cellules sous-jacentes.

alors que chez les résineux, il peut concerner plusieurs couches de cellules. Du manteau fongique part un réseau extramatriciel d'hyphes qui explorent un grand volume de sol allant au-delà de la rhizosphère et déterminant la mycorrhizosphère (fig. 1). Le réseau extramatriciel d'hyphes est relié aux sporophores.

## Plantes hôtes

On estime qu'il y a environ 6 000 espèces de plantes terrestres qui peuvent former des ECM (TAYLOR et ALEXANDER, 2005 ; TEDERSOO *et al.*, 2010). Les espèces de plantes à ECM sont des Gymnospermes et surtout des angiospermes (tabl. II). L'une des rares Ptéridophytes pour ne pas dire la seule qui posséderait des ECM est *Dryopteris filix-mas*, mais son statut ectomycorhizien est encore fortement controversé dans la littérature. Les arbres sont majoritairement impliqués dans cette symbiose, mais on trouve aussi des arbustes, des lianes et des herbacées. Les arbres sont représentés principalement dans les familles ou sous-familles des Betulaceae, Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae, Fagaceae, Myrtaceae, Papilionoideae et Pinaceae (tabl. II). En général, les arbres à ECM dominent la strate arborée des forêts boréales et tempérées de l'hémisphère nord, des forêts tempérées et subtropicales de l'hémisphère sud, des forêts à Dipterocarpaceae en Asie du Sud-Est et à Caesalpinioideae (tribu des Amherstieae) en Afrique tropicale.

La plupart des arbres à ECM possèdent aussi des MA et (ou) plus rarement des ectendomycorhizes en particulier chez les Ericaceae (tabl. II). Par exemple, dans le genre *Eucalyptus*, *Helianthemum* et *Quercus*, les MA sont dominantes sur les jeunes plants alors que les ECM sont surtout sur les arbres adultes (READ *et al.*, 1977 ; DOS SANTOS *et al.*, 2002 ; EGERTON-WARBURTON et ALLEN, 2001). Ces deux types de mycorhizes peuvent parfois coexister sur le même apex racinaire (LAPEYRIE et CHILVERS, 1985 ; THOEN et BÂ, 1989 ; MOYERSON et FITTER, 1999). D'un point de vue fonctionnel, la double symbiose a un effet additif sur la croissance chez *Alnus* et *Uapaca* (FRAGA-BEDDIAR et LE TACON, 1990 ; RAMANANKIERANA *et al.*, 2007) ou peut avoir un effet inhibiteur sur la croissance chez *Quercus* à cause du coût énergétique que cela représente pour la plante hôte (EGERTON-WARBURTON et ALLEN, 2001).

**Tableau II**  
Genres de plantes ayant au moins une espèce à ectomycorhize

Familles/sous-familles	Genres
Apiaceae	<i>Platysace</i>
Aquifoliaceae	<i>Ilex*</i>
Araucariaceae	<i>Wollemia</i>

Tableau II (suite)

Familles/sous-familles	Genres
Asteraceae	<i>Angianthus</i> <i>Helichrysum</i> * <i>Helipterum</i> * <i>Homogyne</i> * <i>Mycelis</i> * <i>Podolepsis</i> * <i>Waitzia</i> *
Asteropeiaceae	<i>Asteropeia</i> *
Betulaceae	<i>Alnus</i> <i>Betula</i> * <i>Carpinus</i> * <i>Corylus</i> * <i>Ostrya</i> * <i>Ostryopsis</i> *
Caesalpinioideae	<i>Afzelia</i> * <i>Anthonota</i> * <i>Aphanocalyx</i> <i>Bauhinia</i> * <i>Berlinia</i> * <i>Brachystegia</i> * <i>Cassia</i> * <i>Cryptosepalum</i> <i>Dicymbe</i> <i>Didelotia</i> * <i>Dillwynia</i> * <i>Eperua</i> <i>Erythrophleum</i> * <i>Gilbertiodendron</i> * <i>Gleditsia</i> * <i>Intsia</i> * <i>Isoberlinia</i> * <i>Julbernardia</i> * <i>Monopetalanthus</i> * <i>Paraberlinia</i> <i>Paramacrolobium</i> <i>Pelligriniodendron</i> <i>Tetraberlinia</i> * <i>Toubaouate</i>

Tableau II (suite)

Familles/sous-familles	Genres
Campanulaceae	<i>Lobelia</i> *
Caprifoliaceae	<i>Sambucus</i> *
Caryophyllaceae	<i>Silene</i> *
Casuarinaceae	<i>Allocasuarina</i> *
	<i>Casuarina</i> *
Cistaceae	<i>Cistus</i> *
	<i>Fumana</i>
	<i>Helanthemum</i> *
	<i>Hudsonia</i>
	<i>Lechea</i>
	<i>Tuberaria</i>
Cunoniaceae	<i>Ceratopetalum</i>
Cupressaceae	<i>Cupressus</i> *
	<i>Juniperus</i> *
Cyperaceae	<i>Kobresia</i> *
Dipterocarpaceae	<i>Anisoptera</i> *
	<i>Balanocarpus</i>
	<i>Cotylelobium</i>
	<i>Dipterocarpus</i>
	<i>Dryobalanops</i>
	<i>Hopea</i>
	<i>Marquesia</i> *
	<i>Monotes</i> *
	<i>Pakaraimaea</i>
	<i>Shorea</i> *
	<i>Vateria</i>
	<i>Vateriopsis</i>
	<i>Vatica</i>
Dryopteridaceae	<i>Dryopteris</i> *
Elaeagnaceae	<i>Shepherdia</i>
Epacridaceae	<i>Astroloma</i>
Ericaceae	<i>Arbutus</i> **
	<i>Arctostaphylos</i> **
	<i>Cassiope</i>
	<i>Chimaphila</i>
	<i>Comarostaphylis</i>

Tableau II (suite)

Familles/sous-familles	Genres
Ericaceae	<i>Gaultheria</i> <i>Kamia</i> <i>Leucothoe</i> <i>Monotropa</i> <i>Pterospora</i> <i>Pyrola</i> <i>Rhododendron</i> <i>Sarcodes</i> <i>Vaccinium</i> * **
Erythroxylaceae	<i>Amperea</i>
Euphorbiaceae	<i>Poranthera</i>
Fagaceae	<i>Castanea</i> * <i>Castanopsis</i> * <i>Fagus</i> * <i>Lithocarpus</i> * <i>Nothofagus</i> * <i>Pasania</i> * <i>Quercus</i> * <i>Trigonobalus</i> *
Gnetaceae	<i>Gnetum</i> *
Goodeniaceae	<i>Brunonia</i> <i>Calogyne</i> * <i>Dampiera</i> * <i>Goodenia</i> *
Grossulariaceae	<i>Ribes</i> *
Hammamelidaceae	<i>Parrotia</i>
Juglandaceae	<i>Carya</i> * <i>Engelhardtia</i> <i>Juglans</i> * <i>Pterocarya</i>
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i>
Malvaceae (Tiliaceae)	<i>Tilia</i> *
Melastomataceae	<i>Graffenrieda</i> *
Meliaceae	<i>Owenia</i>
Mimosoideae	<i>Acacia</i> * <i>Calliandra</i> *

Tableau II (suite)

Familles/sous-familles	Genres
Myrtaceae	<i>Angophora</i> * <i>Baeckea</i> <i>Calistemon</i> * <i>Campomanesia</i> * <i>Eucalyptus</i> * <i>Kunzea</i> <i>Leptospermum</i> * <i>Melaleuca</i> * <i>Tristania</i> *
Nyctaginaceae	<i>Guapira</i> * <i>Neea</i> * <i>Pisonia</i> * <i>Torrubia</i> *
Oleaceae	<i>Fraxinus</i> *
Papilionoideae	<i>Aldina</i> <i>Brachysema</i> <i>Burtonia</i> <i>Chorizema</i> <i>Dalbergia</i> * <i>Daviesia</i> * <i>Dillwynia</i> * <i>Eutaxia</i> * <i>Gastrolobium</i> <i>Gompholobium</i> * <i>Hardenbergia</i> * <i>Jacksonia</i> <i>Kennedya</i> <i>Lonchocarpus</i> * <i>Mirbelia</i> * <i>Oxylobium</i> * <i>Pericopsis</i> * <i>Platylobium</i> <i>Pultenaea</i> * <i>Robinia</i> * <i>Vicia</i> * <i>Viminaria</i> *

Tableau II (suite)

Familles/sous-familles	Genres
Phyllanthaceae	<i>Uapaca</i> *
Pinaceae	<i>Abies</i>
	<i>Cathaya</i>
	<i>Cedrus</i> *
	<i>Keteleeria</i>
	<i>Larix</i>
	<i>Picea</i>
	<i>Pinus</i> *
	<i>Pseudolarix</i>
	<i>Pseudotsuga</i> *
	<i>Tsuga</i> *
	Platanaceae
Poaceae	<i>Festuca</i> *
Polygalaceae	<i>Polygala</i> *
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i> *
	<i>Polygonum</i> *
Proteaceae	<i>Faurea</i>
Ranunculaceae	<i>Clematis</i> *
Rhamnaceae	<i>Cryptandra</i>
	<i>Frangula</i> *
	<i>Pomaderris</i>
	<i>Rhamnus</i> *
	<i>Spyridium</i>
	<i>Trymalium</i>
	<i>Tuberaria</i>
Rosaceae	<i>Adenostoma</i> *
	<i>Cercocarpus</i>
	<i>Chaembatia</i>
	<i>Crataegeus</i> *
	<i>Dryas</i> *
	<i>Malus</i> *
	<i>Prunus</i> *
	<i>Purshia</i>
	<i>Pyrus</i> *
	<i>Rosa</i> *
	<i>Rubus</i> *
	<i>Sorbus</i> *

Tableau II (suite)

Familles/sous-familles	Genres
Rubiaceae	<i>Opercularia</i> <i>Randia</i> <i>Rubia</i> *
Salicaceae	<i>Populus</i> * <i>Salix</i> *
Sapindaceae	<i>Acer</i> *
Sapotaceae	<i>Glycoxylon</i> <i>Manilkara</i>
Sarcolaenaceae	<i>Leptolaena</i> * <i>Sarcolaena</i> * <i>Schizolaena</i> * <i>Xyloolaena</i>
Sterculiaceae	<i>Lasiopetalum</i> *
Stylidiaceae	<i>Kalmia</i> <i>Stylidium</i> * <i>Thomasia</i>
Thymeliaceae	<i>Ledum</i> <i>Pimelia</i> *
Ulmaceae	<i>Ulmus</i> *

Cette liste de familles ou sous-familles et genres de plantes à ectomycorhizes ne peut prétendre être exhaustive ; (\*) genres de plantes ayant au moins une espèce à ectomycorhizes et à mycorhizes à arbuscules ; (\*\*) genres de plantes ayant au moins une espèce à ectendomycorhizes.

(Source : WARCUP, 1980 ; CHALERMPONGSE, 1987 ; WANG et QIU, 2006 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007 ; SMITH et READ, 2008 ; DUCOUSSO *et al.*, 2008 ; BRUNDRETT, 2009)

## Champignons

La diversité des champignons ectomycorhiziens est évaluée de 20 000 à 25 000 espèces (0,5 à 0,7 % de la diversité des champignons) appartenant majoritairement à des Basidiomycètes et Ascomycètes et plus rarement à des Gloméromycètes (MOLINA *et al.*, 1992 ; BRUNDRETT *et al.*, 1996 a ; TAYLOR et ALEXANDER, 2005 ; TEDERSOO *et al.*, 2010). On estime aussi que la diversité des champignons ectomycorhiziens serait moins importante dans les régions tropicales que dans les régions tempérées (TEDERSOO et NARA, 2010). Cette estimation serait en deçà de la réalité car les inventaires restent limités et de nombreux champignons ne sont pas encore répertoriés ou restent indéterminés dans les régions tropicales (RIVIÈRE *et al.*, 2007 ; PEAY *et al.*, 2009).

Les Ascomycètes sont particulièrement bien représentés chez les hypogés alors que la plupart des Basidiomycètes sont épigés (tabl. III). Certains sporophores épigés (ex. : russules, chanterelles, bolets, agarics) ou hypogés (ex. : truffes) sont comestibles. Des espèces de champignons (ex. : *Laccaria laccata*, *Thelephora terrestris*, *Pisolithus tinctorius*, *Scleroderma verrucosum*, *Cenococcum geophilum*) ont une grande distribution dans les écosystèmes forestiers des régions tempérées et tropicales.

**Tableau III**  
**Principaux genres de champignons ectomycorhiziens**  
**et (ou) ectendomycorhiziens**

Classes/Familles	Genres	Habitats
<b>Ascomycète</b>		
Ascobolaceae	<i>Sphaerosoma</i>	H
Balsamiaceae	<i>Balsamia</i> , <i>Picoa</i>	H
Elaphomycetaceae	<i>Cenococcum</i> , <i>Elaphomyces</i>	H
Geneaceae	<i>Genea</i> , <i>Geneaba</i>	H
Geoglossaceae	<i>Geoglossum</i> , <i>Leotia</i> , <i>Trichoglossum</i>	E
Helvellaceae	<i>Gyromitra</i> , <i>Helvella</i>	E
Pezizaceae	<i>Barssia</i> , <i>Fischerula</i> , <i>Gymnohydnotrya</i> , <i>Hydnotrya</i> , <i>Mycoclelandia</i>	H
	<i>Aleuria</i> , <i>Peziza</i> , <i>Phillipsia</i> , <i>Pulvinia</i> , <i>Sarcosphaera</i>	E
Pyronemataceae	<i>Amylascus</i> , <i>Hydnotryopsis</i> , <i>Muciturbo</i> , <i>Pachyphloeus</i> , <i>Mycoclelandia</i>	H
	<i>Geopora</i> , <i>Humaria</i> , <i>Jafneadelphus</i> , <i>Lamprospora</i> , <i>Sphaerosporella</i> , <i>Trichophaea</i> , <i>Wilcoxina</i>	E
Sarcoscyphaceae	<i>Choiromyces</i> , <i>Dingleya</i> , <i>Elderia</i> , <i>Geopora</i> , <i>Hydnobolites</i> , <i>Hydnocystis</i> , <i>Labyrinthomyces</i> , <i>Paurocotyis</i> , <i>Reddellomyces</i> , <i>Sphaerozone</i> , <i>Stephensia</i>	H
	<i>Plectania</i> , <i>Pseudoplectania</i> , <i>Sarcocypha</i>	E
Terfeziaceae	<i>Choiromyces</i> , <i>Terfezia</i>	H
Tuberaceae	<i>Mukagomyces</i> , <i>Paradoxa</i> , <i>Tuber</i>	H
<b>Basidiomycète</b>		
Amanitaceae	<i>Amanita</i> , <i>Limacella</i> , <i>Torrendia</i>	E
Astraeaceae	<i>Astraeus</i>	E
	<i>Pyrenogaster</i> , <i>Radiigera</i>	H

Tableau III (suite)

Classes/Familles	Genres	Habitats
Boletaceae	<i>Austroboletus, Boletellus, Boletochaete, Boletus, Buchwaldoboletus, Chalciporus, Gyrodon, Gyroporus, Heimiella, Leccinum, Phebopus, Phylloporus, Pulveroboletus, Rubinoboletus, Suillus, Typopilus, Xanthoconium, Xerocomus</i>	E
	<i>Alpova, Boughera, Chamonixia, Gastroboletus, Rhizopogon, Royoungia, Truncollumella</i>	H
Cantharellaceae	<i>Cantharellus, Craterellus</i>	E
Chondrogastraceae	<i>Chondrogaster</i>	H
Clavariaceae	<i>Aphelaria, Clavaria, Clavariadelphus, Clavicornia, Clavulina, Clavulinopsis, Ramaria, Ramariopsis</i>	E
Corticaceae	<i>Amphinema, Bysocorticium, Bysosporia, Piloderma</i>	E
Cortinariaceae	<i>Astrosporina, Cortinarius, Cuphocybe, Dermocybe, Descolea, Hebeloma, Inocybe, Leucocortinarius, Rozites, Stephanopus</i>	E
	<i>Cortinarius, Cortinomyces, Descomyces, Destunzia, Hymenogaster, Quadrispora, Setchelliogaster, Thaxterogaster, Timgrovea</i>	H
Cribbiaceae	<i>Cribbea, Mycolevis</i>	H
Elasmomycetaceae	<i>Elasmomyces, Gymnomyces, Martellia, Zelleromyces</i>	H
Entolomataceae	<i>Clitopilus, Entoloma, Leptonia, Rhodocybe</i>	E
Gelopellidaceae	<i>Gelopellis</i>	H
Gomphaceae	<i>Gomphus</i>	E
Gomphidiaceae	<i>Chroogomphus, Cystogomphus, Gomphidius</i>	E
Hydnaceae	<i>Bankera, Dentinum, Hydnellum, Hydnum, Phellodon</i>	E
Hygrophoraceae	<i>Bertrandia, Camarophyllus, Gliophorus, Humidicutis, Hygrocybe, Hygrophorus</i>	E
Hysterangiaceae	<i>Hysterangium, Pseudohysterangium, Trappea</i>	H
Leucogasteraceae	<i>Leucogaster, Leucophleps</i>	H
Lycoperdaceae	<i>Lycoperdon</i>	E
Melanogastraceae	<i>Melanogaster</i>	H
Mesophelliaceae	<i>Castoreum, Diploderma, Gummiglobus, Malajczukia, Mesophellia, Nothocastoreum</i>	H
Octavianinaceae	<i>Octavianina, Sclerogaster</i>	H
Paxillaceae	<i>Paxillus</i>	E
Pisolithaceae	<i>Pisolithus</i>	E

**Tableau III (suite)**

<b>Classes/Familles</b>	<b>Genres</b>	<b>Habitats</b>
Polyporaceae	<i>Albatrellus</i>	E
Russulaceae	<i>Lactarius, Russula</i>	E
	<i>Archangiella, Cystangium, Macowanites</i>	H
Sclerodermataceae	<i>Scleroderma, Horakiella</i>	H
Sebacineae	<i>Sebacina</i>	E
Sedeculaceae	<i>Sedecula</i>	H
Stephanosporaceae	<i>Stephanospora</i>	H
Strobilomycetaceae	<i>Strobilomyces</i>	E
	<i>Austrogautiera, Chamonixia, Gautiera, Wakefieldia</i>	H
Thelephoraceae	<i>Boletopsis, Thelephora, Tomentella</i>	E
Tricholomataceae	<i>Cantharellula, Catathelasma, Clitocybe, Cystoderma, Laccaria, Lepista, Leucopaxillus, Tricholoma, Tricholomopsis</i>	E
	<i>Gigasperma, Hydnangium, Podohydangium</i>	H
<b>Gloméromycète</b>		
Endogonaceae	<i>Endogone, Sclerogone</i>	H

Cette liste de familles et genres ne peut prétendre être exhaustive ; chaque genre de champignons possède au moins une espèce à ectomycorhizes et (ou) à ectoendomycorhizes ; H = hypogé ; E = épigé.  
(Source : BRUNDRETT *et al.*, 1996 a ; SMITH et READ, 2008)

## **Effet mycorrhizosphère**

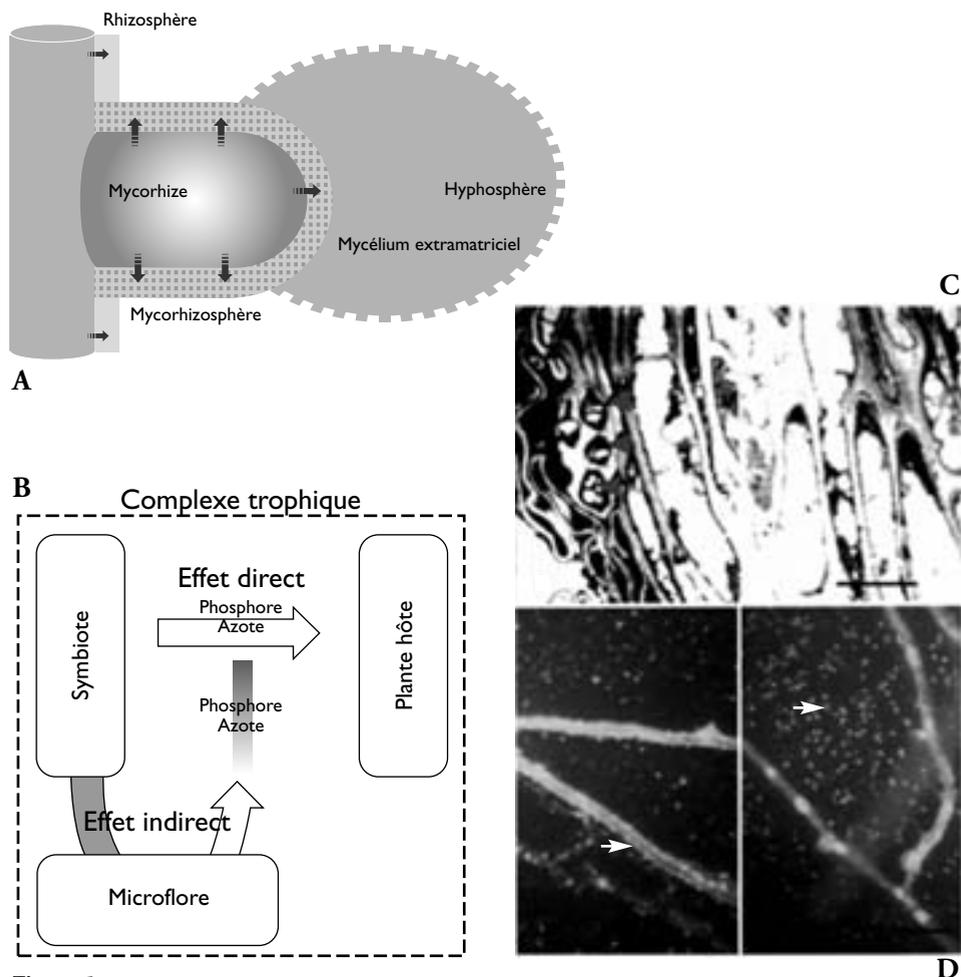
La symbiose ectomycorhizienne a généralement été étudiée suivant une approche binomiale en prenant principalement en compte les interactions trophiques et le dialogue moléculaire entre les deux partenaires de l'association symbiotique. Plus récemment, ce phénomène symbiotique a été élargi à son environnement et il a été démontré que le développement de la symbiose ectomycorhizienne et plus particulièrement celui du mycélium extramatriciel, influençait significativement la stabilité structurale des sols (CARAVACA *et al.*, 2002) ainsi que la structure de la microflore tellurique non symbiotique ou symbiotique (ex. : rhizobia) et ses caractéristiques fonctionnelles (FREY-KLETT *et al.*, 2005 ; CALVARUSO *et al.*, 2007). Lors de l'établissement de la symbiose, la physiologie de la plante hôte est transformée aboutissant à des modifications qualitatives et quantitatives au niveau de la composition des

exsudats racinaires. Ces changements dans les apports trophiques facilement métabolisables par les micro-organismes du sol, matérialisent deux compartiments microbiens caractérisés par une structure et une diversité fonctionnelle qui leur est propre, à savoir le compartiment mycorrhizosphérique soumis à l'activité de la mycorhize *sensu stricto* et le compartiment hyphosphérique soumis à l'activité du mycélium extramatriciel issu de la mycorhize (LINDERMAN, 1988 ; GARBAYE, 1991) (fig. 5 A). La compartimentation de la microflore du sol en réponse à l'installation de la symbiose ectomycorhizienne a été mise en évidence au niveau de la microflore totale, mais aussi au niveau de groupes bactériens connus pour leur importance dans le fonctionnement du sol comme les actinomycètes (ASSIBETSE *et al.*, 2005), les rhizobia (DUPONNOIS et PLENCHETTE, 2003) et les *Pseudomonas* fluorescents (DUPONNOIS et GARBAYE, 1990 ; FOUNOUNE *et al.*, 2002 b ; DUPONNOIS et LESUEUR, 2004 ; FREY-KLETT *et al.*, 2005). Ces résultats montrent que l'amélioration des capacités de la plante hôte à accéder aux ressources minérales et organiques du sol peut résulter de l'action conjuguée des symbiotes fongiques et de sa microflore associée, formant ainsi un complexe trophique associant la plante hôte, les symbiotes fongiques et la microflore hyphosphérique et mycorrhizosphérique (fig. 5 A et 5 B).

Certaines composantes bactériennes de la mycorrhizosphère et de l'hyphosphère développent également des relations privilégiées avec les symbiotes fongiques et améliorent significativement l'établissement de la symbiose mycorhizienne. Ces bactéries ont été nommées : Bactéries auxiliaires de la mycorhization (BAM). Le concept de bactéries auxiliaires de la mycorhization a été surtout développé sur le couple symbiotique Douglas-*Laccaria bicolor* (GARBAYE et DUPONNOIS, 1992 ; GARBAYE, 1994 ; FREY-KLETT *et al.*, 2007). Les BAM sont localisées dans le manteau fongique et/ou étroitement associées au réseau extramatriciel d'hyphes de *L. bicolor* de manière extra- ou intracellulaire (fig. 5 C et 5 D). L'effet BAM a été observé chez de nombreux couples entre plantes hôtes et champignons dans le cas des symbioses mycorhiziennes (tabl. IV). Les principales hypothèses proposées susceptibles d'expliquer les modes d'action des bactéries auxiliaires de la mycorhization ont été décrites par GARBAYE (1994).

L'effet BAM peut se manifester sur différentes étapes du cycle de développement de la symbiose mycorhizienne à savoir (1) pour faciliter la phase pré-symbiotique du symbiote fongique ou (2) agir sur les dialogues moléculaires régissant l'association et la reconnaissance des deux composantes de la symbiose qui aboutira à la formation d'une mycorhize fonctionnelle.

La phase pré-symbiotique de la symbiose ectomycorhizienne inclut la germination des spores fongiques et le développement saprophytique du symbiote ectomycorhizien. Les BAM pourraient stimuler la germination des spores, des sclérotés et toutes formes de propagules fongiques qui assurent la conservation et la dissémination des champignons dans le sol. Il a été démontré que certaines levures (ex. : *Rhodotorulla* spp.) et certaines



**Figure 5**  
**Influence de la symbiose mycorhizienne sur la structure et la diversité fonctionnelle de la microflore du sol ; (A) l'effet « mycorhizosphère » ; (B) notion de complexe trophique ; (C) localisation des bactéries auxiliaires de la mycorrhization (BAM) dans le manteau fongique observé en microscopie électronique à transmission ; (D) localisation des BAM sur des hyphes en microscopie photonique à fluorescence.**

© R. Duponnois

bactéries pouvaient améliorer la germination de basidiospores (FRIES *et al.*, 1987). Cet effet « promoteur » a été observé avec des bactéries comme *Pseudomonas stutzeri* sur la germination des spores de Basidiomycètes (ALI et JACKSON, 1989). Alors que peu d'informations ont été acquises sur l'effet de la microflore tellurique sur la germination des spores de champignons ectomycorhiziens, ce type d'interaction a été beaucoup plus étudié sur le modèle des champignons mycorhiziens à arbuscules (tabl. IV). Il a été démontré que la germination des spores de *Glomus mosseae* et de *Glomus versiforme*

était significativement stimulée par certaines bactéries rhizosphériques (MOSSE, 1962 ; MAYO *et al.*, 1986). Plus récemment, des travaux ont montré que les hyphes de nombreux champignons mycorhiziens arbusculaires tels que *Geosiphon pyriforme* (SCHÜSSLER *et al.*, 1994), *Endogone flammicorona* (BONFANTE-FASOLO et SCANNERINI, 1977) ou *Gigaspora margarita* (BIANCOTTO *et al.*, 1996) hébergeaient des micro-organismes type bactérie (*Bacterium-Like Organisms*, BLOs). Chez certaines espèces de *Gigaspora* et de *Scutellospora*, BIANCIOTTO *et al.* (2003) ont montré que ces endosymbiotes appartenait à un nouveau taxon chez les  $\beta$ -protéobactéries. Ces bactéries sont observées à tous les stades du cycle de développement des champignons mycorhiziens à arbuscules en particulier dans les spores et dans le mycélium intracellulaire et extramatriciel (MINERDI *et al.*, 2002). Quelques études réalisées sur les champignons ectomycorhiziens ont révélé l'existence de bactéries intracellulaires (MOGGE *et al.*, 2000 ; BERTAUX *et al.*, 2003) mais l'utilisation de la microscopie électronique n'a pas permis de déterminer avec précision l'environnement dans lequel évoluent ces endosymbiotes et plus particulièrement l'état de viabilité des cellules dans lesquelles ces bactéries ont été détectées. Pour les couples symbiotiques à ECM, *Pinus strobus-Endogone flammicorona* (BONFANTE-FASOLO et SCANNERINI, 1977), *Picea abies* – 'Type F' Ectomycorrhizae – (BUSCOT *et al.*, 1994) et *Pinus sylvestris-Suillus bovinus* (NURMIAHO-LASSILA *et al.*, 1997), les endobactéries sont détectées dans des cellules vivantes. Dans le cas du couple *Fagus sylvatica* et *Lactarius rubrocinctus*, ces bactéries n'ont été observées que dans les cellules sénescents (MOGGE *et al.*, 2000). En utilisant la technique d'hybridation *in situ*, BERTAUX *et al.* (2005) ont montré que des endobactéries, principalement des  $\alpha$ -protéobactéries, étaient présentes en abondance dans les ECM, le mycélium extramatriciel et les fructifications de *Laccaria bicolor* S238N. Sur des modèles tropicaux, une expérience a été réalisée en inoculant des spores de *Pisolithus albus* dans le substrat de culture d'*Acacia mangium* (DUPONNOIS et LESUEUR, 2004). Après 3 mois de culture, aucune ECM n'a été détectée au niveau des systèmes racinaires d'*Acacia mangium*, mais le substrat de culture était largement colonisé par des bactéries appartenant au groupe des *Pseudomonas* fluorescents. Après 6 mois de culture, ces bactéries n'avaient pu être détectées dans le substrat de culture alors que des ECM de *P. albus* avaient été observées sur les systèmes racinaires d'*A. mangium*. Pour expliquer la présence et le développement de ces bactéries dans le substrat de culture pourtant préalablement désinfecté, les auteurs ont émis l'hypothèse que les *Pseudomonas* fluorescents étaient localisés au niveau des spores du champignon. Toutefois, le rôle de ces endosymbiotes dans le cycle de développement du champignon reste encore totalement inconnu.

Il est couramment admis que les champignons ectomycorhiziens ont des capacités enzymatiques limitées pour pouvoir dégrader des molécules complexes (ex. : cellulose, lignine). Les apports de carbone sont assurés par la plante hôte *via* les produits de la photosynthèse. La phase pré-symbiotique constitue donc une étape critique dans l'établissement de la symbiose puisque le champignon se développe principalement

en utilisant ses réserves nutritionnelles intrinsèques. Les BAM pourraient fournir aux symbiotes des composés carbonés simples qu'ils pourraient facilement métaboliser et ainsi faciliter leur développement saprophytique dans le sol. En utilisant un test simulant les carences minérales et carbonées que rencontrent les symbiotes lors de leur développement dans le sol, DUPONNOIS (1992) a observé que la capacité d'une bactérie à stimuler ou inhiber la croissance saprophytique de différents champignons ectomycorhiziens était fortement corrélée à son effet sur l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne. DUPONNOIS et GARBAYE (1990) ont émis l'hypothèse que dans un environnement carencé en nutriments, les BAM peuvent promouvoir la croissance saprophytique du champignon selon deux voies principales : (1) un effet trophique direct *via* la production par la bactérie d'acides organiques facilement métabolisables par le champignon (ex. : acide citrique, acide malique), (2) un effet indirect *via* la dégradation de molécules toxiques pour les symbiotes (ex. : dégradation des substances phénoliques toxiques pour *Paxillus involutus*). De plus, les BAM peuvent émettre des composés gazeux qui stimulent ou inhibent la croissance des hyphes (GARBAYE et DUPONNOIS, 1992). Le dioxyde de carbone pourrait jouer un rôle majeur dans ces phénomènes d'interaction trophique. En effet, il a été préalablement démontré que, en fonction de sa concentration, le CO<sub>2</sub> peut améliorer ou non la croissance de différentes espèces fongiques (IMOLEHIN et GROGAN, 1980 ; LE TACON *et al.*, 1983). D'autres composés peuvent également être impliqués comme l'éthylène, des alcools, des amines, des composés sulfurés ou des acides gras de faible poids moléculaire (DUPONNOIS, 1992). Dans l'état actuel de nos connaissances sur le sujet, la principale voie d'action susceptible d'expliquer l'effet BAM reste la voie trophique où le champignon est alimenté en substrats carbonés lors de sa phase saprophytique. GARBAYE (1994) et FREY-KLETT *et al.* (2007) ont également évoqué d'autres mécanismes susceptibles d'être impliqués dans l'« effet BAM ». Par exemple, les BAM pourraient stimuler la production de composés phénoliques comme l'hypaphorine et améliorer l'agressivité du symbiote vis-à-vis de la plante hôte.

**Tableau IV**  
**Exemples de bactéries auxiliaires**  
**de la mycorhization (BAM) associées à différents modèles**  
**entre plantes et champignons mycorhiziens**

Type de symbiose/champignon	Espèce de BAM	Plante hôte	Référence
<b>Ectomycorhize</b>			
<i>Amanita muscaria</i> , <i>Suillus bovinus</i>	<i>Streptomyces</i> sp.	<i>Picea abies</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	SCHREY <i>et al.</i> (2005)
<i>Hebelome crustuliniforme</i>	Bactérie non identifiée	<i>Fagus sylvatica</i>	DE OLIVEIRA (1988)
<i>Laccaria bicolor</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Bacillus</i> sp.	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	DUPONNOIS et GARBAYE (1991)

Tableau IV (suite)

Type de symbiose/champignon	Espèce de BAM	Plante hôte	Référence
<i>Laccaria fraterna</i> , <i>Laccaria laccata</i>	<i>Bacillus</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp.	<i>Eucalyptus diversicolor</i>	DUNSTAN <i>et al.</i> (1998)
<i>Lactarius rufus</i>	<i>Paenibacillus</i> sp., <i>Burkholderia</i> sp.	<i>Pinus sylvestris</i>	POOLE <i>et al.</i> (2001)
<i>Pisolithus albus</i>	<i>Pseudomonas monteilii</i> <i>Pseudomonas resinovorans</i>	<i>Acacia holosericea</i>	FOUNOUNE <i>et al.</i> (2002 a)
<i>Pisolithus</i> sp.	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	<i>Acacia holosericea</i>	FOUNOUNE <i>et al.</i> (2002 b)
<i>Rhizopogon luteolus</i>	Bactérie non identifiée	<i>Pinus radiata</i>	GARBAYE et BOWEN (1989)
<i>Rhizopogon vinicolor</i> , <i>Laccaria laccata</i>	<i>Arthrobacter</i> sp.	<i>Pinus sylvestris</i>	ROZYCKI <i>et al.</i> (1994)
<i>Scleroderma</i> spp., <i>Pisolithus</i> spp.	<i>Pseudomonas monteilii</i>	<i>Acacia</i> australien	DUPONNOIS et PLENCHETTE (2003)
<i>Suillus luteus</i>	<i>Bacillus</i> sp.	<i>Pinus sylvestris</i>	BENDING <i>et al.</i> (2002)
<b>Mycorhizes à arbuscules</b>			
<i>Endogone</i> sp.	<i>Pseudomonas</i> sp.	<i>Trifolium</i> spp., <i>Cucumis sativum</i> , <i>Allium cepa</i>	MOSSE (1962)
<i>Gigaspora margarita</i>	<i>Azospirillum brasilense</i>	<i>Pennisetum americanum</i>	RAO <i>et al.</i> (1985)
<i>Glomus clarum</i>	<i>Azotobacter diazotrophicus</i> , <i>Klebsiella</i> sp.	<i>Ipomoea batatas</i>	PAULA <i>et al.</i> (1992)
<i>Glomus deserticola</i>	<i>Klebsiella pneumoniae</i> , <i>Alcaligenes denitrificans</i>	<i>Unicola paniculata</i>	WILL et SYLVIA (1990)
<i>Glomus fasciculatum</i>	<i>Azotobacter chroococcum</i>	<i>Lycopersicon esculentum</i>	BAGYARAJ et MENGE (1978)
<i>Glomus fasciculatum</i> , <i>Glomus mosseae</i>	<i>Rhizobium meliloti</i>	<i>Medicago sativa</i>	AZCÓN <i>et al.</i> (1991)
<i>Glomus fasciculatum</i> , <i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus caledonium</i>	<i>Bacillus coagulans</i>	<i>Morus alba</i> , <i>Carica papaya</i>	MAMATHA <i>et al.</i> (2002)
<i>Glomus fistulosum</i>	<i>Pseudomonas putida</i>	<i>Zea mays</i> , <i>Solanum tuberosum</i>	VÓSATKA et GRYNGLER (1999)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Bacillus subtilis</i> , <i>Enterobacter</i> sp.	<i>Allium cepa</i>	TORO <i>et al.</i> (1997)

Tableau IV (suite)

Type de symbiose/champignon	Espèce de BAM	Plante hôte	Référence
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Pseudomonas monteilii</i>	<i>Acacia holosericea</i>	DUPONNOIS et PLENCHETTE (2003)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Rhizobium</i>	<i>Anthyllis cytisoides</i>	REQUENA <i>et al.</i> (1997)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Agrobacterium rhizogenes</i> , <i>P. fluorescens</i> , <i>R. leguminosarum</i>	<i>Hordeum vulgare</i> , <i>Triticum aestivum</i>	FESTER <i>et al.</i> (1999)
<i>Glomus intraradices</i>	<i>Streptomyces coelicolor</i>	<i>Sorghum</i> sp.	ABDEL-FATTAH et MOHAMEDIN (2000)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Paenibacillus</i> sp.	<i>Sorghum bicolor</i>	BUDI <i>et al.</i> (1999)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Pseudomonas</i> sp.	<i>Lycopersicum esculentum</i>	BAREA <i>et al.</i> (1998)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	<i>Glycine max</i>	XIE <i>et al.</i> (1995)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	<i>Lycopersicum esculentum</i>	GAMALERO <i>et al.</i> (2004)
<i>Glomus mosseae</i>	<i>Brevibacillus</i> sp.	<i>Trifolium pratense</i>	VIVAS <i>et al.</i> (2003)
<i>Glomus mosseae</i> , <i>G. intraradices</i>	<i>Paenibacillus brasiliensis</i>	<i>Trifolium</i> sp.	ARTURSSON (2005)
Complexe de champignons indigènes	<i>Pseudomonas putida</i>	<i>Trifolium</i> sp.	MEYER et LINDERMAN (1986)
Complexe de champignons indigènes	<i>Pseudomonas</i> sp.	<i>Triticum aestivum</i>	BABANA et ANTOUN (2005)
Complexe de champignons indigènes	<i>Bacillus mycoides</i>	Herbacée	VON ALTEN <i>et al.</i> (1993)

(Source : FREY-KLETT *et al.*, 2007)

## Établissement

### Contrôle génétique

La formation de l'ECM se traduit par de profondes modifications d'ordre morphologique, anatomique et physiologique de la racine (MARTIN *et al.*, 2001 ; MARMEISSE *et al.*, 2004). La différenciation de cet organe nouveau résulte de plusieurs événements touchant les deux partenaires notamment l'agrégation des hyphes formant le manteau

fongique, la disparition des poils absorbants, la multiplication des racines latérales, l'allongement radial des cellules de l'épiderme et la réorganisation du métabolisme des deux partenaires (TAGU *et al.*, 2001 ; DUPLESSIS *et al.*, 2002). La structure de base des ECM est identique alors qu'il existe des morphotypes différents. Cela suggère l'existence d'un programme de différenciation commun de l'ECM. Si l'on se référait aux relations entre bactéries fixatrices d'azote et légumineuses, il s'établirait des signaux de « reconnaissance » assurant un dialogue moléculaire entre les deux partenaires de la symbiose ectomycorhizienne (PERRET *et al.*, 2000). L'échange de médiateurs moléculaires serait sous le contrôle génétique des deux partenaires. La découverte de protéines SR (*symbiosis-regulated proteins*) dont la synthèse est régulée par la symbiose entre *Eucalyptus globulus* et *Pisolithus tinctorius*, confirme que l'activation et/ou la répression de certains gènes accompagnent la différenciation de l'ECM (HILBERT et MARTIN, 1988 ; HILBERT *et al.*, 1991 ; KIM *et al.*, 1999). L'expression de 11 à 23 % des gènes analysés est régulée lors de l'interaction *E. globulus*-*P. tinctorius* (VOIBLET *et al.*, 2001). Cependant, aucun gène spécifique n'a été mis en évidence lors de l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne. Par ailleurs, des protéines pariétales fongiques (ex. : hydrophobines) intervenant dans la morphogénèse et la pathogénicité des champignons sont synthétisées plus intensément dans les ECM que dans le mycélium végétatif. Ces protéines pourraient jouer un rôle important dans l'attachement et l'agrégation des hyphes aux racines. Plus récemment, le séquençage complet du génome du champignon *Laccaria bicolor* a révélé environ 20 000 gènes, dont plusieurs centaines n'avaient jamais été identifiées et pourraient jouer un rôle fondamental dans la mise en place de la symbiose (MARTIN *et al.*, 2008). En effet, certains gènes codent pour des protéines de petites tailles secrétées (SSPs pour *small secreted proteins*) dans l'interface symbiotique et semblent intervenir dans le dialogue moléculaire entre les deux partenaires. L'absence de gènes codant des enzymes de dégradation de la paroi végétale suggère que *L. bicolor* est capable de vivre dans la racine de la plante hôte sans l'agresser. En revanche, ce champignon possède l'équipement enzymatique qui lui permet de participer au recyclage de l'azote de la litière. *L. bicolor* aurait donc une double activité symbiotique et saprophytique qui lui conférerait un avantage évolutif.

Par ailleurs, la différenciation de l'ECM est également modulée par des facteurs trophiques. Par exemple, des composés phénoliques retrouvés dans les exsudats racinaires seraient impliqués dans l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne chez les eucalyptus (WIEMKEN et BOLLER, 2002). En effet, les exsudats racinaires stimulent la croissance mycélienne de certaines souches de *Pisolithus* à des concentrations très faibles (LAGRANGE *et al.*, 2001). Certains métabolites fongiques (ex. : hypaphorine) induits par la plante hôte interrompent l'élongation des poils absorbants, mais n'induisent pas la formation de racines latérales courtes observées lors de la colonisation de la plante hôte (BÉGUIRISTAIN et LAPEYRIE, 1997 ; DITENGOU et LAPEYRIE, 2000). L'hypaphorine fongique, molécule antagoniste de l'acide indole-3-acétique (AIA), a

donc une activité morphogène inhibitrice de l'allongement des poils absorbants lors de l'établissement de la symbiose (DITENGOU *et al.*, 2000). L'hypaphorine serait une molécule signal régulant la différenciation de l'ECM. Les champignons synthétisent également de l'AIA qui stimule la formation des racines latérales (MARMEISSE *et al.*, 2004). À cet égard, l'utilisation de l'acide tri-iodobenzoïque (TIBA), inhibiteur du transport d'AIA, empêche la formation non seulement des racines latérales induites par le champignon, mais aussi des fibrilles glycoprotéiques fongiques qui interviennent dans l'attachement du champignon avec la plante hôte (RINCÓN *et al.*, 2003). Ces glycoprotéines pourraient être des lectines impliquées dans la reconnaissance des deux partenaires (GUILLOT, 1997). Les stimuli et les régulateurs qui déterminent les événements morphogénétiques de l'établissement de la symbiose sont encore peu connus.

### Spécificité d'hôtes

Dans les écosystèmes forestiers, une espèce d'arbre peut héberger plusieurs espèces de champignons, voire plusieurs individus ou genets de la même espèce, et une espèce de champignon peut coloniser plusieurs espèces d'arbres (MOLINA *et al.*, 1992 ; TAYLOR *et al.*, 2000 ; DAHLBERG, 2001 ; BRUNS *et al.*, 2002). La symbiose ectomycorhizienne est en effet remarquable par sa faible spécificité entre partenaires et par sa grande diversité fongique. Par exemple, le chêne sessile peut être colonisé par plusieurs dizaines d'espèces fongiques (DIÉDHIYOU *et al.*, 2010 a). Néanmoins, il existe quelques exceptions comme l'aulne dont la spécificité est limitée à une dizaine de champignons et *Pisonia grandis*, seul exemple de plante photosynthétique qui montre une spécificité très étroite avec quelques espèces de *Thelephora* (CHAMBERS *et al.*, 1998 ; TEDERSOO *et al.*, 2009).

En revanche, les plantes sans chlorophylle (ex : Monotropaceae, Orchidaceae) montrent en général une spécificité très étroite vis-à-vis des champignons ectomycorhiziens qui rappelle des interactions du type plantes parasites (BRUNS *et al.*, 2002 ; SELOSSE *et al.*, 2006). C'est le cas de deux Orchidaceae, *Cephalanthera austinae* et *Corallorhiza macula*, exclusivement associées respectivement avec des Thelephoraceae et Russulaceae. Les déterminants de la spécificité des plantes achlorophylliennes vis-à-vis de leurs partenaires fongiques ne sont pas bien élucidés.

Il existe différents niveaux de spécificité des champignons vis-à-vis de leurs hôtes dans la symbiose ectomycorhizienne (TRAPPE, 1977 ; MOLINA *et al.*, 1992 ; NEWTON et HAIGH, 1998 ; DEN BAKKER *et al.*, 2004). On trouve des espèces de champignons qui manifestent une préférence, voire une spécificité étroite vis-à-vis de leurs plantes hôtes. Elles sont qualifiées de spécialistes. Par exemple, *Lactarius deliciosus*, *L. deterrimus* et *L. salmonicolor* sont spécifiques respectivement de *Pinus sylvestris*, *P. abies* et *Abies alba* (GIOLLANT *et al.*, 1993). Des champignons présentent une spécificité étroite vis-à-vis d'un genre ou d'une famille de plantes. Par exemple, *Rhizopogon* spp. et *Suillus* spp. sont des champignons presque exclusivement associés

aux Pinaceae et parfois aux Monotropaceae (MASSICOTTE *et al.*, 1994 ; MOLINA et TRAPPE, 1994 ; KRETZER *et al.*, 1996 ; TAYLOR et BRUNS, 1997 ; TAYLOR *et al.*, 2002). D'autres espèces fongiques ont, au contraire, des gammes d'hôtes larges. Elles sont qualifiées de généralistes. C'est le cas des champignons tels que *Pisolithus tinctorius*, *Scleroderma verrucosum*, *Thelephora terrestris*, *Paxillus involutus* et *Amanita muscaria* (TRAPPE, 1962 ; SANON *et al.*, 2009). Au sein d'un même genre, on trouve des espèces spécialistes et des espèces généralistes. Par exemple, le genre *Paxillus* comprend des espèces généralistes (ex. : *P. involutus*) et des espèces spécialistes (*P. filamentosus* et *P. rubicundulus*) inféodées à l'aulne (HEDH *et al.*, 2008). Il peut aussi exister pour les champignons généralistes une variabilité intraspécifique dans leur aptitude à s'associer et à améliorer la croissance d'une même espèce de plantes hôtes. Par exemple, la variabilité intraspécifique entre souches de *P. involutus* dans l'aptitude à coloniser des racines de *Betula* est associée à l'expression différentielle de gènes régulant la symbiose (LE QUÉRE *et al.*, 2004). L'analyse par hybridation sur une puce d'ADN a permis d'identifier des groupes de gènes spécifiquement exprimés dans les interactions compatibles ou incompatibles plante/champignon.

D'un point de vue écologique, la connaissance de la spécificité d'hôte des champignons peut déterminer le choix de la souche fongique appropriée pour la mycorhization contrôlée et avoir des conséquences pratiques importantes lorsqu'on introduit un arbre exotique dans un continent éloigné (GARBAYE *et al.*, 1988 ; BÂ *et al.*, 2010). Par exemple, une souche de *P. tinctorius* isolée d'un pin d'Amérique du Nord s'avère moins agressive sur *Eucalyptus urophylla* qu'une souche de *P. tinctorius* d'origine australienne (MALAJCZUK *et al.*, 1990). BURGESS *et al.* (1994) ont montré que la variabilité intraspécifique chez *P. tinctorius* pouvait également s'exprimer au niveau fonctionnel sur *E. grandis*. L'aptitude d'un champignon à former des ECM peut aussi varier en fonction de l'âge de la plante hôte (BÂ *et al.*, 1994 b). Une souche de *Pisolithus* sp., qui développe une relation d'incompatibilité (ex. : épaisissements pariétaux, digitations pariétales) avec de jeunes plants d'*A. africana* âgés de quinze jours, est, cependant, tout à fait capable de former des ECM *sensu stricto* sur des jeunes plants âgés de six mois. Un délai de mycorhization similaire est observé entre *A. quanzensis* et *Pisolithus* sp. (MUNYANZIZA et KUYPER, 1995).

Quoi qu'il en soit, la spécificité d'hôtes des champignons ectomycorhiziens *in situ* est moins large qu'elle ne l'est *in vitro*. Un champignon est capable de faire des ECM *in vitro* avec un grand nombre de plantes hôtes au voisinage desquels il ne fructifie pas ou ne forme pas d'ECM *in situ* (MALAJCZUK *et al.*, 1982 ; MOLINA et TRAPPE, 1994). Cette réduction du spectre d'hôtes *in situ* résulte de facteurs abiotiques (ex. : température) et (ou) biotiques (statut précoce ou tardif des champignons, compétition entre champignons, micro-organismes auxiliaires ou antagonistes) (KABRÉ, 1982 ; MASON *et al.*, 1983 ; GARBAYE *et al.*, 1988 ; BÂ *et al.*, 1991 ; DUPONNOIS et GARBAYE, 1991 a).

## Fonctionnement

Grâce au réseau ectomycorhizien, l'ECM assure une bonne alimentation de la plante hôte en eau, macro-éléments (ex. : P, N, K) et oligo-éléments (ex. : Zn, Cu). En retour, la plante autotrophe fournit aux champignons hétérotrophes des photosynthétats (C) nécessaires à leur métabolisme. Cependant, les mycorhizes monotropoïdes et certaines mycorhizes arbutoïdes et orchidoïdes peuvent développer des interactions trophiques inversées (SMITH et READ, 2008). Par exemple, chez les mycorhizes monotropoïdes, la plante hôte non chlorophyllienne, *Monotropia hypopitys*, dite mycotrophe, reçoit, sans retour, des substrats carbonés du champignon (ex. : bolet). La plante achlorophyllienne se comporterait donc en « tricheur » vis-à-vis du champignon (SELOSSE, 2000). Ce dernier est alimenté en carbone grâce aux ECM qu'il contracte avec un arbre photosynthétique (comme le pin) se développant à proximité. Autrement dit, le pin fournit du carbone à *M. hypopitys* (d'où son nom de « suce-pin ») par le biais des réseaux ectomycorhiziens du bolet. À l'échelle de l'écosystème et du peuplement, les arbres adultes peuvent faciliter, par le biais des réseaux ectomycorhiziens préexistants, la croissance des jeunes plantules *via* deux voies d'action principales : (1) les champignons déjà nourris par les arbres représentent un inoculum peu coûteux en photosynthétats pour les plantules (ONGUENE et KUYPER, 2002) ; (2) des transferts de substrats carbonés et azotés sont possibles entre arbres et plantules en régénération (SIMARD *et al.*, 1997 b). De tels échanges sont établis chez des Orchidaceae achlorophylliennes dites mycohétérotrophes et des Orchidaceae partiellement chlorophylliennes ou mixotrophes qui, en plus de leur photosynthèse, s'alimentent en carbone et azote issus de voisins photosynthétiques (TEDERSOO *et al.*, 2007). Les communautés fongiques contribuent ainsi au fonctionnement et à la régénération des écosystèmes forestiers (VAN DER HEIJDEN *et al.*, 1998, 2009).

### *Alimentation hydrique*

La symbiose mycorhizienne permet à la plante d'améliorer son régime hydrique grâce au réseau ectomycorhizien (ex. : hyphes, cordons mycéliens, rhizomorphes) qui augmente la surface de contact entre le sol et le système racinaire (DUDDRIDGE *et al.*, 1980 ; GARBAYE et GUEHL, 1997 ; SMITH et READ, 2008 ; WARREN *et al.*, 2008). Le réseau ectomycorhizien (ex. : rhizomorphes) est souvent considéré comme une voie de moindre résistance pour le déplacement de l'eau, car il diminue considérablement la résistance aux flux des solutés entre le sol et la plante (SAFIR *et al.*, 1971). Des études morphologiques ont révélé que les structures mycéliennes sont adaptées aux mouvements de l'eau entre le champignon et la plante (BROWNLEE *et al.*, 1983). Par exemple, les rhizomorphes sont formés d'hyphes dont la structure (peu cloisonnée), le diamètre (6 à 20  $\mu\text{m}$ ), et la conductivité hydraulique ( $> 27 \text{ cm h}^{-1}$ ) sont comparables à ceux des vaisseaux du xylème des végétaux supérieurs, ce qui permet aux hyphes

d'être de bons conducteurs d'eau (DUDDRIDGE *et al.*, 1980). Dans le manteau dépourvu d'éléments conducteurs, l'eau emprunte le symplasme et parfois l'apoplasme pour atteindre ensuite le cytoplasme des cellules racinaires (LEAKE *et al.*, 2004).

Les améliorations induites par la symbiose dans la gestion de l'eau pour la plante ne se limitent pas seulement à son approvisionnement, car les ECM sont aussi directement impliquées dans la tolérance de la plante à la salinité et à la sécheresse (BANDOU *et al.*, 2006). La salinité provoque un double stress hydrique et ionique sur les plantes. *Scleroderma bermudense* aide *Coccoloba uvifera* à mieux se préserver des éléments toxiques ( $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ ) en ayant un rôle de filtre, tout en améliorant dans le même temps le potentiel hydrique foliaire. Dans des sols à faible potentiel hydrique, les hyphes sont capables d'abaisser suffisamment leur potentiel osmotique pour s'alimenter en eau au bénéfice de la plante. La symbiose ectomycorhizienne est également impliquée dans des mécanismes de contrôle de la régulation stomatique et de l'ajustement osmotique de la plante (CROMER, 1935 ; DAVET, 1996). Elle permet aux plantes de mieux absorber le potassium dont le rôle osmorégulateur est bien établi (LINDHAUER, 1985).

### *Nutrition minérale et organique*

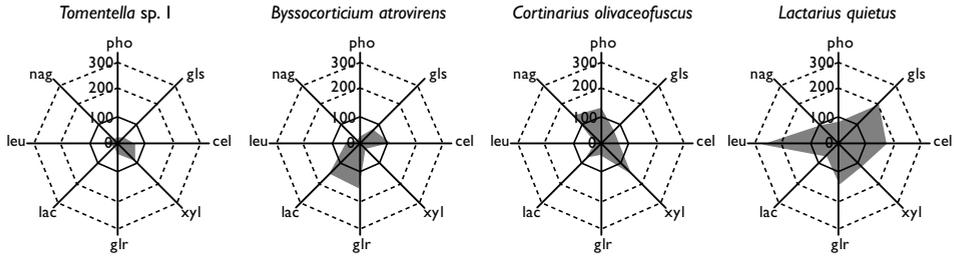
Les plantes ectotrophes dépendent d'abord de leurs réserves cotylédonaire pour leur croissance juvénile (MARSHALL et KOZLOWSKI, 1976 ; MULLIGAN et PATRICK, 1985 ; KITAJIMA, 2002). Au stade cotylédonaire, elles sont colonisées par des champignons ectomycorhiziens, mais n'en dépendent pas pour leur croissance (BÂ *et al.*, 1994 c). Les plantes à petites graines ont tendance à épuiser plus rapidement leurs réserves cotylédonaire que les plantes à grosses graines (ALLSOPP et STOCK, 1992). Une fois les réserves épuisées, les plantes doivent prélever directement du sol les ressources nécessaires à leur croissance (KITAJIMA, 2002). Pour cela, la majorité des plantes ont besoin des mycorhizes. Par exemple, la dépendance des plantes vis-à-vis des MA est inversement corrélée à la taille et au contenu en phosphore des cotylédons (ALLSOPP et STOCK, 1992 ; ZANGARO *et al.*, 2000 ; ZANGARO *et al.*, 2003). Elle est d'autant plus importante que les sols sont pauvres en certains nutriments majeurs (ex. : N, P) notamment dans les régions tropicales.

L'orthophosphate ou phosphate inorganique ( $\text{Pi}$ ) est la source principale de phosphore pour les végétaux (MOUSAIN, 1989). Son absorption est significativement améliorée par la symbiose ectomycorhizienne grâce à la prolifération des hyphes mycéliens qui augmentent considérablement le volume de sol prospecté par les racines (ALEXANDER, 1983 ; ABUZINADAH et READ, 1986 ; FINLAY *et al.*, 1992 ; LEE et ALEXANDER, 1994 ; READ, 1997 ; GARBAYE et GUEHL, 1997 ; MOYERSOEN *et al.*, 1998 ; LANDEWEERT *et al.*, 2001 ; DE GRANDCOURT *et al.*, 2004). En effet, le prélèvement du P, peu mobile dans le sol, par les plantes est plus rapide que son renouvellement dans la solution du sol. Il se crée alors une zone d'épuisement en P autour des racines. Le champignon est capable de prélever du P bien au-delà de la zone d'épuisement

grâce au réseau ectomycorhizien. L'absorption du P par les hyphes est réalisée contre son gradient de concentration selon un transport actif secondaire. Il s'accumule dans la vacuole des hyphes du manteau fongique dont la concentration en cet élément peut doubler en 24 h (SMITH et READ, 2008). Le phosphore s'accumule sous forme de polyphosphates inorganiques disponibles pour la plante (BOWEN, 1973 ; TINKER *et al.*, 1992). Grâce à leurs activités phosphatasiques acides, les champignons ectomycorhiziens hydrolysent des substrats phosphatés (ex. : phosphates d'inositol, polyphosphates inorganiques) peu accessibles directement aux plantes dépourvues d'ECM (BOWEN *et al.*, 1975 ; COLPAERT et VAN LAERE, 1996). Ils peuvent aussi solubiliser des phosphates peu solubles par l'excrétion de protons (LAPEYRIE *et al.*, 1991).

Comme pour le phosphore, l'azote assimilable par la plante est limité dans les écosystèmes forestiers, car les processus de minéralisation sont en général lents (KEENEY, 1980 ; READ, 1991 ; READ et PEREZ-MORENO, 2003). Dans ce contexte, les ECM permettent à la plante d'améliorer l'absorption et l'assimilation de l'azote inorganique sous forme d'ammonium et de nitrate (PLASSARD *et al.*, 1986, 2002). Certaines formes d'azote organique (ex. : azote organique de l'humus, protéines) peuvent être rendues accessibles aux plantes grâce aux activités protéasiques des champignons ectomycorhiziens (RYGIEWICZ *et al.*, 1984 ; FINLAY *et al.*, 1988, 1992 ; KELLER, 1996 ; BOUKCIM et PLASSARD, 2003). Les ECM jouent également un rôle important dans l'absorption d'autres éléments minéraux du sol (ex. : potassium, calcium, magnésium) et de certains oligoéléments (ex. : cuivre, zinc) (BRADLEY *et al.*, 1981 ; LE TACON *et al.*, 1984 ; CORDELL, 1997 ; BLAUDEZ *et al.*, 2000). Elles peuvent avoir un effet protecteur des plantes en accumulant des métaux lourds et participer ainsi aux processus de phytoremédiation des sols.

Toutefois, les champignons se différencient dans leur aptitude à mobiliser du phosphore et de l'azote sous forme organique pour leurs plantes hôtes (ABUZINADAH et READ, 1989 a, b ; DIGHTON *et al.*, 1990, 1993 ; DIGHTON et COLEMAN, 1992 ; CONN et DIGHTON, 2000). Des travaux récents sur la symbiose ectomycorhizienne ont révélé des différences remarquables des champignons sur la base de leurs activités enzymatiques mobilisatrices de P et de N (fig. 6) (BUÉE *et al.*, 2005 ; COURTY *et al.*, 2005). Ces propriétés enzymatiques leur confèrent une aptitude à se maintenir et à se disséminer dans le sol (READ, 1991 ; BENDING et READ, 1997 ; TEDERSOO *et al.*, 2003 ; READ et PEREZ-MORENO, 2003). ABUZINADAH et READ (1986) avaient d'ailleurs proposé une classification des champignons ectomycorhiziens en fonction de leur capacité à utiliser des sources d'azote organique en particulier des protéines. Ainsi, les champignons tels que *Suillus bovinus*, *Amanita muscaria* ou *Paxillus involutus*, qui utilisent facilement les protéines comme source exclusive d'azote, sont décrits selon la terminologie anglo-saxonne comme « *protein-fungi* » par opposition aux « *non-protein fungi* » tels que *Laccaria laccata* ou *Lactarius rufus*, qui présentent une capacité plus réduite pour cataboliser ces composés. Entre ces deux groupes se



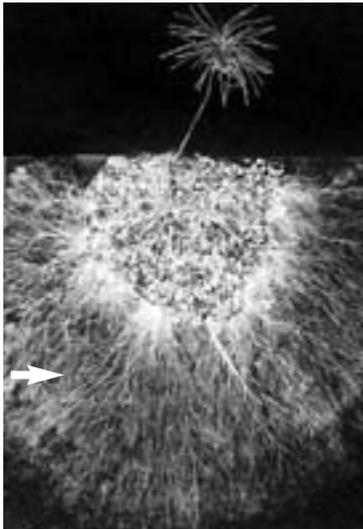
**Figure 6**  
**Profils des activités enzymatiques de quatre types d'ectomycorhizes échantillonnés d'un même horizon de sol d'un site forestier de Champenoux (Nancy, France) ; les enzymes sont indiquées par les abréviations suivantes : pho, acide phosphatase ; nag, *N*-acetyl-glucosaminidase ; gls,  $\beta$ -glucosidase ; cel, cellobiohydrolase ; xyl, xylosidase ; lac, laccase ; glr, glucuronidase ; leu, leucine aminopeptidase.**  
 (Source : COURTY *et al.*, 2005)

trouvent d'autres champignons tels que *Pisolithus tinctorius* décrits comme catégorie intermédiaire (CAIRNEY, 1999 ; ANDERSON *et al.*, 1999). Cependant, chez de nombreux champignons, d'importantes variations intraspécifiques ont été observées dans leur aptitude à utiliser des acides aminés comme sources d'azote (LAIHO, 1970 ; FINLAY *et al.*, 1992 ; KELLER, 1996), rendant cette classification très complexe (ANDERSON *et al.*, 1999). Des études plus approfondies sur les activités enzymatiques des champignons ectomycorhiziens demeurent aujourd'hui nécessaires pour mieux comprendre leur fonction et leur distribution dans les sols forestiers.

### Importance des réseaux ectomycorhiziens

Dans les écosystèmes forestiers tempérés et tropicaux, les champignons ectomycorhiziens généralistes (ex. : Thelephoraceae et Russulaceae) sont dominants et peuvent relier plusieurs espèces d'arbres (HORTON et BRUNS, 1998 ; PEAY *et al.*, 2009 ; DIÉDHIU *et al.*, 2010 b). En effet, leurs hyphes peuvent former un réseau ectomycorhizien liant des arbres et plantules de la même espèce (BROWNLEE *et al.*, 1983) et (ou) d'espèces différentes (MOLINA *et al.*, 1992 ; ARNEBRANT *et al.*, 1993 ; ISHIDA *et al.*, 2007) et ainsi assurer le transfert d'azote et de carbone entre plantes (fig. 7) (DUDDRIDGE *et al.*, 1980 ; FINLAY et READ, 1986 ; EKBLAD et HUSS-DANELL, 1995 ; WATKINS *et al.*, 1996 ; SIMARD *et al.*, 1997 a, b ; MCKENDRICK *et al.*, 2000 b). Dans ce contexte, les jeunes plants d'espèces ectotrophes, liés aux arbres matures de la même espèce ou d'espèces différentes par un réseau ectomycorhizien, vont dans certains cas améliorer leur croissance et leur survie (ALEXANDER *et al.*, 1992 ; NEWBERY *et al.*, 2000 ; ONGUENE et KUYPER, 2002). Les arbres ectotrophes d'Afrique tropicale ont la particularité de vivre en communauté pouvant atteindre une dizaine d'espèces différentes et abriter une importante régénération naturelle (NEWBERY *et al.*, 2000 ; ONGUENE et KUYPER, 2002 ; DIÉDHIU *et al.*, 2010 b). Les réseaux ectomycorhiziens constituent aussi une source d'inoculum pour la régénération

naturelle à partir de semis ou de rejets de souches (DEACON et FLEMING, 1992 ; READ, 1992 ; AMARANTHUS et PERRY, 1994 ; LERAT *et al.*, 2002). CONNELL et LOWMAN (1989) ont émis l'hypothèse que la monodominance des Dipterocarpaceae dans diverses forêts humides du Sud-Est asiatique serait liée à la capacité de leurs jeunes régénérations à former des ECM *via* le réseau ectomycorhizien préexistant des plantes mères. HORTON *et al.* (1999) ont comparé la survie de jeunes plants de *Pseudotsuga* dans des peuplements d'*Arctostaphylos* (arbre mycotrophe) et d'*Adenostoma* (arbre non mycotrophe) soumis aux mêmes conditions environnementales et édaphiques. Il est apparu que la survie de ces jeunes plants était plus élevée au contact d'*Arctostaphylos* grâce au réseau ectomycorhizien qu'il développe. Par ailleurs, il a été démontré que les transferts d'azote bidirectionnels entre un arbre fixateur d'azote, *Casuarina cunningghamiana*, et un arbre non fixateur, *Eucalyptus macula*, sont stimulés grâce au réseau ectomycorhizien développé par une souche de *Pisolithus* sp. (HE *et al.*, 2004). Les réseaux ectomycorhiziens joueraient donc un rôle déterminant dans la régénération naturelle, la nutrition et la survie des arbres mycotrophes (LEAKE, 1994 ; MCKENDRICK *et al.*, 2000 a, b). Il apparaît évident que les réseaux ectomycorhiziens influencent fortement la composition, le fonctionnement et l'évolution des communautés des champignons ectomycorhiziens et de leurs plantes hôtes (PERRY *et al.*, 1992 ; LEAKE *et al.*, 2001 ; LEAKE *et al.*, 2004 ; SIMARD *et al.*, 2002, 2004 ; BOOTH, 2004 ; ISHIDA *et al.*, 2007).



**Figure 7**  
**Réseau ectomycorhizien (flèche)**  
**développé par *Suillus bovinus***  
**en association avec *Pinus sylvestris***  
**dans un microcosme contenant**  
**un substrat non stérile**  
(Source : LEAKE *et al.*, 2001).

## 2 Méthodes d'étude des champignons ectomycorhiziens et des ectomycorhizes

### INTRODUCTION

---

La présence des fructifications de champignons, encore appelées sporophores (*sporo*, spores, *phore*, champignon), érigés pour la plupart, est la première manifestation visible de la symbiose ectomycorhizienne au voisinage des plantes hôtes dans la nature (SMITH et READ, 2008). D'autres champignons, moins visibles et non moins importants, fructifient dans le sol (ex. : truffe), et développent donc des sporophores hypogés. Dans les deux cas, les champignons forment des ECM sur les racines de la plante hôte de manière à boucler leur cycle de développement et fructifier. La formation des sporophores requiert donc la présence d'ECM alors qu'à l'inverse on peut observer des ECM sans sporophores correspondants. En effet, des champignons comme *Thelephora* et *Cenococcum* forment des ECM souvent dominantes sur les racines de leurs plantes hôtes, mais fructifient peu ou pas dans la nature. Par contre, des champignons comme *Suillus* et *Rhizopogon* fructifient abondamment et forment très peu d'ECM. Quoi qu'il en soit, la fructification des champignons en conditions naturelles est un processus complexe et coûteux en énergie pour la plante. Elle est fonction du champignon, des facteurs climatiques (ex. : sécheresse), de l'âge des peuplements et des traitements sylvicoles (ex. : fertilisation, éclaircies). En conditions contrôlées, la formation de sporophores est difficile à obtenir et dépend du champignon impliqué, de la qualité du substrat, des conditions de culture (ex. : humidité, lumière, température) et de la production de métabolites par la plante hôte. *Hebeloma cylindrosporum* en symbiose avec *Pinus pinaster* fructifie *in vitro* sur un milieu de culture approprié et dans des conditions de lumière et de température bien définies (DEBAUD et GAY, 1987).

Il est rarement possible d'observer *de visu* des connexions entre le mycélium à la base du pied des sporophores et des ECM (THOEN et BÄ, 1989). On suppose, souvent à juste raison, que les sporophores, fructifiant au voisinage des arbres ectotrophes, sont potentiellement ectomycorhiziens. Encore faut-il établir un lien formel entre sporophores et ECM car des champignons parasites ou saprophytes peuvent être observés à proximité des arbres ectotrophes. C'est le cas de quelques russules saprophytes facultatives ou parasites (ex. : *R. parasitica*) en Afrique tropicale (HEIM, 1970 ; BUYCK, 1993). Les caractéristiques microscopiques du mycélium sont souvent peu pertinentes pour déterminer le lien entre ECM et sporophores. De plus, un champignon forme des ECM dont la morphologie peut varier selon l'hôte et quelquefois sur le même

hôte en fonction de l'âge. Des champignons différents peuvent présenter des ECM comparables. L'abondance des sporophores est un faible indicateur de la fréquence des ECM. Des champignons comme *Suillus* fructifient abondamment et forment peu d'ECM. À l'inverse, des Thelephoraceae sont relativement abondantes sur les racines sans toutefois fructifier (DIÉDHIOU *et al.*, 2010 b). L'obstacle principal est l'identification de la composante fongique des ECM ; il peut être surmonté par des méthodes d'écologie moléculaire (ex. : amplification et séquençage de l'ADNr).

Un autre obstacle à l'étude des champignons est la mise en culture du mycélium et la production d'inoculum à partir des différentes formes biologiques que sont les sporophores, les spores, les ECM et les sclérotés. En effet, à peine 3 % des champignons sont cultivables en laboratoire, ce qui réduit considérablement le spectre des espèces utilisables en pépinière et en plantation. De plus, la plupart des champignons précoces sont cultivables (ex. : *Scleroderma*, *Thelephora*) alors que les tardifs (ex. : *Russula*, *Cantharellus*), pourtant plus nombreux en forêt, ne le sont pas.

La production d'inoculum est simple à l'échelle du laboratoire, mais complexe aux échelles de la pépinière et de la plantation à cause en particulier de la croissance lente des champignons, des difficultés à maintenir la stérilité du substrat de culture et à conditionner le mycélium.

La maîtrise des symbioses ectomycorhiziennes dépend d'une bonne connaissance des méthodes de récoltes, d'identification morphologique et moléculaire, d'isolement du mycélium, de production d'inoculum, et d'inoculation des champignons (sporophores et ECM) pour améliorer la production forestière. GARBAYE (1991) a défini l'ensemble de ces méthodes sous le vocable de « mycorhization contrôlée ». Elles seront décrites dans ce chapitre.

## RÉCOLTE, DESCRIPTION ET CONSERVATION DES SPOROPHORES

---

L'apparition des sporophores est intermittente du fait des variations climatiques (ex. : précipitations, température) dans le temps et l'espace. Ils ont une durée de vie de quelques jours. Dans les régions tropicales, les sporophores apparaissent à n'importe quel moment de l'année à la suite de précipitations alors que, dans les régions tempérées, ils sont surtout abondants en automne. Certains champignons peuvent fructifier une ou plusieurs fois dans l'année et pas du tout l'année suivante. D'autres ne fructifient pas, mais sont présents sur les racines de la plante hôte. Les sporophores ectomycorhiziens sont récoltés sous le houppier de la plante hôte, parfois sur le tronc et à une certaine distance (50 m ou plus) de ce dernier. Il est donc important d'inventorier la végétation au voisinage des sporophores pour trouver la ou les plantes hôtes. Le

cas des sporophores hypogés mérite une attention particulière. On les trouve dans les horizon de surface du sol (0-20 cm), ce qui fait qu'ils sont moins visibles que les épigés et souvent sous-estimés dans les inventaires.

Des précautions élémentaires sont nécessaires pour récolter des sporophores et fournir aux taxonomistes du matériel convenable. Quelques indications proposées par COURTECUISSÉ (1991) seront présentées, notamment les aspects techniques et pratiques relatifs à la récolte, la description et la conservation. Les indications sont limitées aux champignons agaricoïdes à lamelles (ordre des Agaricales) et à tubes (ordre des Boletales). Ils concernent la presque totalité des champignons ectomycorhiziens des régions tropicales et subtropicales. Mais d'autres groupes peuvent être récoltés en respectant ces recommandations.

## **Sur le terrain**

### *Récolte*

Il est primordial d'adopter une stratégie de récolte pour exploiter au mieux les spécimens. Les sporophores seront, de préférence, récoltés sur le terrain le matin et décrits en laboratoire l'après-midi. Il est important de récolter des sporophores entiers comportant des individus jeunes et matures à différents stades de développement. Lors de la récolte, une attention toute particulière sera donnée à la présence éventuelle de restes du voile général à la base du stipe (volve), à la présence d'une structure de type pseudo-racine ou d'autres éléments du même type sous la surface du sol, à la présence de plaques, de verrues, d'anneaux, de flocons ou filaments sur les différentes parties du sporophore, éléments qui sont parfois fugaces. Pendant la récolte, il est nécessaire de manipuler les spécimens aussi peu que possible. Quelques caractères importants sont très fugaces et pourraient disparaître du fait d'une manipulation inconsidérée et maladroite. Il faut éviter de récolter des primordiums seuls car ils ne possèdent pas de spores, mais, par contre, ils ont parfois des voiles qui sont difficilement visibles chez les adultes ou des champignons trop âgés qui se seront dégradés (ex. : pourritures, nécroses) avant leur étude en laboratoire.

### *Annotation*

Il est important de noter sur le terrain, au moment même de la récolte :

- les caractères fugaces (ex. : présence de pruine, de flocons, de filaments, d'écailles détersiles ou toutes autres ornementsations fugaces sur certaines parties du sporophore) ;
- les couleurs du chapeau, du stipe, des lames ou des tubes (ex. : nombre d'espèces ont certaines de leurs parties qui changent de couleur après la récolte) ;
- le substrat ;
- quelques caractères concernant l'écologie des arbres potentiellement hôtes ;
- les caractères organoleptiques très importants dans certains genres (ex. : odeur, saveur).

Toutes ces informations sont consignées sur un carnet de notes de terrain ou verbalement sur un dictaphone pour être transcrites ou transférées directement sur l'ordinateur.

### *Photographie*

Pour une espèce de champignon donné, une représentation photographique doit rassembler plusieurs individus, jeunes et âgés, si possible à différents stades de développement, entiers et sectionnés longitudinalement, en vue de dessus, en vue de côté ou vue de face. Il est très important de réaliser une représentation photographique de ces individus avec une échelle et une petite étiquette mentionnant un numéro d'ordre de récolte ou un numéro d'herbier. Les appareils photographiques numériques actuels permettent de réaliser de très bonnes photographies.

### *Transport des échantillons*

Pour le transport, les échantillons sont placés dans des boîtes (une espèce par boîte), ce qui leur évitera autant que faire se peut, les frottements et les contacts avec les autres espèces récoltées. Il est nécessaire que les spécimens soient peu manipulés.

## **En laboratoire**

### *Fiche de description*

La description de toute récolte doit indiquer impérativement quelques informations préliminaires parmi lesquelles (tabl. V) :

- 1) un numéro de récoltes sachant que n'importe quel système de numérotation peut être adopté, à condition que chaque récolte ait un numéro différent des autres ;
- 2) le nom du (des) récolteur(s) ;
- 3) le lieu (ville, village, lieu-dit, avec mention du département, de la province, de l'État) où s'est développé le champignon, avec si nécessaire les coordonnées géographiques (ex. : coordonnées GPS) de la station et quelques points de repère de voisinage (ex. : le nom d'une rivière, d'un sommet) ;
- 4) la date de récolte ;
- 5) un nom provisoire peut être ajouté, si le récolteur a une idée sur l'identité générique, voire spécifique de la récolte ;
- 6) l'écologie, en particulier le ou les arbres à proximité et la nature du substrat.

### *Représentation*

Un schéma en noir et blanc est nécessaire pour donner une silhouette de chaque récolte. Cela permet de préciser certains détails importants qui n'apparaissent pas sur les photos. Des dessins en couleur ou des peintures aquarelles sont conseillés, mais prennent plus de temps. Des photographies du sporophore (ex. : vue de dessus,

de dessous, de côté, en section longitudinale) sont également nécessaires pour compléter les dessins et les photographies réalisées *in situ*. Il est nécessaire de montrer un spécimen adulte au moins, ou mieux plusieurs sporophores à différents stades avec tous les détails.

### **Description**

#### **Chapeau**

La forme du chapeau est à décrire à différents stades de développement (jeune, adulte), en vue de dessus, en vue de côté ou vue de face. Le centre du chapeau présente parfois un caractère remarquable que l'on notera. La marge du chapeau, en vue de côté sur une coupe longitudinale et en vue de dessus, sera décrite ainsi que la surface (notamment sa couleur) qui peut changer après froissement ou suite à une dessiccation, son aspect et la présence d'éléments détersiles provenant du voile général. Le diamètre et la hauteur sont également des indications importantes qu'il faudra noter.

#### **Lames**

Pour les lames, on notera leur densité ainsi que la présence de lamelles et lamellules intermédiaires ; leur forme en vue de dessous et en vue de profil ; la couleur des faces ; l'insertion vue en coupe ; pour l'arête, on notera sa forme, son intégrité et sa couleur et éventuellement les changements de couleur au froissement ou à la dessiccation.

#### **Tubes**

En extrapolant les caractères d'un hyménium lamellé à un hyménium tubulé, on notera la densité des pores, leur forme ; la couleur de la face des tubes ; l'insertion vue en coupe ; on notera aussi les changements de couleur des tubes et des spores au froissement ou à la dessiccation.

#### **Stipe**

Pour le stipe ou pied du champignon, on notera sa consistance, son insertion, sa longueur, sa forme, son diamètre à la base, au milieu et au sommet (s'ils sont différents), sa couleur, son ornementation, la présence d'éléments détersiles provenant du voile général ou du voile partiel, la présence d'un anneau et son emplacement.

#### **Chair**

Pour la chair, on notera son épaisseur aux différentes parties du carpophore, ses couleurs, sa consistance, son odeur et son goût. L'odeur sera comparée avec celle que l'on aura notée sur le terrain. Des tests de réactions macrochimiques sur la chair peuvent s'avérer utiles (tabl. V).

### **Herbier**

Après la description des sporophores, il faut les préparer pour pouvoir les conserver en herbier. Les sporophores récoltés seront séchés à proximité d'une source de chaleur à une température d'environ 50 °C et dans un endroit bien ventilé. Chaque échantillon

sera accompagné d'une étiquette indiquant son numéro d'ordre de récolte ou d'un numéro d'herbier. Après dessiccation, les échantillons sont placés individuellement dans un sachet ou une enveloppe et stockés dans un endroit ventilé et sec.

## Recommandations

Il est préférable d'effectuer peu de récoltes et d'y associer de bonnes annotations et une bonne préparation, plutôt que de ramasser une grande quantité de champignons qui resteront inexploitable, faute de notes d'accompagnement suffisantes. Il est important de se rapprocher d'un mycologue pour déterminer les sporophores récoltés.

Pour exprimer les caractères des différentes parties d'un sporophore, on consultera les ouvrages de JOSSERAND (1952) et de BRUNDRETT *et al.* (1996 a).

**Tableau V**  
**Fiche de récolte des champignons ectomycorhiziens**

Fiche de récolte	
N° Exsiccatum	
Date de récolte	
Nom du récolteur	
Famille	
Genre	
Espèce	
Site	
Plantes associées	
Habitat	
Chapeau : taille, couleur, texture, humidité	
Lames : couleur, lamelles, lamellules, densité, forme, insertion	
Chair : couleur, goût, consistance, odeur, réactions chimiques (réactif de Melzer, FeSO <sub>4</sub> , KOH 15 %)	
Pied : taille, couleur, consistance, insertion, ornementation	
Notes et schémas	

(Source : BRUNDRETT *et al.*, 1996 a)

# ISOLEMENT DU MYCÉLIUM DES CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS

Les champignons ectomycorhiziens sont des symbiotes inféodés aux plantes hôtes, ce qui rend difficile leur mise en culture en laboratoire. Les isollements de mycélium sont réalisés à partir des différentes formes biologiques du champignon : sporophores, spores, ECM et sclérotés. Les cultures mycéliennes obtenues permettent d'étudier la génétique et la physiologie des champignons, seuls ou en symbiose, et de produire de l'inoculum pour la mycorhization contrôlée en pépinières.

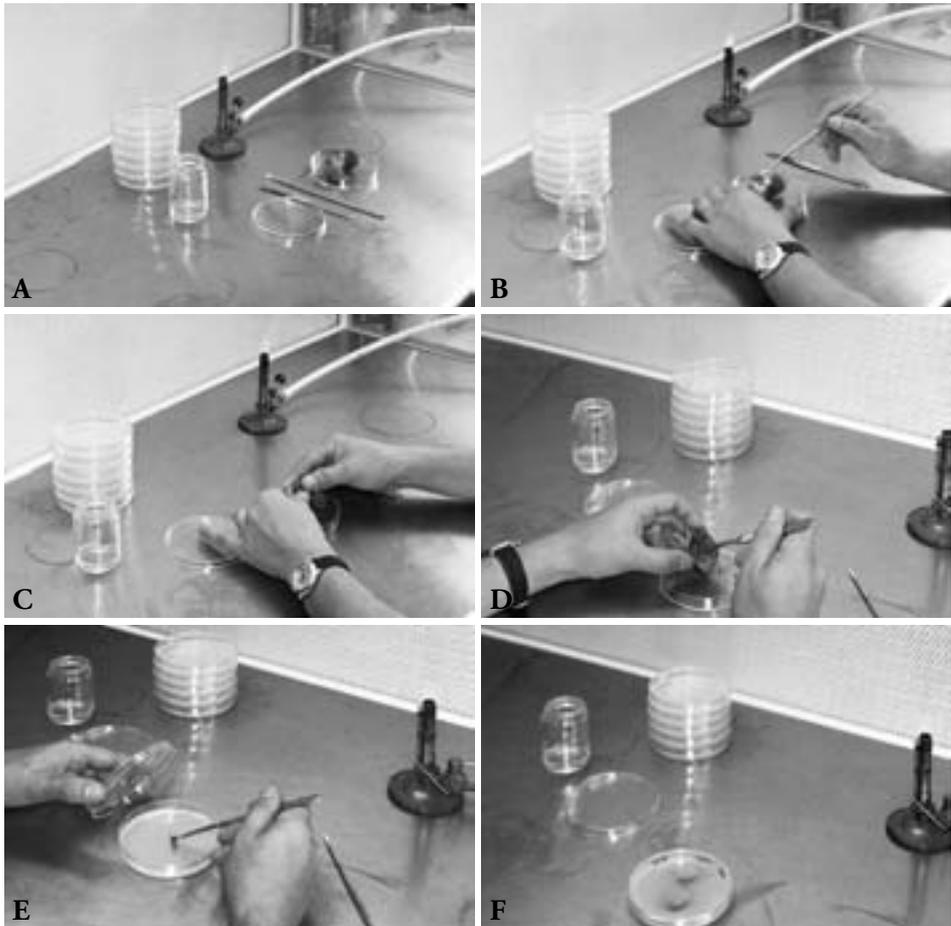
## Isolement du mycélium des sporophores

Les isollements sont réalisés sur des sporophores identifiés ou en voie de l'être. Il faut éviter de choisir des sporophores âgés, nécrosés ou gorgés d'eau comme c'est souvent le cas en saison des pluies dans les régions tropicales. Plusieurs individus par espèce sont récoltés de préférence immatures et fermes. Sur les lieux de récolte, les sporophores sont soigneusement débarrassés du sol adhérent à l'aide d'un pinceau. Le chapeau et

**Tableau VI**  
**Composition des milieux nutritifs pour 1 litre d'eau distillée**

Produits utilisés	Melin et Norkrans modifié par MARX (1969)	FRIES (1978)
$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$	0,25 g	-
$\text{C}_4\text{H}_{12}\text{N}_2\text{O}_6$	-	1 g
Extrait de malt	3 g	1 g
Glucose	10 g	4 g
$\text{CaCl}_2, 2\text{H}_2\text{O}$	0,05 g	0,026 g
$\text{KH}_2\text{PO}_4$	0,5 g	0,2 g
$\text{MgSO}_4, 7\text{H}_2\text{O}$	0,15 g	0,1 g
NaCl	0,025 g	0,020 g
Thiamine-HCl (1mg/ml)	1 ml	-
Citrate ferrique 1 % (m/v)	1,2 ml	-
$\text{FeSO}_4, 7\text{H}_2\text{O}$	-	1 mg
$\text{MnSO}_4, 4\text{H}_2\text{O}$	-	0,81 mg
$\text{ZnSO}_4, 7\text{H}_2\text{O}$	-	0,88 mg
Agar	20 g	20 g
pH	5,5	5,5

(ou) le pied du champignon est fractionné en deux à proximité d'une lampe à alcool dans une hotte portative dont le plan de travail est préalablement désinfecté à l'alcool 70°. À l'aide d'un scalpel flambé, deux morceaux de chair piléique, prélevés sur la partie du chapeau au-dessus des lamelles et/ou à la base du pied (ex. : champignons agaricoïdes), sont ensemencés sur un milieu nutritif solide contenu dans une boîte



© A. Bâ

**Figure 8**  
**Méthode d'isolement du mycélium de sporophores (ex. : *Pisolithus strobus*) en laboratoire ;**  
**(A) matériels à utiliser sous la hotte à flux laminaire horizontal ;**  
**des boîtes de Petri contenant du milieu nutritif solide MNM, flacon d'alcool à 90°,**  
**un pinceau, un scalpel avec lame, un bec bunsen et un sporophore à isoler ;**  
**(B) nettoyer le sporophore à l'aide du pinceau ;**  
**(C) fractionner en deux le sporophore ;**  
**(D) prélever deux morceaux de chair piléique du sporophore avec un scalpel flambé ;**  
**(E) transférer les morceaux de chair piléique sur le milieu nutritif gélosé ;**  
**(F) culture mycélienne après une semaine d'incubation à 30 °C et à l'obscurité.**

de Petri. Les milieux de culture sont préparés et stérilisés à l'autoclave (120 °C à 1,3 bar pendant 20 min). Il existe plusieurs milieux de culture gélosés pour champignons dont le milieu de Melin et de Norkrans modifié par Marx (MNM), le plus couramment utilisé (tabl. VI ; MARX, 1969). Les boîtes de Petri sont scellées avec un ruban adhésif et conservées à température ambiante à l'abri de la lumière. Les morceaux de chair contaminés par des bactéries sont repiqués au moins une fois par jour tandis que les morceaux de chair contaminés par des champignons sporulants sont éliminés. En laboratoire, les souches sont purifiées par repiquages successifs jusqu'à élimination des contaminants bactériens en ajoutant éventuellement des antibiotiques au milieu de culture. Des antibiotiques seuls ou en association sont ajoutés au milieu de culture (ex. : gentamycine à 10 mg/l, streptomycine 80 mg/l d'eau distillée). Les solutions d'antibiotiques sont stérilisées en utilisant un filtre Millipore (0,2 µm) et ajoutées au milieu nutritif gélosé refroidi juste avant de le couler dans des boîtes de Petri (diamètre 90 mm) sous une hotte à flux laminaire horizontal (fig. 8). Les souches sont ensuite conservées par un repiquage régulier au moins une fois par mois. Les souches en culture sont désignées par le nom et le numéro d'herbier du sporophore d'isolement.

### Isolement du mycélium des spores

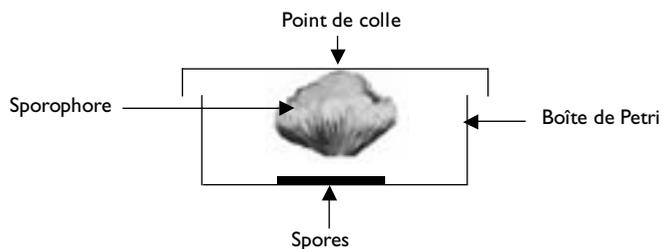
Il existe plusieurs procédés de récolte des spores selon que le champignon ait ou non un chapeau et un pied bien différenciés. Les sporophores sont récoltés et nettoyés comme précédemment. Le chapeau est désinfecté en surface avec du coton cardé imbibé d'alcool à 90° (fig. 9).

Dans le cas des Basidiomycètes à chapeau bien différencié (ex. : *Tubosaeta*, *Lactarius*), le chapeau du champignon est séparé du pied puis collé sur sa face supérieure par une goutte d'eau gélosée ou à l'aide de vaseline, sous le couvercle d'une boîte de Petri stérile et sa face inférieure est orientée vers le bas (FRIES, 1983). La sporée est ensuite récupérée au fond de la boîte de Petri.

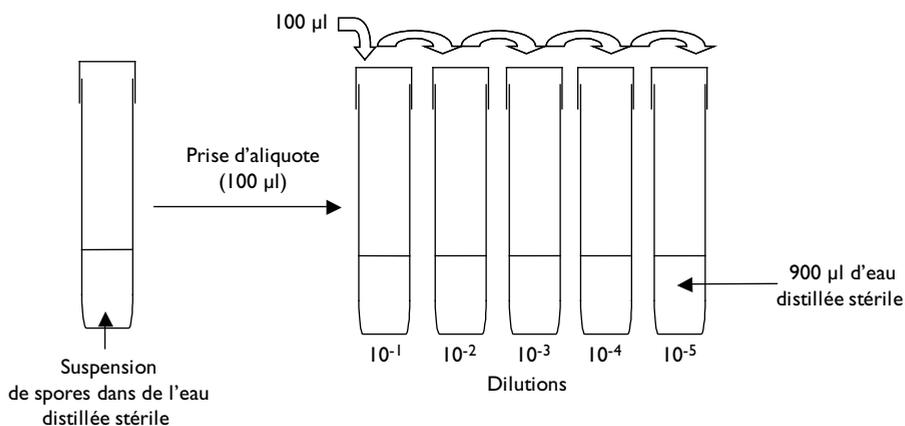
Dans le cas des Basidiomycètes à chapeau peu différencié (ex. : *Pisolithus*, *Scleroderma*), le sporophore est ouvert aseptiquement sous la hotte et la sporée de la gléba à maturité est récoltée avec un scalpel flambé. Les spores sont déposées dans un tube stérile ouvert sous la hotte durant 1 à 2 jours pour éliminer l'excès d'humidité des amas de spores (KOPE et FORTIN, 1990).

Les spores ainsi récoltées sont mises en suspension dans de l'eau distillée stérile (ex. : gamme de dilution de  $10^1$  à  $10^5$  spores par ml) et étalée (ex. : 50 à 100 µl) sur la surface du milieu de culture de FRIES (1978) (tabl. VI). Les boîtes de Petri sont laissées ouvertes pendant quelques minutes sous la hotte pour éliminer l'excès d'humidité. Le milieu de culture contient du charbon actif stérilisé pour neutraliser d'éventuels inhibiteurs des milieux de culture. Le charbon actif est apporté soit en

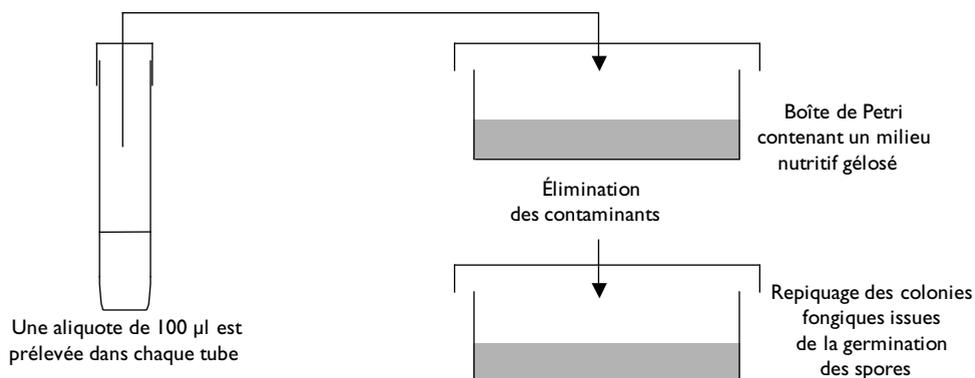
## 1/ Récolte des spores



## 2/ Mise en suspension des spores et dilution



## 3/ Étalement et isolement des colonies fongiques



**Figure 9**  
Protocole d'isolement du mycélium issu de spores.

saupoudrant la surface ou une partie de la surface du milieu, soit en saupoudrant une feuille de cellophane stérile placée à la surface de l'agar, et enlevée après 15 jours avant ensemencement des spores. Des racines de la plante hôte du champignon et des implants mycéliens de ce dernier en croissance, déposés sur le milieu de culture, peuvent agir comme activateurs de la germination des spores.

Les boîtes de Petri sont scellées avec un ruban adhésif et mises à incuber à 30 °C à l'obscurité. Les contaminants bactériens et fongiques sont éliminés quotidiennement. Par exemple, les spores de *P. tinctorius* germent après 15 jours d'incubation. Chaque spore, ayant émis un tube germinatif, est ensuite cultivée séparément en boîte de Petri sur un milieu MNM. Les souches en culture sont désignées par le nom et le numéro d'herbier du sporophore d'isolement.

Pour un champignon comme *L. laccata*, le taux de germination des spores est en général élevé (au moins 75 %) alors que celui de *P. tinctorius* est un peu plus faible (au plus 25 %). Il est d'ailleurs plus facile d'isoler des laccaires à partir de leurs spores que des sporophores car ces derniers renferment de nombreuses bactéries, parfois des BAM, qu'il est difficile d'éliminer par repiquages successifs. Par contre, les spores de *Thelephora terrestris* ne germent pas *in vitro* (MARX et ROSS, 1970).

### **Caractérisation morphologique des ectomycorhizes et isolement du mycélium**

Le développement de la symbiose ectomycorhizienne entraîne de profondes modifications morphologiques, anatomiques et physiologiques des racines. L'utilisation de critères morfo-anatomiques et biochimiques (ex. : composition protéique ou en pigments) est rarement suffisante pour identifier les champignons ectomycorhiziens à partir d'ECM. Il est souvent difficile d'établir *in situ* un lien formel entre le mycélium de la base du pied des sporophores et les ECM sous-jacentes. D'ailleurs, les sporophores ne sont présents que peu de temps et ne reflètent pas toujours la souche fongique dominante dans la communauté de champignons ectomycorhiziens. De plus, certains champignons fructifient peu ou pas. Tout cela rend l'identification des ECM extrêmement aléatoire d'autant plus que les critères morphologiques ne sont pas stables dans le temps. Toutefois, différents auteurs ont proposé des clés d'identification des ECM basées pour l'essentiel sur des caractères macroscopiques (ex. : couleur, texture) et microscopiques (ex. : épaisseur, structure, profondeur) du manteau fongique et du réseau de Hartig (DOMINIK, 1969 ; ZAK, 1969 ; VOIRY, 1981 ; AGERER, 1995). On définit ainsi des morphotypes ectomycorhiziens pour lesquels des clés d'identification sont proposées et permettent tout au plus de distinguer quelques genres ectomycorhiziens (ex. : *Cenococcum*, *Thelephora*, *Russula*) mais s'avèrent en général insuffisantes au niveau de l'espèce. Cependant, AGERER (2006) montre que la structure des morphotypes peut permettre d'identifier certaines russules au niveau de l'espèce. Le morphotypage combiné avec des techniques

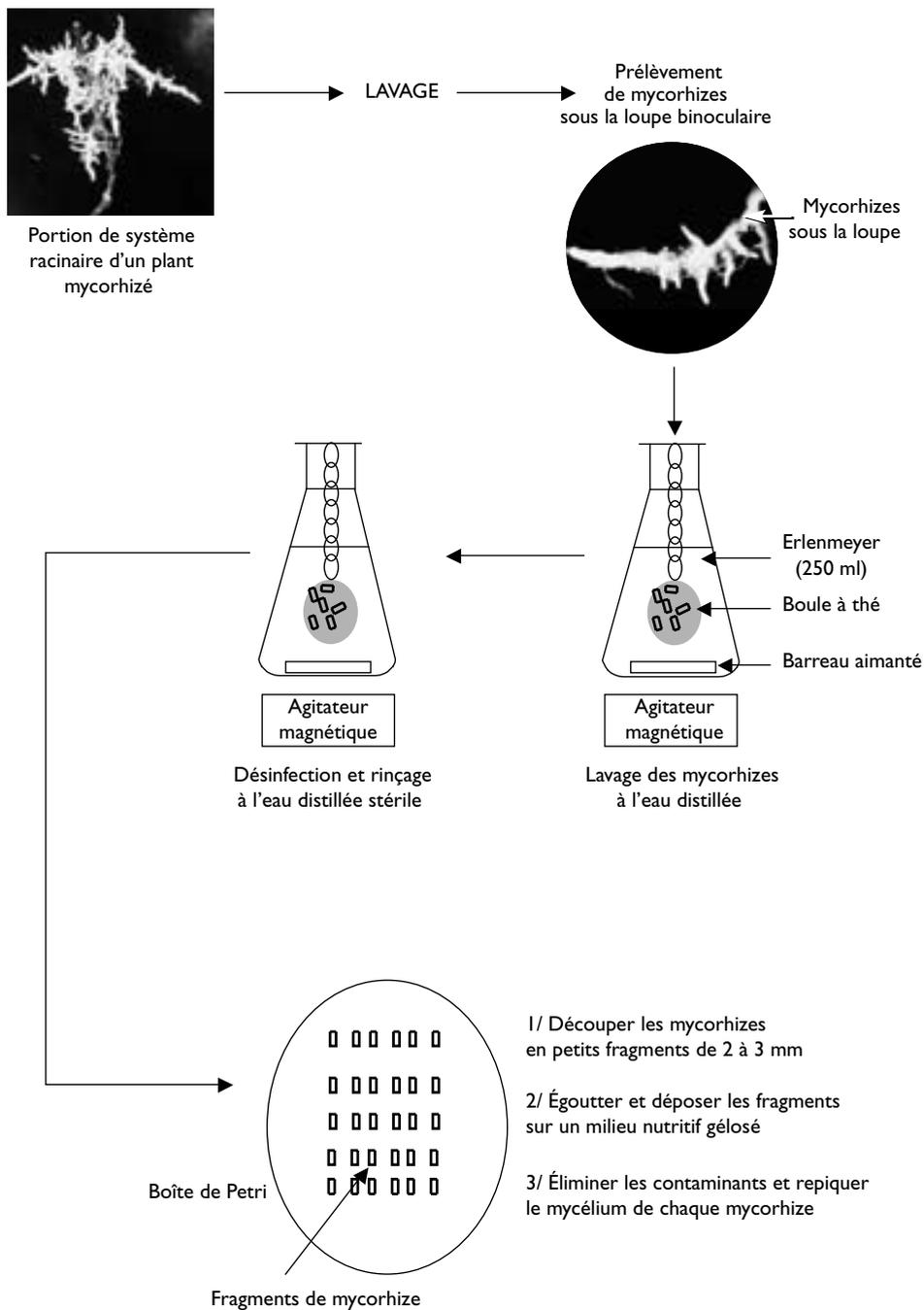
moléculaires permet de caractériser la composante fongique des ECM (DIÉDHIU *et al.*, 2004 ; SANON *et al.*, 2009 ; DIÉDHIU *et al.*, 2010 b).

Dans les forêts tropicales, l'enchevêtrement des racines de différentes espèces végétales est tel qu'il est difficile de déterminer avec certitude l'espèce végétale à laquelle sont rattachées les ECM. Pour s'assurer de l'espèce végétale, les ECM sont prélevées sur des racines suivies depuis le tronc de l'arbre ou de la tige des jeunes plants (fig. 10, p. I du cahier couleurs). On peut également obtenir des ECM d'une espèce d'arbre en cultivant en serre des jeunes plants de cette espèce sur des sols forestiers renfermant des propagules ectomycorhiziens (voir chapitre 4). Dans ces conditions, on obtient des ECM relativement fraîches de différents stades de développement de la plante hôte pour caractériser les morphotypes et isoler le mycélium.

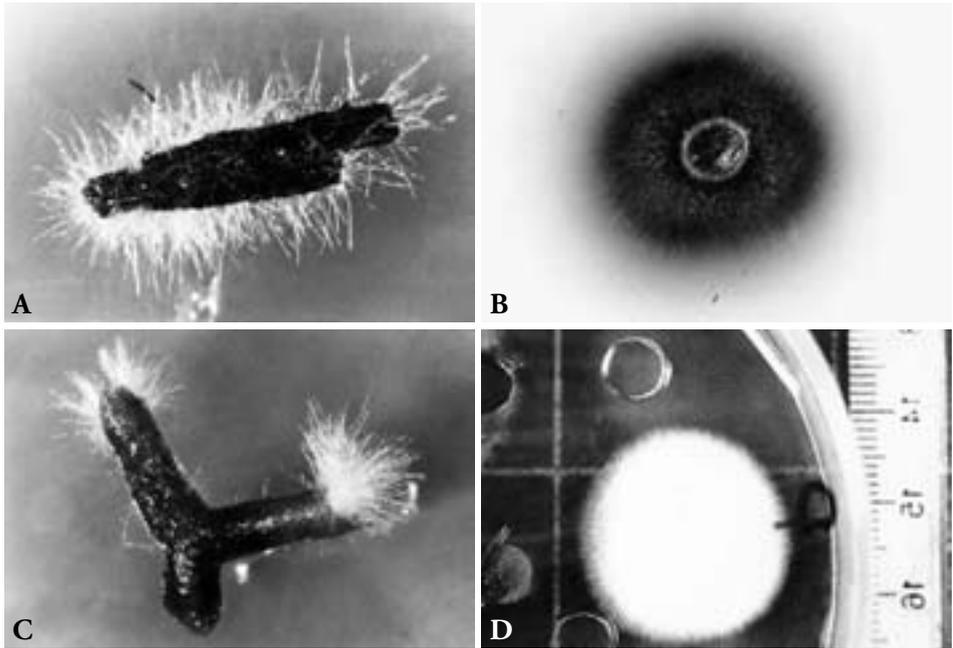
Le système racinaire est soigneusement débarrassé de sa motte de terre par un rinçage à l'eau courante (fig. 11). Sous la loupe binoculaire (Gr. x 20), les différents types d'ECM ou morphotypes ectomycorhiziens sont séparés sur la base de caractères macroscopiques et microscopiques (voir les chapitres 3 et 4). Elles sont lavées dans une boule à thé par agitation dans de l'eau courante afin de détacher les particules de sol. Des fragments d'ECM (5 à 10 mm de long) sont désinfectés en surface par trempage de la boule à thé dans une solution d'osmium (0,01 à 0,05 % pendant 30 à 60 s) ou d'hypochlorite de calcium (0,3 % pendant 3 min) en agitation dans une fiole de 250 ml (BÂ et THOEN, 1990). Les agents désinfectants sont additionnés de Tween 80 à 2,5 %, un agent mouillant qui permet une meilleure adhésion du désinfectant sur les ECM.

Les fragments de racines désinfectés en surface sont abondamment rincés à l'eau distillée stérile et découpés en fragments de 2 à 3 mm de long environ, égouttés sur du papier-filtre stérile et déposés sur du milieu nutritif gélosé MMN additionné d'antibiotiques. Les boîtes de Petri sont scellées avec un ruban adhésif et incubées à 30 °C à l'obscurité. Les fragments contaminés sont éliminés tous les jours. Les hyphes du champignon ectomycorhizien émergent des fragments d'ECM après 7 à 21 jours d'incubation (fig. 12). Les souches en culture sont désignées par un numéro (tabl. VII).

L'osmium est plus efficace que l'hypochlorite de calcium et d'autres agents désinfectants (ex. : eau oxygénée, chlorure mercurique) pour isoler des sclérodermes et les champignons théléphoroïdes. Le taux de réussite des isollements de mycélium varie entre 2 % et 14 % pour des ECM traitées avec de l'osmium à 0,05 % pendant 60 s (BÂ, 1990). L'osmium préserve les hyphes du réseau de Hartig qui émergent du fragment et poussent sur le milieu nutritif (BÂ et THOEN, 1990). L'efficacité de l'osmium a été éprouvée pour l'isolement de l'actinomycète *Frankia* particulièrement rebelle en culture (LALONDE *et al.*, 1981 ; DIEM et DOMMERGUES, 1983). L'osmium est cependant un produit cancérigène qu'il convient de manipuler prudemment avec des gants et sous une hotte aspirante.



**Figure 11**  
**Protocole d'isolement du mycélium issu d'ectomycorhizes.**

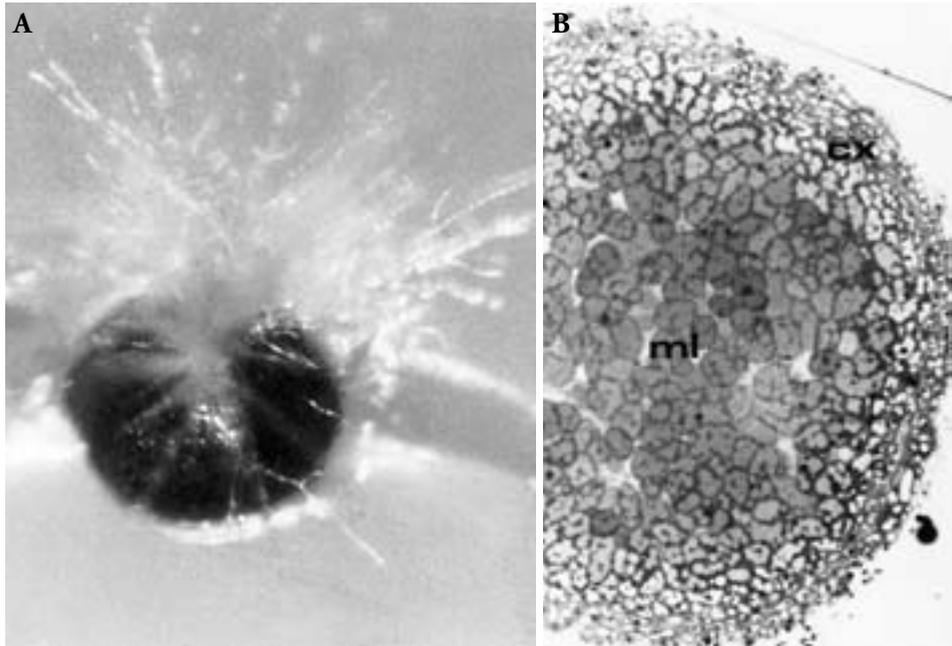


**Figure 12**  
 (A) Des hyphes émergent du morphotype XM002 désinfecté avec de l'osmium ;  
 (B) culture mycélienne issue du morphotype XM002 et identifiée au champignon théléphoroïde XM002 ;  
 (C) des hyphes émergent du morphotype XM003 désinfecté avec de l'osmium ;  
 (D) culture mycélienne issue du morphotype XM003 et identifiée à *Sclerotium dictyosporum*.

### *Isolement du mycélium des sclérotés*

Les sclérotés, amas d'hyphes plus ou moins différenciées d'environ 0,5 à 1 mm de diamètre, sont considérés comme des organes de résistance des champignons dans des conditions de stress abiotiques (TRAPPE, 1969 ; BÄ et THOEN, 1990). Ils sont rattachés aux ECM par des cordons mycéliens. On peut aussi trouver des sclérotés dans le sol, détachés des ECM. La méthode d'isolement du mycélium des sclérotés est celle décrite par TRAPPE (1969).

Les sclérotés sont séparés des ECM avec des pinces sous la loupe binoculaire (Gr. X 20) et mis en suspension dans un Erlenmeyer contenant de l'eau déminéralisée. Ils sont lavés avec de l'eau déminéralisée par agitation mécanique pendant 30 min à l'aide d'un barreau aimanté. Les sclérotés qui flottent ne sont pas viables et ceux qui se trouvent au fond du contenant sont retenus pour l'isolement (BÄ, 1990). Les sclérotés sont désinfectés superficiellement avec de l'osmium à 0,5 % environ 4 min sous une hotte à flux laminaire horizontal. Ils sont rincés abondamment avec de l'eau distillée



© A. Bâ

**Figure 13**  
 (A) Émergence d'hyphes d'un sclérote sur milieu nutritif MNM ;  
 (B) vue partielle d'un sclérote en coupe transversale (cx = cortex ; ml = médula).

stérile et sectionnés en deux à l'aide d'un scalpel flambé dans le dernier bain de rinçage. Les fragments de sclérotés sont égouttés sur du papier-filtre stérile avant d'être déposés sur le milieu MNM. Les boîtes de Petri sont scellées avec un ruban adhésif et mises à incuber à 30 °C à l'obscurité. Les fragments de sclérotés contaminés sont éliminés tous les jours. Des hyphes émergent des fragments de sclérotés après 4 à 7 jours d'incubation (fig. 13). Le taux de réussite des isolements de mycélium à partir des sclérotés de *S. verrucosum* varie entre 50 et 60 % (BÂ, 1990). On obtient des résultats comparables en utilisant d'autres agents désinfectants comme l'hypochlorite de calcium, l'eau oxygénée et le chlorure mercurique (BÂ, 1990).

### Collection de champignons ectomycorhiziens en culture

Nous disposons d'une collection de référence de souches de champignons ectomycorhiziens isolés de sporophores et d'ECM provenant d'Afrique de l'Ouest (tabl. VII). Les souches sont conservées en culture sur milieu MNM au LCM (Laboratoire commun de microbiologie IRD/Isra/Ucad, Dakar, Sénégal) et au LSTM (Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes, Montpellier, France).

**Tableau VII**  
**Souches fongiques en collection**

<b>Espèce fongique</b>	<b>Matériel d'isolement</b>	<b>Plante hôte</b>	<b>Provenance</b>	<b>N° herbier</b>
<i>Pisolithus strobus</i>	Sporophore	<i>A. mangium</i>	Sénégal	IR100
<i>Boletus</i> sp. 1	Sporophore	<i>A. bella</i>	Guinée	C223
<i>Boletus</i> sp. 2	Sporophore	<i>Uapaca</i> sp.	Guinée	C332
<i>Scleroderma dictyosporum</i>	Sporophore	<i>A. africana</i>	Burkina Faso	Sd109
<i>Scleroderma dictyosporum</i>	Sporophore	<i>A. africana</i>	Burkina Faso	IR409
<i>Scleroderma dictyosporum</i>	Sporophore	<i>A. africana</i>	Sénégal	ORS7731
<i>Scleroderma bermudense</i>	Sporophore	<i>C. uvifera</i>	Sénégal	C19
<i>Scleroderma verrucosum</i>	Sporophore	<i>U. guineensis</i>	Burkina Faso	IR500
<i>Scleroderma</i> sp. 2	Sporophore	<i>A. africana</i>	Guinée	Ssp2
<i>Scleroderma</i> sp. 5	Sporophore	<i>A. africana</i>	Guinée	Ssp5
<i>Scleroderma</i> sp.	Sporophore	<i>M. kerstinguii</i>	Burkina Faso	IR406
<i>Scleroderma</i> sp.	Sporophore	<i>U. guineensis</i>	Burkina Faso	IR408
Champignon théléphoroïde	Ectomycorhize	<i>A. africana</i>	Sénégal	XM002
Champignon théléphoroïde	Ectomycorhize	<i>A. africana</i>	Guinée	XM006
Champignon théléphoroïde	Ectomycorhize	<i>A. africana</i>	Guinée	XM0010
Champignon théléphoroïde	Ectomycorhize	<i>A. africana</i>	Guinée	XM0015
<i>Scleroderma dictyosporum</i>	Ectomycorhize	<i>A. africana</i>	Sénégal	XM003
<i>Scleroderma verrucosum</i>	Ectomycorhize	<i>A. africana</i>	Sénégal	XM001
Sclerodermataceae	Ectomycorhize	<i>A. africana</i>	Sénégal	XM004

# CARACTÉRISATION MOLÉCULAIRE DES SPOROPHORES ET DES ECTOMYCORHIZES

Les difficultés en identification des ECM ont stimulé les recherches dans les domaines du diagnostic et de l'épidémiologie. Les méthodes moléculaires, permettant l'identification de la composante fongique de l'ECM, sont basées sur l'existence d'une variabilité génétique de l'ADNr au sein des espèces de champignons ectomycorhiziens.

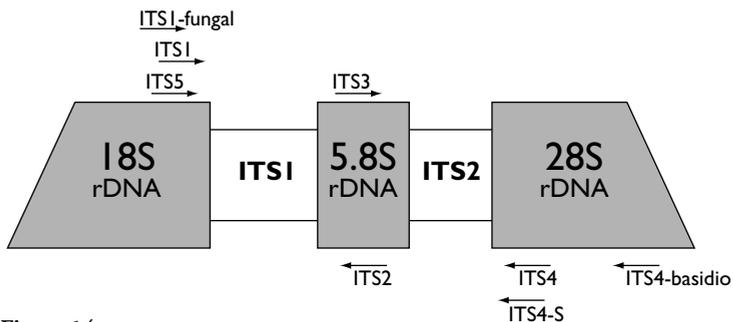
Différentes techniques de biologie moléculaire basées sur l'analyse de l'ADNr ont été développées ces dernières années pour étudier la diversité génétique des communautés de champignons ectomycorhiziens, identifier la composante fongique des ECM et suivre la persistance des souches fongiques introduites en pépinières et en plantations (GARDES *et al.*, 1991 ; MARTIN *et al.*, 1991 ; SELOSSE *et al.*, 1999 ; DIÉDHIU *et al.*, 2004 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007 ; DIÉDHIU *et al.*, 2010 b). La technique PCR (pour *Polymerase Chain Reaction* ou Réaction en chaîne par polymérase) est utilisée pour amplifier différentes parties du génome en ayant pour cibles l'ADN total, l'ADNr nucléaire ou l'ADNr mitochondrial. L'ADN total est analysé par des techniques comme la RFLP (pour *Random Fragment Length Polymorphism* ou Polymorphisme de longueur des fragments de restriction), l'AFLP (pour *Amplified Fragment-Length Polymorphism* ou Polymorphisme amplifié de longueur des fragments), la RAPD (pour *Random Amplified Polymorphic DNA* ou Amplification aléatoire d'ADN polymorphe) et les microsatellites pour accéder au polymorphisme de larges portions d'ADN (JACOBSON *et al.*, 1993 ; REDECKER *et al.*, 2001 ; ZHOU *et al.*, 2001).

L'ADNr mitochondrial possède des entités qui sont en plusieurs copies indépendantes du génome nucléaire. Elles sont utilisées pour des études sur la structuration des communautés de champignons. Le gène de la grande sous-unité de l'ADNr mitochondrial (ou « mtLSU rDNA ») en particulier le fragment d'environ 450 pb (paires de bases) amplifié par les amorces ML5/ML6, est souvent utilisé en phylogénie des champignons ectomycorhiziens (BRUNS *et al.*, 1998 ; STENDELL *et al.*, 1999 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007). Bien que cette région soit peu évolutive au niveau de l'espèce, elle permet néanmoins de différencier sans ambiguïté les familles, voire les genres (ex. : *Russula*, *Amanita*, *Cantharellus*, *Thelephora*, *Tricholoma*). De plus, il existe des centaines de séquences de cette région, référencées dans des bases de données internationales (ex. : Genbank).

L'ADNr nucléaire existe en plusieurs copies (50 à 100 copies par cellule) et se trouve donc déjà « préamplifié » dans les extraits d'ADN. Il comprend des régions codantes pour les ARNr (18S, 5.8S, 28S et 5S) relativement bien conservées au niveau spécifique et des espaceurs intergéniques soit transcrits (ITS pour *Intergenic Transcribed Spacer*),

soit non transcrits (IGS pour *Intergenic Spacer*), moins conservés évolutivement. L'espaceur transcrit ITS (ITS1 et ITS2) conjointement amplifié avec le gène 5.8S, est un bon marqueur spécifique, mais très rarement au sein de l'espèce. L'espaceur ITS, d'environ 600 à 900 pb, peut être amplifié par des amorces universelles (ITS1/ITS4), spécifiques aux champignons (ex. : ITS1-F/ITS4 ; F pour *Fungal*) ou spécifiques au Basidiomycète (ex. : ITS1-F/ITS4-B ; F pour *Fungal* et B pour Basidiomycète) (fig. 14) (WHITE *et al.*, 1990 ; GARDES *et al.*, 1991 ; GARDES et BRUNS, 1993). L'amplification de l'ITS est souvent couplée à l'étude du polymorphisme de longueur des fragments de restriction (RFLP) et son utilisation en identification repose sur le séquençage nucléotidique. Il existe une importante base de données (Genbank, EMBL, DDBJ, UNITE) sur les séquences des ITS des champignons. La plupart des études d'écologie et de taxonomie moléculaires sur les champignons ectomycorhiziens sont basées sur l'analyse des régions ITS ou ML5/ML6 (BRUNS *et al.*, 1998 ; KÖLJALG *et al.*, 2002 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007 ; TEDERSOO *et al.*, 2007). La région codante 28S est également utilisée, en association avec l'ITS pour des études de communautés de champignons ectomycorhiziens (TEDERSOO *et al.*, 2006). L'utilisation de régions standardisées d'ADN pour identifier des taxons de champignons, de plantes ou d'animaux, est désormais définie sous la terminologie anglo-saxonne de « *DNA barcoding* » (VALENTINI *et al.*, 2008). La région ITS est maintenant largement utilisée comme « code-barre » génétique pour caractériser la diversité des champignons (SEIFERT, 2008).

Le protocole de récolte, de conservation et d'analyse moléculaire des ECM comprend plusieurs étapes : (1) récolte et conservation, (2) extraction de l'ADN fongique, (3) amplification enzymatique, (4) analyse par RFLP, (5) séquençage nucléotidique et analyse des séquences. Le protocole de conservation et d'analyse de l'ADN est identique pour les ECM, les sporophores, les sclérotés et le mycélium en culture. Les méthodes et les outils moléculaires présentés ci-après ne sont que des exemples parmi d'autres.



**Figure 14**  
**La région ITS (ITS1, 5.8S et ITS2) de l'ADNr nucléaire et les sites d'appariement des amorces.**  
 (Source : <http://mollie.berkeley.edu/~bruns/picts/results/its-map.GIF>)

## Récolte et conservation

Un morceau de chair de sporophore (environ 50 mg) et une dizaine d'ECM par morphotype sont conservés séparément dans un tube de 10 ml contenant du Silicagel ou dans un tube Eppendorf de 1,5 ml contenant 200 µl de tampon CTAB (bromure d'hexadécyltriméthylammonium). La durée de conservation des ECM dans le Silicagel à température ambiante est de quelques mois, alors qu'elle est de plusieurs années dans le tampon CTAB conservé au congélateur à - 20 °C. Le tampon CTAB est préparé comme suit.

### *Préparation des diverses solutions*

Tris HCl 1 M

- mélanger 121,14 g de Tris Base dans 800 ml d'eau ultrapure ;
- ajuster le pH entre 7,5 et 8,0 avec HCl 37 % (environ 50 ml) ;
- ajuster le volume à 1 l avec de l'eau ultrapure et stériliser à l'autoclave.

Na<sub>2</sub>EDTA 0,5 M pH 8

- mélanger 46,53 g de Na<sub>2</sub>EDTA dans 200 ml d'eau ultrapure ;
- ajouter des pastilles de NaOH (environ 15) jusqu'à ce que la solution devienne transparente ;
- ajuster le pH à 8,0 avec NaOH 10 N ;
- ajuster le volume à 250 ml avec de l'eau ultrapure et stériliser à l'autoclave.

NaCl 5 M

- dissoudre 292 g de NaCl dans 500 ml d'eau ultrapure ;
- q.s.p. 1 l de l'eau ultrapure ;
- homogénéiser, stériliser à l'autoclave et conserver à 4 °C.

### *Préparation du CTAB 2x*

Tris HCl 100 mM (pH 7,5 à 8) ; NaCl 1,4 M ; Na<sub>2</sub>EDTA 20 mM ; CTAB 2 %.

Pour préparer 100 ml :

- dissoudre 2 g de CTAB dans 50 ml d'eau ultrapure en mélangeant et en chauffant légèrement (45 à 50 °C) si besoin pour faciliter la dissolution ;
- ajouter ensuite en mélangeant 10 ml de Tris HCl 1 M (pH 7,5 à 8,0), 28,6 ml de NaCl 5 M et 4 ml Na<sub>2</sub>EDTA 0,5 M pH 8,0 ;
- ajuster le volume à 100 ml avec de l'eau ultrapure (7,4 ml environ).

## Extraction et purification de l'ADN total

L'ADN total est extrait d'une ECM ou d'un morceau de chair de sporophore (environ 10 mg) soit à l'aide d'un kit d'extraction et de purification, soit en utilisant le tampon CTAB avec des phases de purification au phénol/chloroforme/isoamyl

alcool. Nous présentons ici comme exemple le protocole d'extraction à l'aide du kit « Dneasy » de Qiagen selon les conditions décrites par le fournisseur. Il comprend plusieurs étapes.

- Prérégler une étuve à 65 °C et y incuber les 2 flacons de solution d'élution AE ;
- décongeler le tube, éliminer un maximum de tampon CTAB de conservation, rincer l'ECM ou le morceau de chair de sporophore avec 200 µl d'eau ultrapure stérile, éliminer l'eau et se servir de l'ECM pour extraire l'ADN ;
- broyer les échantillons dans 200 µl de tampon de lyse AP1 et 4 µl de Rnase (100 mg/ml) avec une pincée de sable de Fontainebleau stérile à l'aide d'un piston en plastique stérile dans un tube Eppendorf 2 ml stérile ;
- ajouter 200 µl de tampon de lyse AP1, broyer et vortexer vigoureusement (pour éliminer éventuellement la masse de tissus et avoir une suspension liquide) ;
- incuber 10 min à 65 °C ; faire 2 à 3 inversions des tubes ; c'est l'étape de la lyse des cellules ;
- ajouter 130 µl de tampon de déprotéinisation AP2, vortexer et incuber 5 min dans la glace ; c'est l'étape de la précipitation des solvants, des protéines et des polysaccharides ;
- centrifuger 5 min à 14 000 rpm ;
- transférer le surnageant dans une colonne de filtration QIAshredder et centrifuger 2 min à 14 000 rpm ;
- transférer soigneusement le filtrat dans un nouveau tube Eppendorf stérile de 1,5 ml sans le culot ; noter le volume de filtrat ;
- ajouter 1,5 volume de tampon de précipitation AP3/E de l'ADN et mélanger en pipettant ;
- déposer 650 µl de mélange dans une colonne Dneasy ;
- centrifuger 1 min à 8 000 rpm ; jeter le filtrat et répéter avec ce qui reste de mélange ;
- placer la colonne Dneasy dans un nouveau tube ;
- ajouter 500 µl de tampon de lavage AW, centrifuger 1 min à 8 000 rpm et jeter le filtrat ;
- ajouter à nouveau 500 µl de tampon AW, centrifuger 2 min à 14 000 rpm et jeter le filtrat ;
- centrifuger 30 s à 14 000 rpm la colonne à vide pour bien sécher la membrane, jeter le filtrat et le tube ; la colonne doit être sèche avant de procéder à l'élution de l'ADN ;
- transférer la colonne Dneasy dans un nouveau tube Eppendorf stérile de 1,5 ml ;
- ajouter 50 µl de tampon d'élution AE préchauffé à 65 °C dans la colonne ; déposer le tampon au milieu de la colonne ;

- laisser incuber le tampon AE au moins pendant 5 min à température ambiante ;
- centrifuger 1 min à 8 000 rpm ;
- récupérer le filtrat dans le tube Eppendorf de 1,5 ml et conserver l'ADN à - 20 °C.

NB : les quatre dernières étapes sont répétées une fois dans un nouveau tube Eppendorf pour l'extraction d'ADN à partir d'un morceau de chair de sporophore ; les deux filtrats ainsi obtenus sont mélangés et conservés à - 20 °C.

### **Quantification et vérification de la pureté de l'ADN extrait**

L'absorption de lumière UV de l'échantillon dilué d'ADN est mesurée par spectrophotométrie dans des cuvettes en quartz d'un volume de 1 ml. On mesure la densité optique à 260 et 280 nm. Si le rapport  $DO_{260}/DO_{280}$  est compris entre 1,8 et 2, on peut considérer que l'extrait d'ADN contient moins de 70 % de protéines et peut donc être utilisé pour la PCR. Pour quantifier la concentration d'ADN dans l'extrait, on utilise la relation une unité  $DO_{260}$  qui équivaut à 50 mg/l d'ADN double brin en tenant compte le cas échéant du facteur de dilution de l'échantillon. Il faut toutefois noter que la mesure de DO ne permet pas de connaître l'état de l'ADN, c'est-à-dire si ce dernier est dégradé ou pas, d'où l'utilité de faire aussi migrer une petite quantité (3 à 7  $\mu$ l) de l'extrait sur un gel d'agarose (1 à 3 %) parallèlement avec un marqueur de poids moléculaire (ex. : Smartlader)

### **Amplification enzymatique de l'ADN par PCR**

#### *Principe*

L'amplification enzymatique *in vitro* de l'ADN par PCR consiste à multiplier le nombre de copies d'une région d'ADN génomique de manière exponentielle à partir d'un échantillon contenant la molécule d'ADN (SAIKI *et al.*, 1988). La méthode repose sur l'appariement de deux amorces oligo-nucléotidiques complémentaires chacune d'une zone d'amorçage située de part et d'autre de la région à amplifier, et l'extension des deux amorces à l'aide d'une polymérase (*Taq* polymérase). La synthèse de nouvelles molécules d'ADN à partir de l'ADN matrice nécessite la présence :

- de dNTP (désoxyribo-nucléotides triphosphates) ; ce sont les précurseurs trinuécléotidiques (dATP, dCTP, dGTP, dTTP) représentant les unités de base (nucléotides) qui constituent les brins d'ADN ;
- d'un couple d'amorces ; les amorces sont de courtes séquences d'environ 20 nucléotides complémentaires chacune d'une zone de chaque brin de l'ADN matrice ; elles délimitent ainsi la région à amplifier et sont nécessaires à la fixation de l'ADN polymérase ;

- d'une enzyme polymérase ; la *Taq* polymérase est une enzyme thermorésistante isolée d'une bactérie, *Thermus aquaticus* thermophile vivant dans des sources chaudes ; elle synthétise le brin complémentaire d'une matrice ADN simple brin par élongation de l'amorce oligo-nucléotidique dans le sens 5'→3' ; la synthèse s'effectue par addition de dNTP à l'extrémité 3' de l'amorce et nécessite la présence de cations Mg<sup>++</sup> indispensables au bon fonctionnement de la *Taq* et à l'incorporation des précurseurs dNTP ;
- de tampon ; c'est une solution aqueuse à pH 8,4 qui stabilise le pH du milieu réactionnel et permet une bonne activité de la polymérase.

### **Milieu réactionnel**

Le milieu réactionnel est préparé sous une hotte PCR dont le plan de travail est préalablement nettoyé avec de l'alcool à 70°, et dans laquelle l'ADN n'est pas manipulé pour éviter les contaminations. Du matériel stérile (ex. : gants, embouts, tubes Eppendorf et tubes PCR) et un jeu de micropipettes (10, 20, 100, 200 et 1 000 µl) sont utilisés sous la hotte pour la préparation des milieux réactionnels. À l'extérieur de la hotte, l'ADN est ajouté au milieu réactionnel pour obtenir un volume de 25 µl par tube PCR (tabl. VIII). Par exemple, pour 10 échantillons à amplifier y compris le contrôle négatif (sans ADN) et le contrôle positif (ADN d'un champignon), on prépare un volume total de milieu réactionnel pour 12 échantillons de manière à tenir compte des erreurs de pipetage. La réaction d'amplification est souvent réalisée sur des échantillons dilués (ex. : 1/10, 1/50, 1/100) afin de minimiser la saturation et les inhibiteurs potentiels (ex. : polyphénols) de l'activité de la *Taq* polymérase.

### **Préparation des amorces**

Nous prendrons, comme exemple, la paire d'amorces ITS1/ITS4 fournie sous forme de lyophilisat :

- ITS1 51,35222 nmoles (51 352,22 pmoles) ;  
séquence ITS1 = 5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3'
- ITS4 68,76706 nmoles (68 767,06 pmoles) ;  
séquence ITS4 = 5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'

Pour avoir une solution mère de 300 pmoles/µl des amorces ITS1 ou ITS4, il faut :

- dissoudre le lyophilisat ITS1 avec 171 µl (51 352,22/300) d'eau ultrapure stérile ;
- dissoudre le lyophilisat ITS4 avec 229 µl (68 767,06/300) d'eau ultrapure stérile ;
- laisser tremper les lyophilisats pendant quelques minutes à température ambiante, vortexer et conserver à - 20 °C.

Pour avoir une solution de 20 pmoles des amorces ITS1 ou ITS4 pour la réaction PCR, il faut :

- mélanger 10 µl d'amorce ITS1 ou de ITS4 dans 140 µl d'eau ultrapure stérile et conserver à - 20 °C.

**Tableau VIII**  
**Composition du milieu réactionnel \***

Milieu réactionnel	1 tube ( $\mu\text{l}$ )	12 tubes ( $\mu\text{l}$ )
Eau ultrapure stérile	16,625	199,5
Tampon 10 x	2,5	30
MgCl <sub>2</sub> (50 mM)	0,75	9
dNTP (2,5 mM)	2	24
ITS1 (20 pmoles/ $\mu\text{l}$ )	1	12
ITS4 (20 pmoles/ $\mu\text{l}$ )	1	12
<i>Taq</i> Polymérase (5u/ $\mu\text{l}$ )	0,125	1,5
Volume obtenu	24	300
Volume par tube PCR	24	24

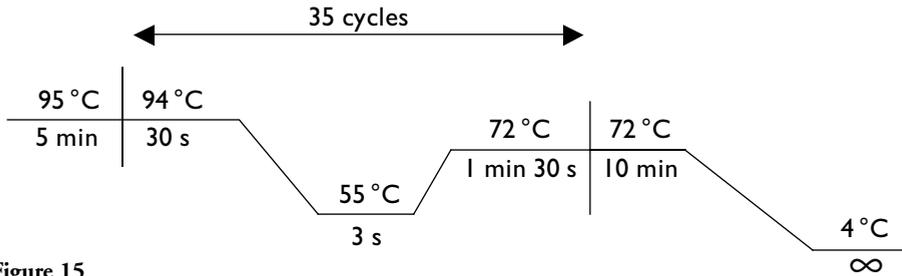
\* 1  $\mu\text{l}$  d'ADN à amplifier est ajouté dans chaque tube PCR pour obtenir un volume réactionnel de 25  $\mu\text{l}$ .

### *Conditions de la PCR*

L'amplification de la région ITS par la PCR se réalise dans un thermocycleur suivant un régime cyclique, chaque cycle est caractérisé par une succession de trois étapes principales (fig. 15) :

- une dénaturation thermique qui consiste à séparer par la chaleur les deux brins complémentaires orientés 5'→3' et 3'→5' de l'ADN bicaténaire en rompant les liaisons hydrogènes ; l'ADN double brins chauffé à une température de l'ordre de 95 °C pendant 5 min passe sous forme simple brin dans le milieu réactionnel ;
- une hybridation des amorces qui consiste en l'appariement des amorces aux matrices d'ADN simples brins à une température d'hybridation comprise entre 50 °C et 60 °C (la température est fonction de la composition nucléotidique des amorces) pendant 3 s ;
- une élongation ou extension des amorces dans laquelle l'ADN polymérase allonge les amorces en y incorporant les désoxyribo-nucléotides complémentaires de la séquence de la matrice à laquelle elle est hybridée. La synthèse s'effectue dans le sens 5'→3' à une température optimale de 72 °C pendant 1 min 30.

À la fin du 1<sup>er</sup> cycle, deux copies de la séquence d'ADN cible sont obtenues. On obtient ainsi 2<sup>n</sup> copies d'ADN, n étant le nombre de cycles effectués. Pour n = 35 cycles, on obtient 2<sup>35</sup> = 34 359 738 368 copies d'ADN. Les étapes cycliques sont précédées par une dénaturation initiale de l'ADN à 95 °C pendant 5 min. Une élongation finale, à 72 °C pendant 10 min, est réalisée à la fin des étapes cycliques. Les produits PCR peuvent être conservés un temps à 4 °C dans le thermocycleur.



**Figure 15**  
Programme d'amplification par PCR de la région ITS.

### *Migration par électrophorèse sur gel d'agarose*

Après amplification, la migration des produits PCR est réalisée sur un gel d'agarose de 1 à 2 % par une électrophorèse dans un tampon de migration tris borate (TBE). Pour repérer les produits d'amplification, l'agarose est mélangé à un marqueur d'acides nucléiques (BET<sup>1</sup>, bromure d'éthidium). Le BET peut être mélangé à l'agarose lors de la préparation du gel, ou après l'électrophorèse en plongeant le gel dans la solution de BET. Les produits de l'amplification sont visualisés par la fluorescence du bromure d'éthidium sous lumière UV. Le gel est photographié à l'aide d'un appareil Polaroid sous lumière UV.

On procède comme suit :

- pour un gel d'agarose 1 %, ajouter 1,25 g d'agarose dans 125 ml de tampon de migration TBE 1x ;
- dissoudre l'agarose en chauffant lentement, laisser refroidir jusqu'à une température de l'ordre de 40 °C à 50 °C ;
- ajouter 50 µl de BET et homogénéiser ;
- placer un « peigne » sur un support à gel et couler l'agarose refroidi ; laisser solidifier l'agarose sous une hotte aspirante ;
- placer le gel d'agarose obtenu dans une cuve d'électrophorèse et remplir celle-ci avec la solution tampon de migration TBE 1x ;
- mélanger 5 µl d'amplifiat de chaque échantillon et 3 µl de tampon de charge puis déposer le mélange dans un puits du gel ;
- déposer 1 à 3 µl de marqueur de tailles moléculaires (ex. : 1kb) dans un des puits du gel ;
- relier la cuve à un générateur de courant électrique ;

<sup>1</sup> Le BET est un agent d'intercalation utilisé comme marqueur des acides nucléiques ; il devient fluorescent quand il est exposé aux rayonnements ultraviolets ; c'est un produit dangereux, qui possède un effet mutagène et peut être cancérogène, il doit donc être manipulé avec des gants sous une hotte aspirante ; pour obtenir du BET à 0,625 mg/ml, ajouter 312 µl de BET (10 mg/ml) dans 4,688 ml d'eau ultrapure stérile et conserver la solution à l'abri de la lumière et à la température de laboratoire.

- faire migrer l'ADN pendant 1 à 2 h entre 80 et 100 volts ;
- visualiser et photographier le gel sous lumière UV ;
- estimer la taille des fragments amplifiés visuellement ou à l'aide d'un logiciel (ex. : Image Analysis Software BIO-PROFIL®).

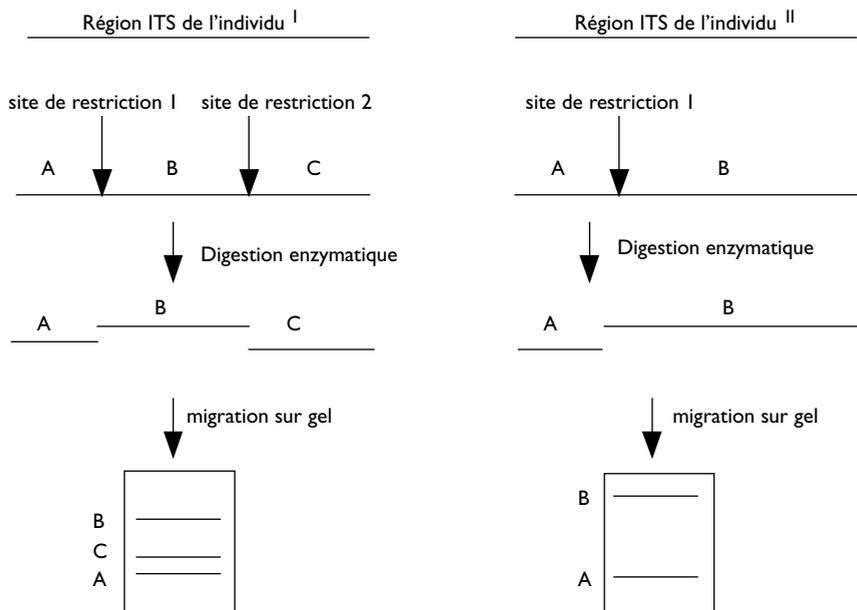
Préparation de la solution mère TBE 1x pH 8 :

tris base (89 mM)	10,78 g ;
acide borique (89 mM)	5,50 g ;
Na <sub>2</sub> EDTA, H <sub>2</sub> O (2 mM)	0,74 g ;
H <sub>2</sub> O ultrapure	qsp 1 000 ml.

## Polymorphisme de longueur des fragments de restriction

### Principe

Le polymorphisme de longueur des fragments de restriction consiste à digérer des produits de PCR avec des enzymes de restriction (endonucléases). Selon la composition en bases de la région amplifiée, les enzymes de restriction (ex. : *Taq* I, *Hinf* I, *Hae* III) découpent l'ITS en des sites spécifiques appelés sites de restriction (tabl. IX).



**Figure 16**  
**Principe du polymorphisme de longueur des fragments de restriction.**  
 (Source : DIÉDHILOU, 2001)

Par exemple, si l'enzyme découpe l'ITS de l'individu I en deux sites de restriction et l'individu II en un site de restriction (fig. 16), il en résulte trois fragments de restriction A, B et C chez l'individu I et deux chez l'individu II. Ces fragments sont de tailles moléculaires variables selon l'individu, mais aussi selon le genre ou l'espèce, faisant apparaître un polymorphisme de longueur des fragments de restriction. L'analyse de ce polymorphisme se fait après migration des produits de digestion sur un gel approprié (ex. : acrylamide, agarose, metaphor) permettant la séparation des fragments de l'ITS selon leur taille. La vitesse de migration des fragments de restriction de petites tailles est plus rapide que celle des fragments de restriction de grandes tailles. Le choix du marqueur de taille moléculaire dépend de la taille des fragments à analyser. On utilise couramment le marqueur de taille 100 pb qui présente des fragments d'ADN de longueur variant de 100 en 100 (100, 200, etc.). Le marqueur de taille moléculaire est déposé en même temps que les produits de digestion pour apprécier la taille de ces derniers.

### *Milieu réactionnel*

La digestion de l'ITS peut se dérouler dans un tube Eppendorf stérile de 0,5 ml contenant un volume d'amplifiat variable selon la quantité d'ADN. Par exemple, 5 à 10 µl d'amplifiat (environ 10 à 50 ng d'ADN) sont ajoutés à 10 µl de milieu réactionnel ajusté avec de l'eau ultrapure stérile pour un volume réactionnel de 20 µl. Le mélange est incubé 2 h au moins et à une température qui varie selon l'enzyme choisie (tabl. IX).

**Tableau IX**  
**Composition du milieu réactionnel**  
**et des sites de restriction de trois endonucléases**

Enzyme de restriction	Site de restriction	Température d'incubation (°C)	Milieu réactionnel (µl)		
			Eau ultrapure	Tampon 10x	Enzymes
<i>Hae</i> III (8 u/µl)	5'- GG/CC - 3'	37	7	2	1
<i>Hinf</i> I (10 u/µl)	5' - G/AATC - 3'	37	5	4	1
<i>Taq</i> I (10 u/µl)	5' - T/CGA - 3'	65	7	2	1

### *Migration des fragments par électrophorèse sur gel d'agarose*

La petite taille des fragments de restriction générée nécessite la préparation d'un type d'agarose plus résolutif (ex. : metaphor). Le protocole est le suivant :

– préparer un gel d'agarose à 3 % (3,75 g metaphor + 125 ml de TBE 1x) et ajouter 50 µl de BET (0,625 mg/ml) sous une hotte aspirante dans les mêmes conditions que précédemment ;

- mélanger 20 µl de fragments digérés avec 5 µl de tampon de charge et déposer le mélange sur le gel dans une solution de tampon TBE 1x ;
- faire migrer par électrophorèse les fragments digérés sous une tension de 50 à 100 V pendant 2 à 3 h ;
- visualiser et photographier le gel sous lumière UV ; un marqueur de tailles moléculaires (ex. : 100 pb) est mis à migrer parallèlement ;
- estimer la taille des fragments de restriction à l'aide du logiciel (ex. : Image Analysis Software BIO-PROFIL®).

## **Séquençage de l'ADN**

### *Principe*

Le séquençage sert à déterminer la séquence nucléotidique, c'est-à-dire l'ordonnement des nucléotides d'un ADN cible (ex. : région ITS). Il est basé sur le même principe que celui de la PCR sauf que le mélange réactionnel contient en plus des dNTP, des ddNTP, didésoxyribonucléotides triphosphates (ddATP, ddCTP, ddGTP, ddTTP) et ne nécessite qu'une seule amorce. Au cours de la réaction, la polymérase va ajouter les nucléotides complémentaires du brin d'ADN à partir de l'extrémité 3' de l'amorce. Cependant, des ddNTP peuvent être aléatoirement incorporés à la place des dNTP (par exemple, un ddGTP à la place d'un dGTP). L'élongation du brin en cours de synthèse est alors arrêtée car les ddNTP ne possèdent pas de groupe 3'-hydroxyle indispensable à la réaction d'élongation par la polymérase. Les produits d'extension ainsi générés sont terminés par un des quatre ddNTP incorporés. L'incorporation des ddNTP étant aléatoire, on obtient toute une série de fragments de longueurs différentes.

Les produits d'extension sont ensuite purifiés et dénaturés de façon irréversible par un traitement thermique. Ils sont séparés par électrophorèse capillaire dans un séquenceur selon le même principe de migration pour une électrophorèse de PCR/RFLP. Chaque ddNTP étant marqué par un fluorochrome différent, il sera détecté au cours de sa migration par fluorescence du fluorochrome grâce à un faisceau laser émis par le séquenceur. Chaque fluorochrome présente une longueur d'onde de réémission particulière qui sera captée et analysée par la caméra du séquenceur reliée à un ordinateur. Le fragment d'ADN sera donc identifié par sa base terminale, et de base en base, toute la séquence de la région cible sera déterminée.

### *Purification de l'ADN à séquencer*

Le séquençage de l'ADN amplifié nécessite au préalable une purification. Nous présenterons ici le protocole de purification de l'ITS avec le kit « QIAquick Gel Extraction Kit » de Qiagen selon les recommandations du fournisseur.

La purification de l'ITS avec le kit comporte plusieurs étapes :

- exciser la bande d'ITS du gel avec un scalpel propre (nettoyer la lame avec de l'alcool à 95°) ;
- peser le fragment de gel contenant la bande dans un tube Eppendorf stérile de 1,5 ml et ajouter 3 volumes de tampon de dissolution du gel QG par volume de gel ;
- incuber les tubes à 50 °C pendant 10 min jusqu'à dissolution du gel ; vortexer les tubes pour bien dissoudre le gel et s'assurer que la couleur est jaune comme celle du tampon QG ;
- ajouter 1 volume d'isopropanol pur par volume de gel dissous et vortexer ;
- déposer l'échantillon dans la colonne QIAquick Spin placée sur un tube de 2 ml puis centrifuger 1 min à 14 000 g ;
- jeter le filtrat et replacer la colonne sur le même tube ;
- ajouter 0,5 ml de QG dans la colonne puis centrifuger 1 min à 14 000 g ;
- jeter le filtrat et replacer la colonne sur le même tube ;
- ajouter 0,75 ml de tampon de lavage PE, laisser reposer entre 2 et 5 min, puis centrifuger 1 min à 14 000 g ;
- jeter le filtrat et centrifuger la colonne 1 min à 14 000 rpm pour sécher la membrane ;
- placer la colonne sur un nouveau tube Eppendorf 1,5 ml ;
- déposer 30 µl de tampon d'éluion EB soigneusement au milieu de la membrane et laisser reposer 5 min ;
- éluer l'ITS par centrifugation 1 min à 14 000 g ;
- conserver l'ITS à - 20 °C.

### *Quantification de l'ADN*

Comme pour l'extraction d'ADN, les produits de la purification sont déposés sur un gel pour évaluer leurs qualités et leurs quantités à l'aide d'un marqueur de tailles moléculaires (ex. : Smartladder). On peut également quantifier et évaluer la pureté de l'ITS au spectrophotomètre en mesurant les DO.

Le protocole de quantification de l'ITS sur gel est le suivant :

- déposer dans un puits 4 µl d'ADN mélangés à 5 µl de bleu de charge ;
- déposer dans un puits 5 µl de marqueur Smartladder ;
- faire migrer l'ADN et le marqueur sur gel d'agarose 1 % dans TBE 1x environ 1h à 80 V ;
- quantifier l'ADN en comparant l'intensité de la bande obtenue avec les bandes de référence du marqueur Smartladder.

## Réaction de séquence

Le séquençage est réalisé suivant la méthode de Sanger (1977). La réaction de séquence présentée ici est réalisée avec le kit « ABI PRISM™ Big Dye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction » selon les recommandations du fournisseur. Pour les séquences ITS, entre 20 et 40 ng d'ADN purifié sont nécessaires pour chaque réaction de séquence.

### Milieu réactionnel

L'ADN purifié est séquençé dans les deux sens 5'Æ3' et 3'Æ5' en utilisant les amorces de la région cible. L'amplification est réalisée à l'aide d'un thermocycleur comme pour la PCR (tabl. X).

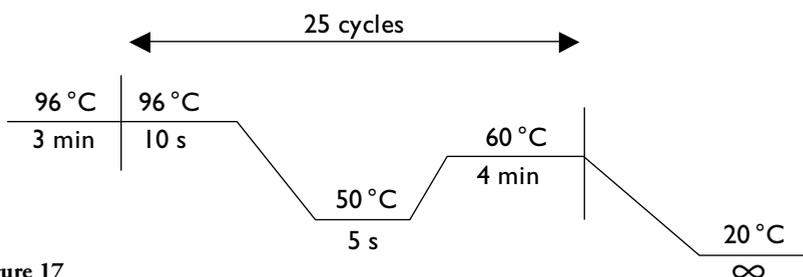
**Tableau X**  
**Composition du milieu réactionnel\***

Milieu réactionnel	1 tube (µl)	12 tubes (µl)
Eau ultrapure stérile	5	60
Mix PCR	4	48
Tampon 5x	2	30
ITS1 ou ITS4 (3,2 pmoles/µl)	1	12
Volume obtenu	20	150
Volume par tube PCR	20	20

\* Rajouter 8 µl d'ADN, dans chaque tube à l'extérieur de la hotte PCR, pour avoir une quantité de 20 à 40 ng d'ADN dans un volume final de 20 µl ; deux réactions de séquence sont réalisées avec ITS1 et ITS4.

### Conditions de la PCR

Le programme d'amplification comporte une dénaturation initiale de l'ADN à 96 °C pendant 3 min, suivie de 25 cycles d'une dénaturation à 96 °C pendant 10 s, une hybridation de l'amorce à 50 °C pendant 5 s, et une élongation à partir de l'amorce à 60 °C pendant 4 min (fig. 17).



**Figure 17**  
**Programme d'amplification pour la réaction de séquence.**

### ***Purification des produits d'extension***

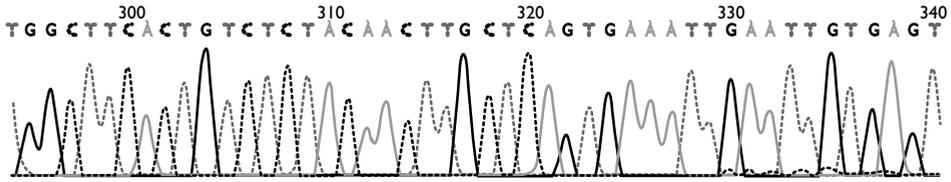
Les produits de la réaction de séquence sont purifiés comme suit :

- préparer des tubes Eppendorf stériles de 1,5 ml en nombre équivalent au nombre d'échantillons, contenant 2 µl d'acétate de sodium (3 M, pH 5,2) et 50 µl d'éthanol absolu ;
- pipetter les 52 µl et les mélanger au contenu de chaque tube PCR pour récupérer toutes les séquences dans les tubes Eppendorf de départ ;
- vortexer et laisser incuber les tubes Eppendorf à température ambiante ;
- centrifuger 30 min à 14 000 rpm ;
- pipetter délicatement pour enlever le maximum de surnageant ;
- rincer le culot avec 250 µl d'éthanol 70 % et centrifuger 30 min à 14 000 rpm ;
- pipetter délicatement pour enlever le maximum de surnageant ;
- sécher le culot à l'air libre ;
- reprendre le culot avec 25 µl de tampon TSR (« Template Suppression Reagent ») ;
- bouillir les tubes Eppendorf à 120 °C pendant 4 min ;
- incuber les tubes Eppendorf dans un bac à glace 2 à 3 min ;
- vortexer puis faire un « speed down » pour récupérer la totalité des séquences au fond des tubes Eppendorf ;
- transférer délicatement le contenu des tubes Eppendorf dans des tubes spéciaux pour séquenceur ;
- introduire les tubes dans le séquenceur.

### ***Analyse des séquences***

Les séquences monocaténaïres obtenues dans les deux sens 5'→3' et 3'→5' sont corrigées à l'aide d'un logiciel (ex. : Sequence Navigator) sur la base d'une interprétation des électrophorégrammes (fig. 18). Elles sont ensuite assemblées (séquences front et reverse) à l'aide d'un logiciel (ex. : AutoAssembler) pour obtenir une séquence consensus (PARKER, 1997). L'identification du champignon dont l'ADN a été séquencé se fait par comparaison de sa séquence consensus avec des séquences de champignons répertoriées dans les bases de données internationales (ALTSCHUL *et al.*, 1990). Cette recherche de similarité dite par Blast peut aussi se faire dans des bases de données développées localement par certains laboratoires. On peut ainsi identifier la composante fongique d'une ECM en comparant sa séquence avec celles de sporophores morphologiquement identifiés.

Pour construire un arbre phylogénétique, les séquences consensus peuvent être alignées avec d'autres séquences de référence à l'aide d'un logiciel (ex. : Clustal x) (THOMPSON *et al.*, 1997). Cet alignement peut être optimisé avec d'autres logiciels



**Figure 18**  
**Électrophorégramme d'une portion de séquence ML5 de sporophore ; chaque pic correspond au ddNTP détecté.**  
 (Source : DIÉDHIOU, 2005)

(ex. : Gendoc, BioEdit) (NICHOLAS *et al.*, 1997). L'arbre phylogénétique peut alors être construit à l'aide de Clustal x et visualisé avec un logiciel (ex. : Paup) (SWOFFORD, 2001).

Il faut noter qu'il existe d'autres techniques de séquençage très performantes pour des études à l'échelle du génome ou avec un très grand nombre d'échantillons. Le pyroséquençage, par exemple, permet d'effectuer un séquençage rapide et à moindre coût que le séquençage classique qui est présenté ici. Il ne nécessite pas de clonage et permet une lecture directe de la séquence obtenue. C'est une technique prometteuse pour révéler l'abondance et la richesse des communautés de champignons ectomycorhiziens dans des sols forestiers (BUÉE *et al.*, 2009).

## SYNTHÈSE MYCORHIZIENNE

Outre les méthodes moléculaires d'identification décrites précédemment, on peut s'assurer du statut ectomycorhizien des souches fongiques en reconstituant en laboratoire la symbiose avec la plante hôte. Les tests de synthèse axénique et de synthèse non axénique permettent de déterminer des souches compatibles avec la plante hôte, d'analyser le développement de l'ECM et d'étudier le métabolisme symbiotique.

Les premiers dispositifs de synthèse avaient pour principal objectif de rechercher un substrat adéquat à l'établissement de la symbiose ectomycorhizienne. MELIN (1921) a mis au point un dispositif de synthèse en Erlenmeyer contenant du sable stérile pour les résineux. HACSKAYLO (1953) a utilisé de la vermiculite à la place du sable pour améliorer l'aération et la capacité de rétention du substrat. Plus tard, MARX et ZAK (1965) ont montré qu'un mélange adéquat de tourbe et de vermiculite (v/v, 1:4) permettait de stabiliser le pH optimal du substrat à 5,5 pour la croissance des champignons ectomycorhiziens. Le délai de colonisation ectomycorhizienne dépend de la réceptivité des racines des plantes hôtes et de la vitesse de croissance des souches fongiques. Les racines de feuillus (ex. : eucalyptus, *Afzelia*) sont colonisées plus rapidement que celles de résineux (ex. : pin des Caraïbes) (BÅ, 1990). Les délais de colonisation ont

été raccourcis grâce à des dispositifs de synthèse (ex. : *paper-sandwich technique*) plus adéquats qui permettent de suivre l'établissement de la symbiose et d'obtenir des ECM d'état physiologique comparable (FORTIN *et al.*, 1980 ; CHILVERS *et al.*, 1986 ; KOTTKE et OBERWINKLER, 1987). Toutefois, le choix du dispositif de synthèse est conditionné par la taille de la plante étudiée (BÄ et THOEN, 1990 ; BÄ *et al.*, 1994 b). Des techniques de synthèse seront décrites en prenant comme exemples des plantes tropicales à petites graines (ex. : eucalyptus, acacias australiens, *Melaleuca leucodendron*) et à grosses graines (ex. : *Afzelia africana*).

## Synthèse axénique

Il s'agit de reconstituer artificiellement la symbiose ectomycorhizienne entre les deux partenaires cultivés dans un récipient approprié (ex. : tube, boîte de Petri, Erlenmeyer) en laboratoire. Cela suppose la maîtrise de la germination des graines et de la production à petite échelle d'inoculum fongique dans des conditions stériles.

### Germination des graines

Les légumineuses possèdent en général des graines avec un tégument relativement épais (ex. : 1 à 2 mm chez *A. africana*). Des traitements appropriés (ex. : H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> à 95 %, eau bouillante) sont souvent nécessaires pour lever la dormance d'origine tégumentaire. Par exemple, les graines d'*Afzelia africana* requièrent un traitement avec de l'acide sulfurique (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> à 95 %) pendant 2 à 3 h sous une hotte aspirante, suivi d'un rinçage abondant avec de l'eau distillée stérile, pour obtenir une germination homogène et stérile, sur de l'eau gélosée à 0,8 %, au bout de 4 à 5 jours d'incubation à 30 °C (BÄ et THOEN, 1990). À titre indicatif, différents traitements sont proposés pour obtenir des graines prégermées stériles de quelques légumineuses ectotrophes (tabl. XI).

**Tableau XI**  
Traitements des graines d'arbres ectotrophes avec de l'acide sulfurique à 95 % ou de l'hypochlorite de calcium à 1 ou 20 %

Espèces ligneuses	Acide sulfurique à 95 % (min)	Espèces ligneuses	Acide sulfurique à 95 % (min)
<i>Acacia auriculiformis</i>	60	<i>Acacia mangium</i>	60
<i>Acacia holosericea</i>	60	<i>Pinus caribaea</i>	1-2
<i>Afzelia africana</i>	120	<i>Brachystegia speciformis</i>	1-2
<i>Afzelia quanzensis</i>	120	<i>Uapaca somon</i>	5
<i>Afzelia bella</i>	120	<i>Cryptosepalum tetraphyllum</i>	5
<i>Anthonotha macrophylla</i>	120	<i>Paramacrolobium coeruleum</i>	120

Tableau XI (suite)

Espèces ligneuses	Hypochlorite de calcium à 20 % (min)	Espèces ligneuses	Hypochlorite de calcium à 20 % (min)
<i>Casuarina</i> spp.	60	<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	60
<i>Melaleuca leucodendron</i>	60		
Espèces ligneuses	Hypochlorite de calcium à 1 % (min)	Espèces ligneuses	Hypochlorite de calcium à 1 % (min)
<i>Isoblerlinia doka</i>	10 (après trempage pendant 24 h dans l'eau distillée)	<i>Isoblerlinia dalziellii</i>	10 (après trempage pendant 24 h dans l'eau distillée)

(Source : BÂ, 1990 ; BÂ *et al.*, 2000 ; DIÉDHIYOU *et al.*, 2005 ; DUPONNOIS *et al.*, 2006)

### Synthèse en tube

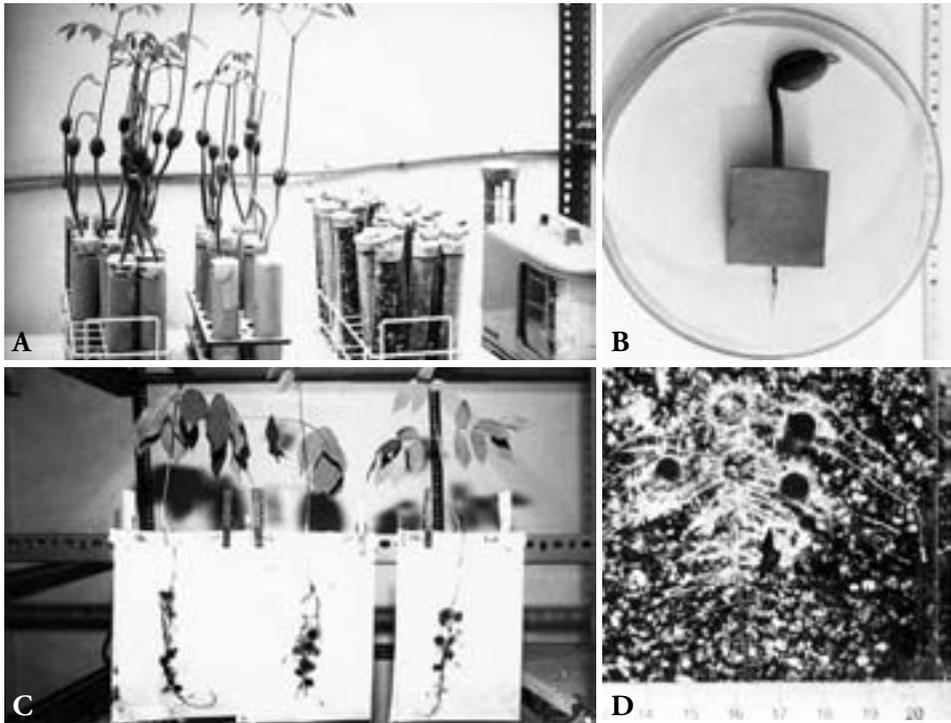
Les synthèses sont réalisées en tube de verre (25 x 250 mm) dans un mélange de vermiculite et de tourbe (4:1, v/v) (fig. 19 et 20). Les tubes sont obturés avec un carré de papier aluminium maintenu contre la paroi par un ruban adhésif puis stérilisés à sec à 120 °C pendant 20 min. On peut utiliser différents types d'inoculum parmi lesquels des implants mycéliens, une suspension mycélienne, de l'inoculum tourbe/vermiculite et des billes d'alginate (BÂ et THOEN, 1990 ; DUPONNOIS et GARBAYE, 1991 b). À titre d'exemples, deux types d'inoculum fongique sont présentés, l'un sous la forme d'implants mycéliens, l'autre sous la forme de suspension mycélienne.

### Inoculation par des implants mycéliens

L'inoculation a lieu au moment du repiquage des semis prégermés. Quatre implants mycéliens sont déposés à la surface du substrat et chaque tube reçoit 30 ml de solution nutritive MNM. Les tubes sont obturés à nouveau avec des carrés de papier aluminium stérile. Une perforation du diamètre de la racine permet d'introduire les semis jusqu'au collet dont le pourtour est enduit avec de la vaseline stérile pour éviter les contaminations. Pour permettre la levée des semis, les cotylédons sont recouverts de trois couches de papier humidifié, et maintenus en atmosphère saturée d'humidité pendant 3 à 4 jours en chambre de culture (intensité lumineuse 107  $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$  ; photopériode 16 h ; hygrométrie 80 % jour, 60 % nuit ; température 28 °C jour, 18 °C nuit). Les semis sont ensuite débarrassés du papier humidifié et arrosés une fois par semaine avec de l'eau distillée stérile injectée à l'aide d'une seringue. La perforation occasionnée par l'aiguille de la seringue est obturée par un carré de ruban adhésif. Les ECM sont observées à travers le tube 15 jours après inoculation.

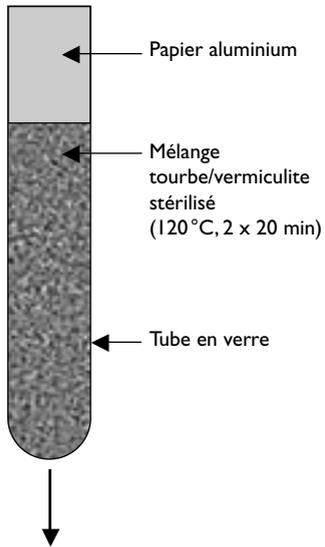
### ***Inoculation par une suspension mycélienne***

L'inoculation est réalisée sur des plants âgés de 15 à 20 jours en tube. L'inoculum est une suspension mycélienne préparée à partir d'implants mycéliens ensemencés dans des fioles de 250 ml contenant 100 ml de MMN liquide stérile. Les fioles sont déposées sur une table d'agitation à la température de 30 °C et à l'obscurité. Au bout de 7 à 15 jours, selon la souche, les cultures mycéliennes obtenues sont rincées sous la hotte avec de l'eau distillée stérile. Elles sont broyées dans 20 ml d'eau distillée stérile à l'aide d'un broyeur Ultraturax (type TP 18/10) pendant 10-15 s. Une suspension mycélienne de 5 ml est injectée dans les tubes qui sont ensuite placés en chambre de culture. Les ECM sont observées à travers le tube 4 à 5 jours après inoculation. La suspension mycélienne permet une meilleure dissémination de l'inoculum dans le substrat, ce qui réduit les délais de colonisation de 15 à 5 jours par rapport aux implants mycéliens. Cependant, il est à noter que la production d'inoculum liquide n'est possible qu'avec certains champignons (ex. : *Sclerotium*, *Thelephora*) mais pas avec d'autres (ex. : *Pisolithus*) qui produisent des pigments bruns (composés phénoliques) inhibiteurs de croissance en milieu liquide.

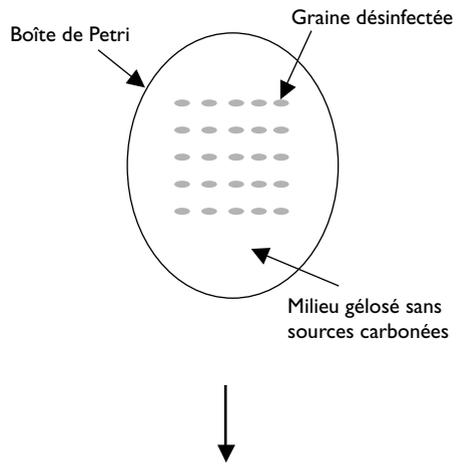


**Figure 19**  
Dispositifs de synthèse ectomycorhizienne en (A) tube, (B) boîte de Petri, (C) sachet plastique, (D) minirhizotron.

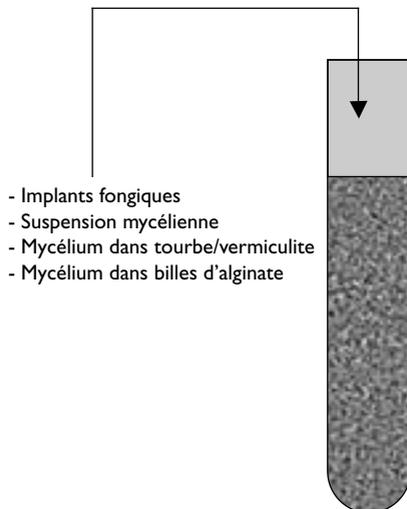
### Ia/ Préparation des tubes



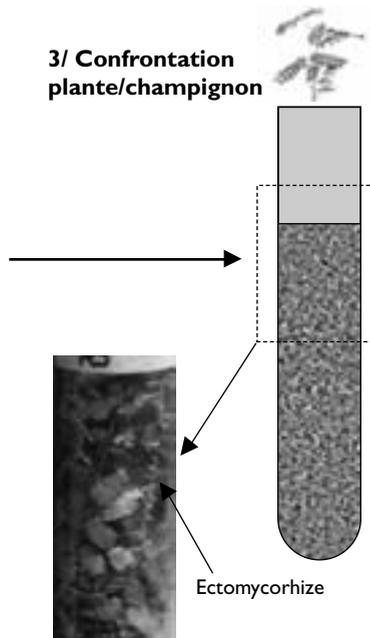
### Ib/ Désinfection des graines Mise en conditions de germination



### 2/ Inoculation du champignon



### 3/ Confrontation plante/champignon

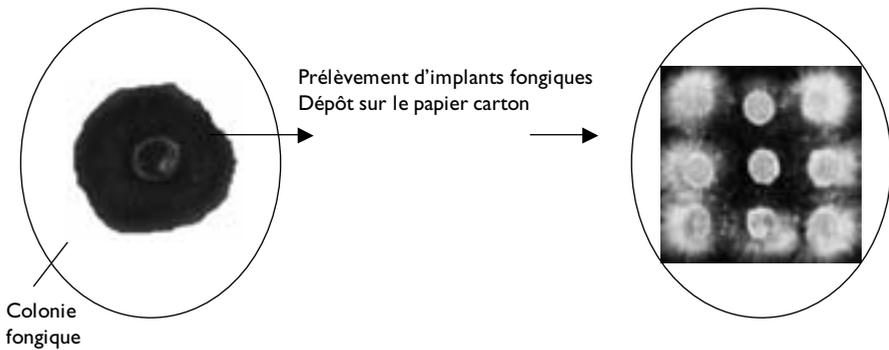


**Figure 20**  
**Schéma du protocole de synthèse d'ectomycorhizes en tube.**  
(Source : DUPONNOIS et GARBAYE, 1990)

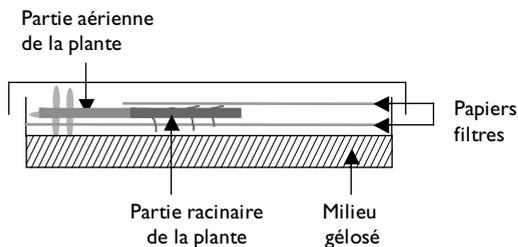
### Synthèse en boîte de Petri

Dans le dispositif de synthèse en boîte de Petri stérile (120 mm de diamètre), les parties aériennes des plantes sont maintenues entièrement ou en partie à l'intérieur des boîtes (CHILVERS *et al.*, 1986 ; WONG *et al.*, 1989). Dans le premier cas (technique du *paper sandwich*), les graines prégermées sont déposées aseptiquement sur le milieu Shemanakova (modifié par CHILVERS *et al.*, 1986) recouvert d'un disque de papier absorbant (Whatman n° 1) stérile (fig. 21). La racine est recouverte d'un demi-disque de papier absorbant humidifié avec de l'eau distillée stérile pour éviter son

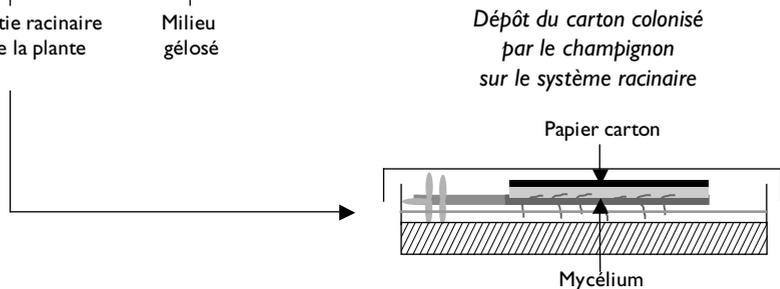
#### 1/ Culture du champignon en boîte de Petri



#### 2/ Culture de la plante hôte

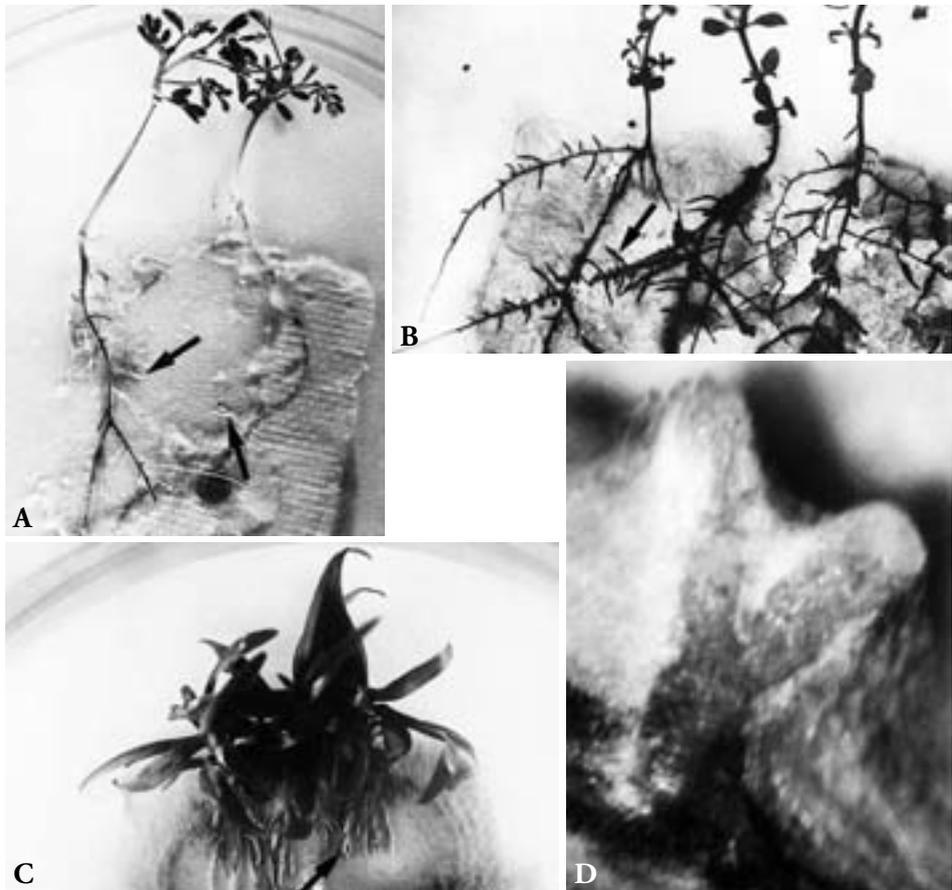


#### 3/ Confrontation du champignon et de la plante hôte



**Figure 21**  
**Schéma du protocole de synthèse d'ectomycorhizes en boîte de Petri.**  
(Source : DUPONNOIS et GARBAYE, 1990)

dessèchement. Les boîtes de Petri sont ensuite scellées avec du ruban adhésif afin de permettre les échanges gazeux (CO<sub>2</sub> et O<sub>2</sub>), pour aérer le mycélium et la plante. Elles sont disposées en chambre de culture, les unes sur les autres en position inclinée à 45° afin que les racines colonisent le milieu en surface. Parallèlement, neuf implants mycéliens sont déposés sur un carré (4 x 4 cm) de papier carton absorbant dit « *active carbon paper* » (Rund filter MN 728) imprégné du milieu MNM solide, et cultivés pendant 15 jours à 30 °C et à l'obscurité (fig. 21). Les cartons recouverts de mycélium sont appliqués contre le système racinaire de la plante hôte. Les boîtes sont scellées et déposées de nouveau en chambre de culture. Le carton est enlevé pour observer les ECM au bout d'une semaine après inoculation des eucalyptus et des acacias avec des souches de *Pisolithus* (fig. 22) (CHILVERS *et al.*, 1986 ; BÂ *et al.*, 1994 a). Un



**Figure 22**  
**Ectomycorhizes (flèche) obtenues selon la technique du « paper sandwich »**  
**sur (A) *Acacia holosericea* ; (B) *Eucalyptus camaldulensis* ; (C) *Melaleuca leucodendron* ;**  
**(D) *Pinus caribaea*.**

© A. Bâ

autre dispositif en boîte de Petri, qui présente l'avantage de ne pas être destructible au cours de l'observation, consiste à synthétiser des ECM en déposant la radicule des graines prégermées sur un tapis mycélien en croissance sur un milieu gélosé à 0,8 % additionné de glucose à 0,01 % (BURGESS *et al.*, 1994 ; BRUNDRETT *et al.*, 1996 a). Ce dispositif de synthèse convient aux plantes à petites graines (ex. : eucalyptus, acacias australiens).

Dans le deuxième cas, des boîtes de Petri sont remplies par un substrat de culture stérile qui peut être du sol, du sable de silice (0,5 à 1,2 mm) préalablement lavé avec de l'acide chlorhydrique 6N puis rincé avec de l'eau déminéralisée, ou un mélange de tourbe et de vermiculite. Le sol est arrosé avec de l'eau distillée stérile, alors que les substrats neutres sont arrosés avec une solution minérale de Shemakanova. Une perforation de la paroi latérale de la boîte, du diamètre de la radicule, permet d'introduire les semis jusqu'au collet autour duquel on enduit de la vaseline stérile pour maintenir la stérilité. Les boîtes sont ensuite scellées avec un ruban adhésif et disposées de manière inclinée comme dans le paragraphe précédent. L'inoculum (ex. : implants mycéliens, suspension mycélienne) est appliqué sur les premières racines courtes. Cette méthode non destructible permet d'obtenir des ECM en quelques jours.

## **Synthèse non axénique**

La reconstitution de la symbiose ectomycorhizienne ne requiert pas nécessairement un environnement stérile permanent. L'expérimentateur doit néanmoins s'assurer de la stérilité des graines prégermées, de l'inoculum et du substrat de culture lors de la confrontation des deux partenaires. Les dispositifs de synthèse proposés ci-après, non complètement étanches, sont mis en place en chambre de culture.

### ***Synthèse en minirhizotron***

La méthode de synthèse en minirhizotron combine plusieurs techniques décrites dans la littérature (RIEDACKER, 1974 ; LITTKÉ *et al.*, 1980 ; CHILVERS *et al.*, 1986). Le minirhizotron est un conteneur transparent en polystyrène (20 x 8 x 2,5 cm) ouvrable sur une face. Il est coupé à une de ses extrémités pour placer la plante et percé à l'extrémité opposée pour drainer les eaux d'arrosage. Il est rempli par un mélange de vermiculite et de tourbe (4:1, v/v) stérile, arrosé avec de l'eau courante ou avec une solution nutritive Shemakanova modifiée. Les minirhizotrons sont ensuite refermés et prêts à l'emploi (fig. 23, p. II du cahier couleurs). Des semis prégermés sont repiqués sur le substrat de culture et les minirhizotrons sont ensuite arrangés les uns sur les autres en position inclinée (45°) de telle sorte que les racines colonisent la face ouvrable du minirhizotron. L'inoculum, sous la forme d'implants mycéliens, de suspension mycélienne, de suspension de spores ou de carton recouvert de mycélium, est appliqué contre les racines. Les ECM d'*Afzelia* apparaissent 4 à 5 jours après inoculation avec un carton recouvert de mycélium. Le dispositif en minirhizotron

est recommandé pour cribler rapidement un grand nombre de souches fongiques sur des plantes à grosses graines comme *A. africana*.

### **Synthèse en sachet plastique**

La méthode de synthèse, en sachet plastique, ou GROWTH POUCH TECHNIQUE selon la terminologie anglo-saxonne, a été décrite par FORTIN *et al.* (1980) (fig. 19). Le sachet plastique contenant une feuille de papier absorbant, est fourni par la société Scientific Products aux États-Unis. Un tube en verre (2 x 200 mm) stérile est introduit dans le sachet pour permettre l'arrosage. Un volume de 15 ml de solution nutritive Shemanakova modifiée est injecté dans le sachet à l'aide d'une seringue stérile. Seule la radicule du semis est introduite dans le sachet, la partie caulinaires étant à l'air libre. Des trombones maintiennent les semis à l'extrémité du sachet et limitent l'évaporation et les contaminations. Les sachets sont ensuite suspendus en chambre de culture. À ce stade, les racines latérales se développent dans un dispositif qui n'est pas complètement étanche. Parallèlement, des implants mycéliens sont déposés sur des racines en croissance sur le papier absorbant. Les ECM d'*Afzelia* sont observées à travers le sachet 5 à 12 jours après inoculation (BÅ *et al.*, 1994 b).

### **Observation de la structure et de l'ultrastructure des ectomycorhizes**

Pour des observations courantes en microscopie photonique, des coupes transversales sont effectuées à main levée sur des fragments d'ECM (1 à 2 mm) enfermés entre deux lames de moelle de sureau. Avec un peu de dextérité et à l'aide d'une loupe binoculaire, on réalise une dizaine de coupes avec une fine lame de rasoir de manière à pouvoir isoler une coupe relativement fine (5 à 20 µm d'épaisseur) pour observer le manteau fongique et le réseau de Hartig. Les coupes sont récupérées avec un pinceau et déposées dans un petit tamis trempé dans de l'eau courante. Les coupes sont ensuite éclaircies à l'hypochlorite de sodium à 29 % (on peut aussi utiliser de l'eau de javel du commerce à diluer) pendant 2 à 3 min, rincées 4 fois à l'eau courante et 2 fois à l'acide acétique à 1 % (pour éliminer les traces d'eau de javel) avant d'être colorées au rouge Congo glycérolé 0,5 % pendant 5 min. Les coupes sont prélevées avec un pinceau fin, déposées entre lame et lamelle et observées au microscope optique.

Pour des observations plus détaillées, les ECM sont traitées selon les techniques de la microscopie électronique à transmission. Les produits utilisés étant cancérigènes, toutes les manipulations (fixation, déshydratation et inclusion) sont réalisées dans une hotte aspirante.

### **Fixation**

Les ECM sont débitées en petits fragments de quelques millimètres dans une goutte de fixateur (ex. : glutaraldéhyde à 2,5 % dans un tampon phosphate ou cacodylate

0,1 M pH 7,2). Après plusieurs dégazages avec une pompe à vide, les objets sont fixés pendant 8 h à la température de la glace fondante. Ils sont ensuite rincés toute une nuit à froid dans le tampon phosphate avant d'être post-fixés pendant 1 h par le tétraoxyde d'osmium à 2 % dans le même tampon.

### *Déshydratation et inclusion*

Après la post-fixation, les objets sont rincés plusieurs fois au tampon phosphate puis à l'eau distillée avant d'être déshydratés par de l'acétone ou de l'alcool en concentrations croissantes (10 %, 20 %, 40 %, 60 %, 80 %, 95 % et 2 fois 100 %) par étapes successives d'une durée de 20 min. Les objets sont ensuite imprégnés pendant 24 h dans des mélanges d'acétone (ou d'alcool) et de spurr (3:1, 2:1, 1:1, 1:2 et 1:3) puis dans du spurr 100 % pendant 6 jours ou plus notamment pour les racines d'arbres riches en lignine. Le spurr 100 % est renouvelé une fois par jour et les objets imprégnés sont dégazés après chaque ajout de spurr. Après imprégnation, les objets sont inclus 2 jours dans du spurr 100 % à 70 °C.

### *Observation*

Des coupes semi-minces sont réalisées à l'aide d'un couteau de diamant sur un ultramicrotome, recueillies sur une lame de verre et collées par un léger chauffage. Elles sont ensuite colorées avec le bleu de toluidine à 1 % dans 2,5 % de Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> pH 11,6. Des coupes minces (60 à 80 nm) sont également réalisées dans les mêmes conditions, recueillies sur des grilles de cuivre rhodium (G300) sur la face rhodiée, puis contrastées pendant 20 min par l'acétate d'uranyle (VALENTINE, 1961) et 15 min par le citrate de plomb (REYNOLDS, 1963). Les coupes sont observées à l'aide d'un microscope électronique à transmission.

## PRODUCTION D'INOCULUM ET INOCULATION

---

On peut produire facilement à petite échelle de l'inoculum (ex. : implants mycéliens, suspension mycélienne, carton recouvert de mycélium) pour reconstituer la symbiose en laboratoire, mais pour des expériences en serre ou l'inoculation en routine des pépinières, la quantité d'inoculum fongique requise pour inoculer des plants est beaucoup plus importante. Deux types d'inoculums peuvent être utilisés : un inoculum naturel ou un inoculum biologiquement maîtrisé (mycorhization contrôlée). La désinfection des sols pour éliminer la microflore native et les éléments pouvant inhiber le développement des ECM en pépinière (ex. : fertilisant, fongicide) sont traités dans le chapitre 5 de cet ouvrage.

## Inoculum naturels

L'inoculum naturel est le moyen le plus simple et le moins coûteux pour réaliser une mycorhization contrôlée en pépinière (GARBAYE, 1991). Il peut être réalisé sous la forme de sol et d'humus de vieilles plantations à ECM, de broyat de sporophore, de spores ou encore de racines excisées (fig. 24, p. II du cahier couleurs). Le sol renferme des propagules fongiques de conservation et de dissémination (ex. : spores, sclérotés, fragments de rhizomorphes, de cordons mycéliens ou de vieilles mycorhizes) qui permettent aux champignons ectomycorhiziens de se maintenir dans le sol et de réaliser leur cycle de développement en symbiose avec la plante hôte. L'inoculum naturel a été nécessaire lors de l'introduction des pins pour la première fois en Afrique tropicale.

L'inoculation des pépinières avec des spores a été la pratique la plus courante en raison du nombre de spores disponibles chez des champignons comme *Pisolithus* spp., *Scleroderma* spp. ou *Rhizopogon* spp. qui fructifient abondamment en forêt et en plantation. *Pisolithus* spp. est un des exemples les plus marquants du fait de sa grande distribution dans le monde et de sa grande capacité à fructifier en saison des pluies (MARX, 1977 ; DELWAULLE *et al.*, 1987). Les spores sont faciles à récolter, à conserver et à utiliser sous forme viable, ce qui rend le coût d'application très faible. On incorpore dans le sol environ 0,5 à 1 g de spores/m<sup>2</sup> de *P. tinctorius* pour obtenir des gains de croissance sur les pins (MARX *et al.*, 1991). De plus, l'inoculation avec les spores est possible dans des régions très éloignées du lieu de récolte des sporophores et facile à réaliser sans compétences particulières. Dans la pratique, les racines peuvent être pralinées par une suspension de spores ou saupoudrées avec des spores sèches. Les graines peuvent être aussi enrobées de spores, juste avant le semis. Des inconvénients non négligeables, liés à la dormance des spores et au recyclage de pathogènes, sont à souligner. C'est pourquoi, l'utilisation de l'inoculum mycélien est recommandée.

## Inoculum contrôlés

La production de mycélium en culture pure peut être obtenue sur substrat solide ou en fermenteur avec ou sans inclusion dans un polymère. Outre les problèmes liés au développement du champignon dans des conditions artificielles (ex. : croissance lente, type de récipients), la viabilité du mycélium, sur substrat solide ou inclus dans un polymère, est assurée grâce à la protection qu'offrent les particules de vermiculite et les polymères après incorporation dans le sol. En effet, il est connu que les champignons ectomycorhiziens ont une activité saprophytique limitée et ne peuvent se multiplier qu'en symbiose avec la plante. Dans le sol inoculé, le développement du champignon se déroule en deux phases (GARBAYE et WILHEM, 1985) :

– le mycélium va croître à partir d'une particule d'inoculum en utilisant ses propres réserves nutritives et/ou celles contenues dans le substrat, puis va coloniser un faible

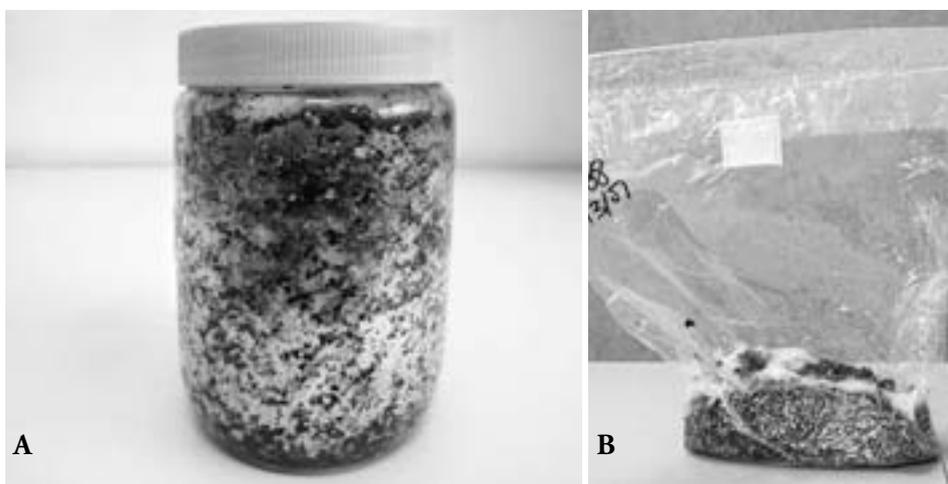
volume de sol grâce à son activité saprophytique limitée ; à ce stade, s'il ne rencontre pas une racine réceptive, les hyphes meurent.

– au contact des racines, le mycélium colonise le rhizoplan d'une racine courte réceptive pour donner naissance à une ectomycorhize ; cette première mycorhize (infection primaire) donnera naissance à un réseau d'hyphes extramatricielles qui pourront ensuite coloniser d'autres racines courtes (infections secondaires).

Durant le processus de colonisation des racines, la viabilité du mycélium dépend de la taille des particules de l'inoculum, de la biomasse fongique par particule, des réserves nutritives de l'inoculum et de la quantité d'inoculum mélangé au sol. Il est conseillé d'éliminer les réserves nutritives de l'inoculum avant utilisation pour éviter que des contaminants (ex. : champignons à croissance rapide) s'installent au détriment du symbiote fongique à croissance relativement lente. Nous présenterons deux procédés de fabrication d'inoculum les plus fréquemment utilisés.

### *Inoculum solide sur tourbe et vermiculite*

Le procédé a été décrit par MARX et BRYAN (1975). Des bocaux (1,6 litre) ou des Erlenmeyer (2 litres) en verre sont remplis au 1/3 avec un mélange de tourbe et de vermiculite (1:4 ; v:v) et autoclavés (120 °C, 20 min) (fig. 25 A). Le substrat est ensuite humidifié à la capacité au champ par 600 ml d'un milieu nutritif MNM. Les bocaux sont ensuite fermés à l'aide de bouchons vissés et percés d'un trou de 1 cm de diamètre. Ce trou est obstrué par un morceau de coton cardé qui permet les échanges gazeux entre l'extérieur et l'intérieur des bocaux d'inoculum afin d'avoir une croissance fongique optimale. Les bocaux sont de nouveau stérilisés. Après



**Figure 25**  
Production d'inoculum dans un mélange de tourbe et vermiculite imprégné par une solution nutritive, (A) en bocal, (B) en sachet.

refroidissement du substrat de culture, une dizaine d'implants fongiques issus de cultures en boîte de Petri sont introduits aseptiquement dans chaque bocal. Les bocaux sont ensuite placés dans une chambre de culture à une température de 30 °C, à l'obscurité jusqu'à la colonisation complète du substrat par le champignon. Ce type d'inoculum peut se conserver à 4 °C durant 3 à 6 mois selon la souche sans perte de viabilité. On peut également produire ce type d'inoculum dans des sachets plastiques de 5 à 10 litres contenant le substrat saturé et pourvu d'une face à membrane permettant des échanges gazeux tout en maintenant la stérilité du milieu (fig. 25 B) (LE TACON *et al.*, 1997). On apporte 5 à 10 % d'inoculum du volume de sol inoculé en serre et en pépinière (MARX et BRYAN, 1975). L'inoculum est soit mélangé au sol dans une bétonnière, soit apporté au contact des racines au moment du semis.

### ***Inoculum type bille d'alginate***

#### ***Production de la biomasse fongique***

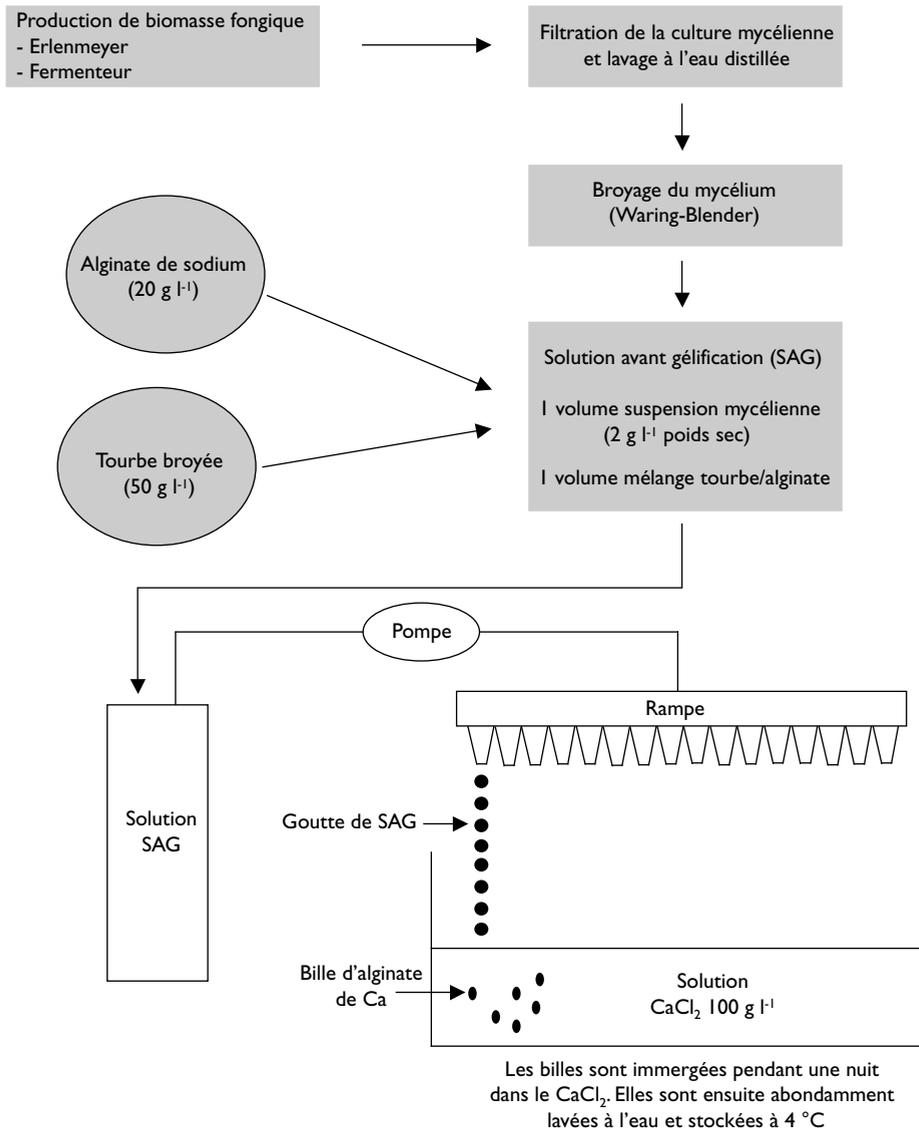
Le champignon est cultivé dans des Erlenmeyer ou dans un fermenteur pendant quelques mois dans le milieu nutritif MMN en fonction du volume de culture. Afin d'accélérer le développement du mycélium, le milieu de culture est agité en mettant l'Erlenmeyer sur une table d'agitation. La culture pure de mycélium ainsi obtenue est filtrée et rincée abondamment à l'eau déminéralisée. Le mycélium est ensuite fractionné avec un broyeur Waring-blendor. Cette culture sur milieu liquide est relativement difficile avec des espèces fongiques (ex. : *Pisolithus*) produisant dans le milieu des pigments polyphénoliques. Par contre, elle est très aisée pour des champignons appartenant aux genres *Laccaria*, *Scleroderma* et *Thelephora*.

#### ***Processus d'inclusion du mycélium dans l'alginate de sodium***

Cette méthode consiste à multiplier le mycélium en fermenteur sur milieu liquide puis à l'inclure dans un polymère (LE TACON *et al.*, 1997). Le polymère utilisé est l'alginate de sodium, extrait d'algues brunes, couramment utilisé dans l'industrie alimentaire (épaississant, gélifiant). Il se gélifie en présence de cations bivalents, comme Ca<sup>++</sup>, qui permettent la liaison entre les chaînes de molécules d'alginate par la formation de ponts carboxyliques. Un réseau tridimensionnel est ainsi constitué et les interstices formés renferment les hyphes mycéliennes (DOMMERGUES *et al.*, 1979 ; LE TACON *et al.*, 1984 ; MAUPERIN *et al.*, 1987 ; MORTIER *et al.*, 1988).

La composition de la solution d'alginate avant le processus de gélification est la suivante : 10 g/l d'alginate de sodium ; 25 g/l de tourbe broyée (0,4 mm) et 1 g/l en poids sec de mycélium broyé. La charge peut être organique (tourbe) ou minérale (argile gonflante de type bentonite). La tourbe doit être stérilisée avant son mélange avec l'alginate de sodium et le champignon pour éliminer les contaminants. La gélification est obtenue en faisant goutter cette suspension dans une solution de chlorure de calcium (100 g/l). La réticulation de la surface des gouttes est immédiate.

Les billes sont laissées une nuit dans la solution de chlorure de calcium (fig. 26). Puis elles sont rincées avec de l'eau pour enlever toutes les traces de chlorure de calcium qui peuvent être toxiques pour le champignon. L'inoculum fongique à base d'alginate est peu encombrant et se conserve facilement au réfrigérateur. Il est apporté à raison



**Figure 26**  
**Protocole de fabrication des billes d'alginate de sodium.**  
(Source : R. Duponnois)

de 100 ml par plant et mélangé au sol ou apporté au contact des racines. Dans les billes d'alginate, le mycélium est protégé et présente une activité métabolique intense (LE TACON *et al.*, 1997).

### **Supports cultureux pour la mycorhization contrôlée**

Les supports cultureux peuvent être des plaques de semi-bouturage ou de bouturage contenant 28 à 260 alvéoles par plaque. Ces plaques ne conviennent que pour des plantes ayant de petits systèmes racinaires (ex. : eucalyptus, acacias australiens). D'autres récipients plus élaborés comme les M containers (RIEDECKER, 1978) et les Spencer-Lemaire (Rootainers, Spencer-Lemaire Industries Ltd, Edmonson, Alberta, Canada) permettent de visualiser l'évolution de la mycorhization sans détruire le système racinaire. Toutefois, ce matériel est coûteux et n'est utilisé que dans des conditions particulières (expériences en laboratoire). Dans les pépinières de production courante en zone tropicale, les plants sont couramment élevés dans des sachets en plastique.

---

## CONCLUSION

Les techniques de biologie moléculaire ont bouleversé les approches classiques de caractérisation et d'identification des sporophores et d'ECM. Les sporophores ont la particularité de présenter des phénotypes très variés pour des taxons proches, voire au sein d'une même espèce. En fonction de l'environnement (nature du substrat), une même espèce de champignon peut développer des morphologies différentes, ou à l'inverse des espèces différentes peuvent présenter des morphologies semblables. Des spécimens de champignons peuvent être nommés différemment par les mycologues alors qu'il s'agit souvent de la même espèce. L'identification des champignons ectomycorhiziens à partir des sporophores pose également des problèmes liés au caractère sporadique des fructifications, à la surestimation des épigés par rapport aux hypogés lors des inventaires, à l'absence de concordance entre l'abondance des sporophores et des ECM, etc. Les études sur la diversité morphologique des sporophores restent indispensables, ne serait-ce que pour nommer les champignons. Cependant, elles doivent être couplées avec l'analyse de la diversité des ECM pour avoir une image représentative de la diversité des communautés fongiques. La plupart des travaux sur la biologie et la génétique des populations de champignons sont maintenant basés sur l'analyse des sporophores et des ECM.

Les méthodes d'isolement du mycélium et de synthèse mycorhizienne n'ont pas connu d'avancées majeures ces dix dernières années. Malgré tout, elles sont indispensables non seulement pour obtenir des souches fongiques pour reconstituer

la symbiose et étudier son métabolisme, mais aussi pour la mycorhization contrôlée. Nous avons montré que pour les synthèses axéniques, la technique du *paper sandwich* convient parfaitement aux plantes à petites graines comme les eucalyptus, les acacias australiens, les pins, alors que les tubes sont plus appropriés pour les plantes à grosses graines comme *A. africana*. Pour les techniques de synthèse non axénique, le minirhizotron est adapté aux plantes à grosses graines et le sachet plastique aux plantes à petites graines.

La production d'inoculum à grande échelle et à moindre coût reste une contrainte majeure pour le développement de la mycorhization contrôlée en milieu tropical. L'incorporation de spores dans l'eau d'arrosage est la méthode la plus pratique et la moins coûteuse pour des inoculations à grande échelle. Quelques exemples d'inoculums utilisés pour la mycorhization contrôlée en Afrique tropicale sont présentés dans le chapitre 5 de cet ouvrage.

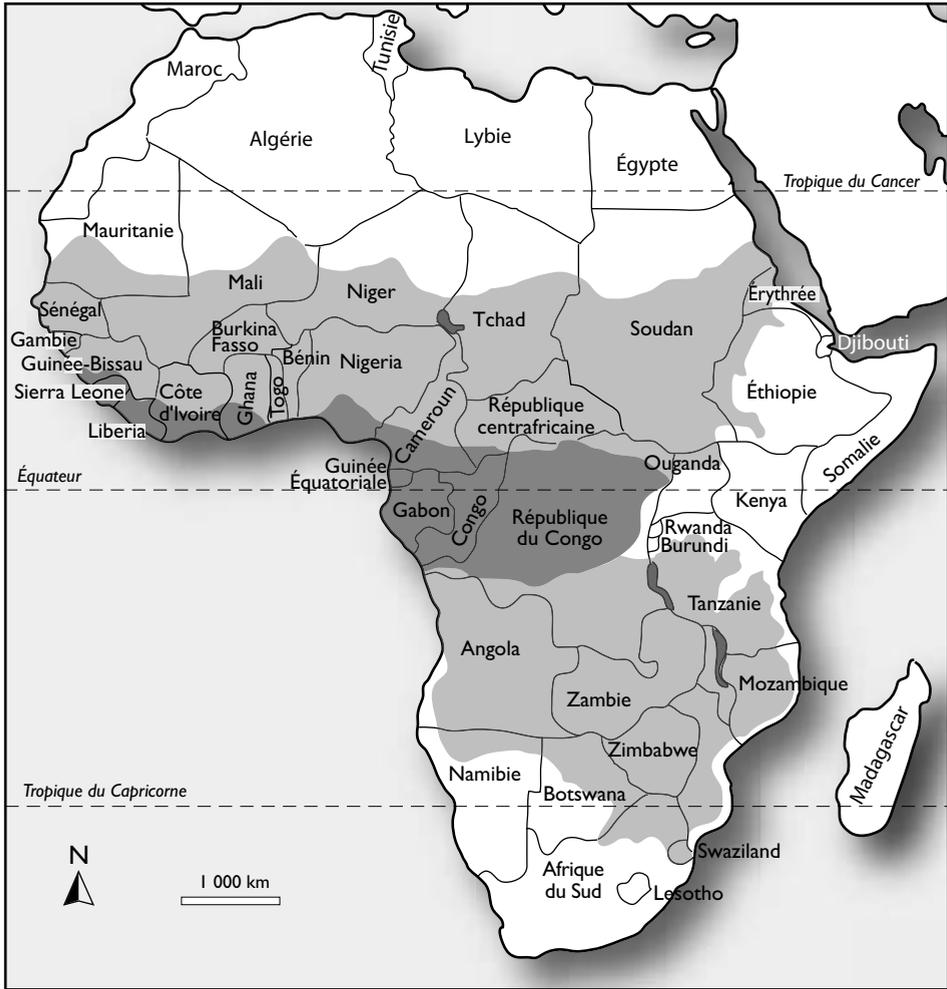
# Diversité des champignons ectomycorhiziens et des ectomycorhizes des arbres forestiers natifs d'Afrique de l'Ouest

## INTRODUCTION

---

La superficie totale des forêts en Afrique est estimée à 650 millions d'hectares, soit 21,8 % de la surface totale des terres et 16,8 % du couvert forestier mondial (FAO, 2009). La distribution des massifs forestiers est variable en Afrique. L'Afrique du Nord et l'Afrique de l'Ouest sont les moins boisées du continent principalement à cause de l'aridité de ces régions alors que l'Afrique centrale (ex. : bassin du Congo), très humide avec pour végétation dominante la forêt ombrophile, couvre 40 % des forêts du continent (fig. 27). L'Afrique de l'Ouest ne représente que 14,3 % du couvert forestier du continent en partie localisé dans la partie côtière humide.

La zone ouest-africaine regroupe 16 pays : Bénin, Burkina Faso, Cap-Vert, Côte d'Ivoire, Gambie, Ghana, Guinée, Guinée-Bissau, Liberia, Mali, Mauritanie, Niger, Nigeria, Sénégal, Sierra Leone et Togo. Elle est située en partie dans la région guinéenne et soudano-zambézienne au sens de WHITE (1983). On y trouve plusieurs types forestiers dont des forêts denses ombrophiles sempervirentes, des forêts semi-décidues, des galeries forestières, des forêts claires, des savanes arborées, des steppes à épineux et de la végétation désertique (SCHNELL, 1986). La différenciation du couvert végétal résulte des différents climats et des pratiques anthropiques (ex. : coupes abusives, pâturage extensif, agriculture sur brûlis, passages des feux courants). La pression anthropique sur le couvert végétal est très marquée car les populations sont tributaires des produits forestiers pour leur survie. De plus, les prélèvements forestiers ne sont pas compensés par la régénération naturelle et les plantations forestières. La forte pression démographique entraîne donc une réduction du couvert forestier, une dégradation des ressources en bois d'œuvre et produits non ligneux, ainsi qu'une perte importante de la diversité floristique et faunique. Les sols de forêt étant caractérisés par la grande diversité de leurs micro-organismes, la disparition des forêts entraîne une baisse importante de l'activité biologique et de la fertilité des sols. La disparition irréversible de multiples micro-organismes du sol comprend de nombreuses espèces utiles de champignons et de bactéries. Or la plupart des grands arbres des forêts ouest-africaines sont associés au niveau de leurs racines à des micro-organismes du sol indispensables à leur croissance et à la régénération de la forêt. Parmi ceux-ci, des champignons du sol développent avec les racines des arbres des associations symbiotiques appelées mycorhizes, universellement répandues en particulier dans les forêts tropicales naturelles.



**Figure 27**  
 Principales divisions phytogéographiques de l'Afrique selon WHITE (1983) ; la région guineo-congolaise (trame foncée) et les régions soudanienne et zambézienne (trame claire).

## STATUT MYCORHIZIEN DES FORÊTS TROPICALES NATURELLES

La majorité des essences forestières des régions tempérées et boréales vivent en symbiose avec des champignons ectomycorhiziens (SMITH et READ, 2008). En revanche, dans les régions tropicales et subtropicales d'Afrique, d'Asie du Sud-Est, d'Australie et d'Amérique où la diversité botanique est très grande, ce sont les champignons

mycorhiziens à arbuscules qui prédominent (REDHEAD, 1977 ; WARCUP, 1980 ; HÖGBERG , 1986 ; MALLOCH *et al.*, 1980 ; CHALERMPOGSE, 1987 ; BÉREAU *et al.*, 1997 ; ONGUENE et KUYPER, 2002 ; WANG et QIU, 2006). Les inventaires sur le statut symbiotique des arbres forestiers des régions tropicales indiquent une nette prédominance des MA (endotrophie) dans 85 % des taxons végétaux par rapport aux ECM qui représentent approximativement moins de 5 % des arbres (SMITH et READ, 2008). En Thaïlande, sur 52 arbres examinés 14 sont à ECM et 38 présentent des MA (CHALERMPOGSE, 1987). Au Nigeria, Redhead (1968 a) signale que sur 51 espèces végétales, 3 seulement sont à ECM. RAMBELLI (1973) observe également une faible fréquence des espèces à ECM en Côte d'Ivoire. En Tanzanie, HÖGBERG et NYLUND (1981) notent que sur 47 espèces indigènes recensées, 40 présentent des MA, 6 des ECM et 1 des ectoendomycorhizes. Au Cameroun, NEWBERY *et al.* (1988) indiquent que sur 55 espèces végétales examinées, 32 possèdent des MA et 23 sont à ECM. ONGUENE et KUYPER (2002) confirment également cette tendance au Cameroun. Au Sénégal, THOEN et BÂ (1989) ont inventorié seulement 2 essences forestières indigènes à ECM. Cette rareté des arbres à ECM est également observée dans des forêts sèches du Burkina Faso et dans des forêts humides de Guinée (THOEN et DUCOUSSO, 1989 a ; SANON *et al.*, 1997 ; RIVIÈRE *et al.* 2007). Dans des forêts néotropicales (ex. : Guyane française, Guyana, Seychelles), les arbres présentent aussi très peu d'espèces à ECM (BÉREAU *et al.*, 1997 ; HENKEL *et al.*, 2002 ; HAUG *et al.*, 2004 ; TEDERSOO *et al.*, 2007). Cependant, il existe des forêts tropicales où prédominent les ECM : les forêts claires à *Brachystegia*, *Isoberlinia* et *Julbernardia dewevrei* dans le bassin du Congo, les forêts à Dipterocarpaceae du Sud-Est asiatique et les forêts à *Decymbe corymbosa* en Amérique du Sud (DE ALWIS et ABEYNAYAKE, 1980 ; HÖGBERG et NYLUND, 1981 ; HENKEL *et al.*, 2002 ; MCGUIRE, 2007).

Dans les régions tropicales et subtropicales d'Afrique, d'Asie du Sud-Est, d'Australie et d'Amérique, l'ectotrophie est présente dans des espèces d'arbres, d'arbustes, d'herbacées et de lianes dans les familles et sous-familles suivantes : Fabaceae/Caesalpinioideae (ex. : *A. africana*), Fabaceae/Mimosoideae (ex. : *Acacia holosericea*), Fabaceae/Papilionoideae (ex. : *Pericopsis angolensis*), Myrtaceae (ex. : *Eucalyptus camaldulensis*), Proteaceae (ex. : *Faurea saligna*), Casuarinaceae (ex. : *Casuarina equisetifolia*), Dipterocarpaceae (ex. : *Monotes kerstingii*), Polygonaceae (ex. : *Coccoloba uvifera*), Nyctaginaceae (ex. : *Pisonia grandis*), Lauraceae (ex. : *Cinnamomum zeylanicum*), Rhamnaceae (ex. : *Pomaderris aspera*), Rubiaceae (ex. : *Opercularia varia*), Fagaceae (ex. : *Lithocarpus sundaicus*), Sapotaceae (ex. : *Manilkara* sp.), Sapindaceae (ex. : *Acer campestre*), Sterculiaceae (ex. : *Lasiopetalum behrii*), Thymelaeaceae (ex. : *Pimelia spathulata*), Apiaceae (ex. : *Platysace heterophylla*), Euphorbiaceae (ex. : *Poranthera microphylla*), Phyllanthaceae (ex. : *Uapaca guineensis*), Gnetaceae (ex. : *Gnetum africanum*), Sarcolaenaceae (ex. : *Sarcolaena multiflora*), Asteropeiaceae (ex. : *Asteropeia amblyocarpa*) et Pinaceae (ex. : *Pinus caribaea*) (MIKOLA, 1970 ; DE ALWIS et

ABEYNAYAKE, 1980 ; WARCUP, 1980 ; HÖGBERG et NYLUND, 1981 ; ALEXANDER et HÖGBERG, 1986 ; BÂ *et al.*, 1987 ; NEWBERY *et al.*, 1988 ; LE TACON *et al.*, 1989 ; THOEN et BÂ, 1989 ; THOEN et DUCOUSSO, 1989 a ; BÉREAU *et al.*, 1997 ; SANON *et al.*, 1997 ; TORTI et COLEY, 1999 ; BÂ *et al.*, 2000 ; ONGUENE et KUYPER, 2001 ; HENKEL *et al.*, 2002 ; DUCOUSSO *et al.*, 2004 a ; HAUG *et al.*, 2004 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007 ; TEDERSOO *et al.*, 2007 ; DUCOUSSO *et al.*, 2008).

## STATUT ECTOMYCORHIZIEN DES ARBRES NATIFS D'AFRIQUE TROPICALE

---

En Afrique tropicale, les ECM sont présentes dans 9 familles ou sous-familles d'arbres : Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae, Phyllanthaceae, Gnetaceae, Papilionoideae, Proteaceae, Sapotaceae, Asteropeiaceae et Sarcolaenaceae (tabl. XII). Parmi les espèces d'arbres à ECM, les Caesalpinioideae sont les plus représentées en nombre d'espèces. Elles comportent des arbres à usages multiples qui jouent un rôle majeur en foresterie et agroforesterie (THIÈS, 1995). Ce sont surtout des essences forestières (ex. : *Brachystegia*, *Isoberlinia*, *Afzelia*) à bois d'œuvre et de service à forte valeur ajoutée. Dans cette sous-famille, des ECM sont principalement observées dans la tribu des Amherstieae (14 genres) et des Detarieae (1 genre). C'est aussi le cas en Asie du Sud-Est et en Amérique tropicale où les arbres à ECM sont trouvés dans la tribu des Amherstieae (CHALERMPOGSE, 1987 ; HENKEL *et al.*, 2002). Par contre, dans la tribu des Caesalpinieae, des Cassieae et des Cercidieae, seules trois espèces d'arbres, *Erythrophleum succirubrum* (Caesalpinieae), *Cassia garrettiana* (Cassieae) et *Bauhinia malabarica* (Cercidieae) endémiques de Thaïlande, possèdent des ECM (CHALERMPOGSE, 1987).

Des espèces d'arbres à ECM possèdent aussi des MA et (ou) des nodules. Quelques Amherstieae (ex. : *Gilbertiodendron dewevrei*, *Anthoantha fragans* et *Tetraberlinia bifoliolata*) et Detarieae (ex. : *Afzelia bipendensis* et *A. pachyloba*) présentent les deux types de mycorhizes. Toutefois, la majorité des Detarieae est colonisée par des champignons mycorhiziens à arbuscules (NEWBERY *et al.*, 1988 ; ONGUENE et KUYPER, 2001). La nodulation des Caesalpinioideae concerne environ 23 % des espèces examinées (ALLEN et ALLEN, 1981 ; DE FARIA *et al.*, 1989). Elle est quasiment absente chez les espèces à ECM appartenant aux Amherstieae, Detarieae et Cercidieae. Elle semble cependant plus fréquente chez les Caesalpinieae et les Cassieae où prédominent les MA. Autrement dit, chez les Caesalpinioideae, la nodulation coexiste exclusivement avec des MA sauf chez l'espèce ectotrophe, *Afzelia quanzensis* (HÖGBERG et NYLUND, 1981) dont la nodulation n'a pas été cependant confirmée par des études plus récentes (MUNYANZIZA et KUYPER, 1995 ; BÂ *et al.*, 2002). Le

statut symbiotique de la Papilionoideae *Pericopsis angolensis* diffère selon le lieu d'échantillonnage des racines. L'arbre possède des ECM en Zambie (ALEXANDER et HÖGBERG, 1986 ; HÖGBERG et PEARCE, 1986), des nodules au Zimbabwe (CORBY, 1974), des MA et des nodules en Tanzanie (HÖGBERG, 1982). Les trois types de symbiose (nodules, MA et ECM) ne semblent pas coexister sur *P. angolensis* comme sur les Mimosoideae (ex. : *Acacia holosericea*) et Casuarinaceae (ex. : *Casuarina equisetifolia*) introduites en Afrique tropicale (WARCUP, 1980 ; REDDELL *et al.*, 1986 ; BÂ *et al.*, 1987 ; LE TACON *et al.*, 1989 ; BÂ *et al.*, 1994 a). Pour ce qui est des autres familles d'arbres à ECM (Dipterocarpaceae, Phyllanthaceae et Sapotaceae), c'est bien la coexistence des deux types de mycorhize qui semblent prévaloir dans la plupart des cas. Il en est de même pour l'arbuste *F. saligna* (Proteaceae) et la liane *G. africanum* (Gnetaceae). La plupart des Sarcolaenaceae et des Asteropeiaceae, deux familles endémiques de Madagascar, possèdent les deux types de mycorhize.

**Tableau XII**  
**Statut symbiotique et distribution géographique**  
**de quelques espèces d'arbres, d'arbustes, d'herbacées et de lianes**  
**natives d'Afrique tropicale.**  
**Mycorhizes à arbuscules<sup>(a)</sup>, ectomycorhizes<sup>(b)</sup>**

Groupe taxonomique	Nodule	MA <sup>(a)</sup>	ECM <sup>(b)</sup>	Pays
<b>Asteropeiaceae</b>				
<i>Asteropeia amblycarpa</i> Tul. *	-	nd	+	Madagascar <sup>anonyme</sup>
<i>A. densiflora</i> Baker *	-	+	+	Madagascar <sup>anonyme</sup>
<i>A. micraster</i> Hallier f. *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>A. multifolia</i> Thou *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>A. rhopaloides</i> (Baker) Baill. *	-	nd	+	Madagascar <sup>anonyme</sup>
<b>Dipterocarpaceae</b>				
<i>Marquesia macroura</i> Gilg. *	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>M. acuminata</i> (Gilg) R. E. Fr. *	-	+	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>Monotes africana</i> (Welw.) Adc. *	-	-	+	Zambie <sup>11</sup>
<i>M. elegans</i> Gilg. *	-	-	+	Zambie <sup>11</sup>
"	-	-	+	Tanzanie <sup>14</sup>
<i>M. kerstingii</i> Gilg. *	-	-	+	Burkina Faso <sup>5</sup>
<b>Fabaceae</b>				
<b>Caesalpinioideae</b>				
<b>Detarieae</b>				
<i>Afzelia africana</i> Sm. *	-	-	+	Ghana <sup>1</sup>
"	-	-	+	Nigeria <sup>2</sup>

Tableau XII (suite)

Groupe taxonomique	Nodule	MA <sup>(a)</sup>	ECM <sup>(b)</sup>	Pays
<i>Afzelia africana</i> Sm. *	-	-	+	Sénégal <sup>3</sup>
“	-	+	+	Guinée <sup>4</sup>
“	-	-	+	Burkina Faso <sup>5</sup>
<i>A. bella</i> Harms *	-	-	+	RD Congo <sup>6</sup>
“	-	-	+	Nigeria <sup>2</sup>
“	-	-	+	Guinée <sup>16</sup>
“	-	+	+	Cameroun <sup>22</sup>
<i>A. bipendensis</i> Harms *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
“	-	+	+	Cameroun <sup>8</sup>
“	-	+	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>A. bracteata</i> T. Vogel. *	-	-	+	Guinée <sup>4</sup>
<i>A. pachyloba</i> Harms *	-	+	+	Cameroun <sup>7, 8</sup>
<i>A. quanzensis</i> Welw. *	+	-	+	Tanzanie <sup>9</sup>
“	-	-	+	Tanzanie <sup>10</sup>
“	+	-	-	Zimbabwe <sup>26</sup>
“	-	-	+	Kenya <sup>20</sup>
<b>Amherstieae</b>				
<i>Anthonotha cladantha</i> (Harms) Léon. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
<i>A. crassifolia</i> (Baill.) Léon. *	-	-	+	Guinée <sup>4</sup>
<i>A. fragans</i> (Bak. f.) Exell & Hillc. *	-	-	+	Cameroun <sup>7, 8</sup>
“	-	+	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>A. lamprophylla</i> (Harms) Léon. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
<i>A. macrophylla</i> P. Beauv. *	-	-	+	Cameroun <sup>7, 8</sup>
“	-	-	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>Aphanocalyx margininervatus</i> Léon. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
<i>A. cynometroides</i> Oliver *	-	-	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>Berlinia bracteosa</i> Benth. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
<i>B. confusa</i> Hoyle *	-	-	+	Cameroun <sup>26</sup>
<i>B. crabiana</i> Bak. f. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
<i>B. grandiflora</i> (Vahl) Hutch. & Dalziel *	-	nd	+	Burkina Faso <sup>31</sup>
<i>Berlinia</i> sp. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
“	-	+	+	Cameroun <sup>20</sup>

Tableau XII (suite)

Groupe taxonomique	Nodule	MA <sup>(a)</sup>	ECM <sup>(b)</sup>	Pays
<i>Brachystegia allenii</i> Burt Davy & Hutch.*	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>Brachystegia bohemi</i> Taub.*	-	-	+	Tanzanie <sup>11</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. bussei</i> Harms.*	-	-	+	Tanzanie <sup>11</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. cynometroides</i> Harms.*	-	+	+	Cameroun <sup>8, 25</sup>
<i>B. eurycoma</i> Harms.*	-	-	+	Tanzanie <sup>12</sup>
“	-	-	+	Cameroun <sup>8</sup>
“	-	-	+	Nigeria <sup>2</sup>
<i>B. floribunda</i> Benth.*	-	-	+	Zambie <sup>11</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. glaberrima</i> R. E. Fr.*	-	-	+	Zambie <sup>12</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. laurentii</i> (De Wild.) Louis & Hoyle*	-	-	+	RD Congo <sup>6</sup>
<i>B. longifolia</i> Benth.*	-	-	+	Zambie <sup>11</sup>
“	-	-	+	Tanzanie <sup>14</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. manga</i> De Wild.*	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. microphylla</i> Harms.*	-	-	+	Tanzanie <sup>11, 14</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. nigerica</i> Hoyle & A. Jones*	-	-	+	Nigeria <sup>27</sup>
<i>B. spiciformis</i> Benth.*	-	-	+	Zambie <sup>11</sup>
“	-	-	+	Tanzanie <sup>9</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. taxifolia</i> Harms.*	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. utilis</i> Burt Davy & Hatch*	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. wangermeeana</i> De Wild.*	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>B. zenzeri</i> Harms.*	-	-	+	Cameroun <sup>8</sup>
<i>Cryptosepalum tetraphyllum</i> (Hook. f.) Benth.*	-	nd	+	Guinée <sup>16</sup>
<i>Didelotia africana</i> Baill.*	-	-	+	Cameroun <sup>7, 8</sup>
“	-	+	+	Cameroun <sup>20</sup>

Tableau XII (suite)

Groupe taxonomique	Nodule	MA <sup>(a)</sup>	ECM <sup>(b)</sup>	Pays
<i>D. letouzeyi</i> Pellegr. *	-	-	+	Cameroun <sup>8</sup>
“	-	-	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>Gilbertiodendron brachystegioides</i> (Harms) J. Leonard *	-	-	+	Cameroun <sup>7, 8</sup>
<i>G. demonstrans</i> (Baill.) Léon. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
<i>G. dewevrei</i> (De Wild.) *	-	-	+	RD Congo <sup>15</sup>
“	-	-	+	Cameroun <sup>7, 8</sup>
“	-	+	+	RD Congo <sup>19</sup>
<i>G. limba</i> (Scott Elliot) J. Leonard *	-	-	+	Guinée <sup>16</sup>
<i>G. ogoonense</i> (Pell.) *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
<i>Gilbertiodendron</i> sp. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
<i>Gilbertiodendron</i> sp. 1 *	-	-	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>Gilbertiodendron</i> sp. 2 *	-	+	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>Isoberlinia angolensis</i> (Benth. Hogle et Brenan) *	-	-	+	Zambie <sup>7</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>I. dalziellii</i> Craib. & Stapf. *	-	-	+	Burkina Faso <sup>5</sup>
<i>I. doka</i> Craib. & Stapf. *	-	-	+	Burkina Faso <sup>5</sup>
<i>Julbernardia globiflora</i> (Benth.) Troupin *	-	-	+	Tanzanie <sup>14</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>J. paniculata</i> (Benth.) Troupin *	-	-	+	Zambie <sup>11</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>J. seretii</i> (De Wild.) Troupin *	-	-	+	RD Congo <sup>17,18</sup>
“	-	-	+	Cameroun <sup>7, 8</sup>
“	-	+	+	RD Congo <sup>19</sup>
<i>M. bisulcata</i> A. Chev. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
“	-	-	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>Monopetalanthus microphyllus</i> Harms *	-	-	+	Cameroun <sup>7, 8</sup>
<i>M. letestui</i> Pellegr. *	-	-	+	Cameroun <sup>8</sup>
<i>Monopetalanthus</i> sp. *	-	-	+	RD Congo <sup>6</sup>
<i>Monopetalanthus</i> sp. nov. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>

Tableau XII (suite)

Groupe taxonomique	Nodule	MA <sup>(a)</sup>	ECM <sup>(b)</sup>	Pays
<i>Monopetalanthus</i> sp. *	-	+	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>Paraberlinia bifoliolata</i> Pellegr. *	-	-	+	Cameroun <sup>8</sup>
<i>Paramacrolobium coeruleum</i> (Taub.) Léon *	-	-	+	RD Congo <sup>18</sup>
“	-	-	+	Guinée <sup>16</sup>
<i>P. flagrans</i> (Bak.) Out. *	-	-	+	RD Congo <sup>6</sup>
<i>Pelligriniodendron diphylum</i> (Harms) J. Léonard *	-	-	+	Guinée <sup>16</sup>
<i>Tetraberlinia bifoliolata</i> (Harms.) Hauman *	-	-	+	Cameroun <sup>7, 8</sup>
“	-	+	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>T. moreliana</i> Aubr. *	-	-	+	Cameroun <sup>7</sup>
“	-	-	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>Toubaouate brevipaniculata</i> (J. Léonard) Aubr. & Pellegr. *	-	-	+	Cameroun <sup>8</sup>
<b>Papilionoideae</b>				
<b>Sophoraceae</b>				
<i>Pericopsis angolensis</i> (Bak.) van Meeuwen *	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>11</sup>
“	+	-	-	Zimbabwe <sup>26</sup>
“	+	+	-	Tanzanie <sup>14</sup>
<b>Phyllanthaceae</b>				
<i>Uapaca acuminata</i> (Hutch.) Pax & K. Hoffn *	-	-	+	Cameroun <sup>25</sup>
<i>U. benguelensis</i> Müll. Arg. *	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>U. bojeri</i> Baillon *	-	+	+	Madagascar <sup>29</sup>
<i>U. chevalieri</i> Beille *	-	-	+	Guinée <sup>4</sup>
<i>U. ferruginea</i> Baill. *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>U. guineensis</i> Müll. Arg. *	-	+	+	Sénégal <sup>3</sup>
“	-	+	+	Guinée <sup>4</sup>
“	-	+	+	Burkina Faso <sup>5</sup>
“	-	-	+	Cameroun <sup>8</sup>

Tableau XII (suite)

Groupe taxonomique	Nodule	MA <sup>(a)</sup>	ECM <sup>(b)</sup>	Pays
<i>U. kirkinia</i> Müll. Arg. *	-	-	+	Tanzanie <sup>11</sup>
“	-	+	+	Zambie <sup>14</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>U. littoralis</i> Denis *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>U. nitida</i> Müll. Arg. *	-	-	+	Zambie <sup>11</sup>
“	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>U. pilosa</i> Hutch. *	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>U. robynsii</i> De Wild. *	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>U. sansibarica</i> Pax. *	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<i>U. somon</i> Aub. Linn. *	-	+	+	Burkina Faso <sup>5</sup>
<i>U. staudtii</i> Pax. *	-	+	+	Cameroun <sup>7</sup>
“	-	+	+	Cameroun <sup>20</sup>
<i>U. thouarsii</i> Baill. & Denis *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>U. togoensis</i> Pax. *	-	-	+	Nigeria <sup>28</sup>
<i>U. vanhouttei</i> De Wild. *	-	-	+	Cameroun <sup>25</sup>
<b>Gnetaceae</b>				
<i>Gnetum africanum</i> Welw. **	-	-	+	RD Congo <sup>23</sup>
“	-	-	+	Cameroun <sup>24</sup>
<i>G. buchholzianum</i> Engl. **	-	-	+	Cameroun <sup>25</sup>
<i>Gnetum</i> sp. **	-	+	+	Cameroun <sup>25</sup>
<b>Proteaceae</b>				
<i>Faurea saligna</i> Harv. ***	-	-	+	Zambie <sup>13</sup>
<b>Sapotaceae</b>				
<i>Manilkara</i> sp. *	-	+	+	RD Congo <sup>19</sup>
<b>Sarcolaenaceae</b>				
<i>Leptolaena paucifolia</i> Thouars *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>L. multiflora</i> Thouars *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>Leptolaena</i> sp. 1 *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>Leptolaena</i> sp. 2 *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>Sarcolaena eriophora</i> Thou. *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>

Tableau XII (suite)

Groupe taxonomique	Nodule	MA <sup>(a)</sup>	ECM <sup>(b)</sup>	Pays
<i>S. grandifolia</i> Thou. *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>S. multiflora</i> Thouars *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>S. oblongifolia</i> F. Gérard *	-	nd	+	Madagascar anonyme
<i>Schizolaena elongata</i> Lowry *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>S. exinvolucrata</i> Lowry *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>Schizolaena</i> sp. *	-	+	+	Madagascar <sup>32</sup>
<i>S. microphylla</i> H. Perrier *	-	nd	+	Madagascar anonyme
<i>Xyloolaena humbertii</i> Cavaco *	-	nd	+	Madagascar anonyme

+ Présence ; - absence ; nd, non déterminé ; Arbre \* ; Liane \*\* ; Arbuste \*\*\*.

(Source : <sup>1</sup> JENIK et MENSAH, 1967 ; <sup>2</sup> REDHEAD, 1968 a ; <sup>3</sup> THOEN et BÂ, 1989 ; <sup>4</sup> THOEN et DUCOUSSO, 1989 a ; <sup>5</sup> SANON *et al.*, 1997 ; <sup>6</sup> FASSI et FONTANA, 1962 ; <sup>7</sup> NEWBERY *et al.*, 1988 ; <sup>8</sup> ONGUENE et KUYPER, 2001 ; <sup>9</sup> HÖGBERG et NYLUND, 1981 ; <sup>10</sup> MUNYANZIZA et KUYPER, 1995 ; <sup>11</sup> ALEXANDER et HÖGBERG, 1986 ; <sup>12</sup> REDHEAD, 1979 ; <sup>13</sup> HÖGBERG et PEARCE, 1986 ; <sup>14</sup> HÖGBERG, 1982 ; <sup>15</sup> PEYRONEL et FASSI, 1957 ; <sup>16</sup> RIVIÈRE *et al.*, 2007 ; <sup>17</sup> FASSI et FONTANA, 1961 ; <sup>18</sup> PEYRONEL et FASSI, 1960 ; <sup>19</sup> TORTI et COLEY, 1999 ; <sup>20</sup> MOYERSOEN et FITTER, 1999 ; <sup>21</sup> DUCOUSSO *et al.*, 2004 a ; <sup>22</sup> ALEXANDER, 1987 ; <sup>23</sup> FASSI, 1957 ; <sup>24</sup> TAMBE BECHEM et ALEXANDER, 2009 ; <sup>25</sup> ONGUENE, 2000 ; <sup>26</sup> CORBY, 1974 ; <sup>27</sup> REDHEAD, 1968 b ; <sup>28</sup> REDHEAD, 1974 ; <sup>29</sup> RAMANANKIERANA *et al.*, 2007 ; <sup>30</sup> MARTIN *et al.*, 1998 a ; <sup>31</sup> SANON *et al.*, 2009 ; <sup>32</sup> DUCOUSSO *et al.*, 2008)

On estime qu'il y a 90 espèces d'arbres dont le statut ectomycorhizien est avéré parmi les 353 espèces potentiellement ectotrophes, ce qui est très peu par rapport au nombre d'arbres des régions tropicales, mais élevé si on le compare au nombre d'espèces ectotrophes des régions tempérées (tabl. XII et XIII). Le statut ectomycorhizien n'ayant été examiné que sur 25 % d'espèces d'arbres, beaucoup reste encore à faire en matière de simples observations. Au vu des données récentes de la littérature, les inventaires ne seraient pas exhaustifs et les arbres à ECM ne se limiteraient pas aux seules familles déjà connues. En effet, la découverte récente de deux nouvelles familles d'arbres (Sarcocaulaceae et Asteropiaceae) et de deux nouveaux genres à ECM dans la sous-famille des Caesalpinioideae (*Cryptosepalum* et *Pelligriniodendron*), respectivement à Madagascar et en Guinée forestière, doit nous amener à reconsidérer une opinion largement répandue selon laquelle l'ectotrophie des arbres tropicaux est rare et spécifique (BÂ *et al.*, 2000 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007 ; DUCOUSSO *et al.*, 2008). En effet, non seulement le statut ectomycorhizien des arbres reste peu connu dans les forêts tropicales où la diversité en espèces végétales est beaucoup plus riche que dans les forêts tempérées, mais aussi les champignons ectomycorhiziens associés aux arbres tropicaux présentent une grande diversité tout à fait comparable à ce que l'on peut observer dans les forêts tempérées.

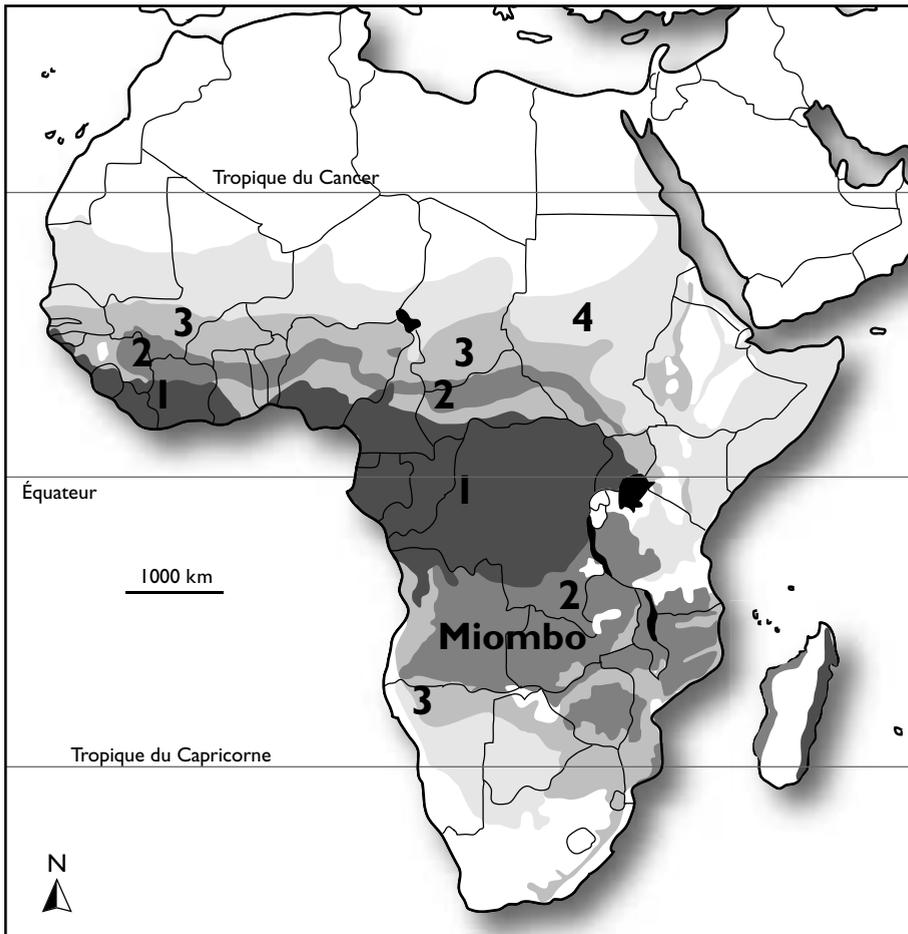
**Tableau XIII**  
Fréquence des espèces d'arbres, d'arbustes, d'herbacées  
et de lianes à ECM natives d'Afrique tropicale

Groupes taxonomiques	Genres	Nbre total d'espèces	Nbre total d'espèces examinées	Espèces examinées (%)
<b>Asteropeiaceae</b>	<i>Asteropeia</i>	8	4	50
<b>Dipterocarpaceae</b>	<i>Marquesia</i>	4	2	50
<b>Fabaceae</b>	<i>Monotes</i> *	36	3	8
<b>Caesalpinioideae</b>				
Detarieae	<i>Afzelia</i> *	7	6	86
Amherstieae	<i>Anthonota</i> *	30	5	16
	<i>Aphanocalyx</i>	3	1	33
	<i>Berlinia</i> *	18	3	17
	<i>Brachystegia</i>	36	13	36
	<i>Cryptosepalum</i> *	11	1	9
	<i>Didelotia</i>	12	1	8
	<i>Gilbertiodendron</i> *	28	6	21
	<i>Isoberlinia</i> *	5	3	60
	<i>Julbernardia</i>	11	3	27
	<i>Microberlinia</i>	2	2	100
	<i>Monopetalanthus</i>	20	5	25
	<i>Paramacrolobium</i> *	2	2	100
	<i>Pelligriniodendron</i> *	1	1	100
	<i>Tetraberlinia</i>	3	3	66
	<i>Toubaouate</i>	1	1	100
<b>Papilionoideae</b>	<i>Pericopsis</i>	3	1	33
<b>Phyllanthaceae</b>	<i>Uapaca</i> *	50	11	22
<b>Gnetaceae</b>	<i>Gnetum</i>	3	3	100
<b>Proteaceae</b>	<i>Faurea</i>	18	1	5,5
<b>Sapotaceae</b>	<i>Manilkara</i>	20	2	10
<b>Sarcolaenaceae</b>	<i>Leptolaena</i>	6	2	33
	<i>Sarcolaena</i>	3	2	66
	<i>Schizolaena</i>	7	3	42,8
	<i>Xyloolaena</i>	5	1	20
<b>TOTAL</b>	28	353	91	25,4

\* Genres ayant au moins une espèce à ectomycorhize en Afrique de l'Ouest.  
(Source : récapitulatif du tabl. XII)

# DISTRIBUTION PHYTOGÉOGRAPHIQUE DES ARBRES ECTOTROPHES EN AFRIQUE TROPICALE

En Afrique tropicale, les arbres ectotrophes sont distribués principalement dans la région guinéo-congolaise et dans une moindre mesure dans les régions zambéziennes et soudanienne au sens de WHITE (1983) (fig. 28). La région guinéo-congolaise



**Figure 28**  
Subdivisions phytogéographiques du continent africain ;  
(1) forêts tropicales humides de la région guinéo-congolaise,  
(2) forêts claires de la région soudano-guinéenne,  
(3) savanes boisées de la région soudano-zambéziennes,  
(4) steppe boisée de la région soudano-sahélienne.  
(Source : N. Fauvet, Cirad-Forêt, 1996)

comporte des forêts denses ombrophiles sempervirentes ou semi-sempervirentes et des galeries forestières (SCHNELL, 1986). Dans les forêts ombrophiles sempervirentes de basse altitude, les Caesalpinioideae à ECM peuvent constituer des groupements floristiques dominants (SCHNELL, 1986). C'est le cas des forêts à *Gilbertiodendron dewevrei*, *Julbernardia seretii* et *Brachystegia laurentii* qui constituent 96 % de la strate supérieure du massif forestier congolais. C'est dans cette région que se trouve d'ailleurs le plus grand nombre de Caesalpinioideae à ECM (THOEN, 1993).

La région zambézienne est dominée par des groupements herbeux xériques et des forêts claires (SCHNELL, 1986). Les forêts claires sont dominées par des Caesalpinioideae arborescentes ectotrophes dont le comportement est souvent grégaire. Au sud de l'équateur (domaine zambézien), les forêts claires du miombo sont plus diversifiées et constituent de vastes massifs forestiers dominés par plusieurs espèces du genre *Brachystegia*, *Isoberlinia*, *Julbernardia*, *Afzelia*, *Uapaca*, *Monotes* et *Marquesia* (SCHNELL, 1986). Au nord de l'équateur (domaine soudanien), les forêts claires sont moins diversifiées et forment des îlots restreints et parfois épars dans les savanes. Elles sont dominées par des essences comme *Isoberlinia*, *Monotes* et *Uapaca*, et couvrent environ 12 % de la surface du continent. Dans d'autres régions du monde, les forêts claires existent notamment en Asie du Sud-Est et sont dominées par des Dipterocarpaceae ectotrophes qui manifestent un grégarisme comparable à celui des Caesalpinioideae ectotrophes des forêts claires d'Afrique tropicale (DE ALWIS et ABEYNAYAKE, 1980 ; HÖGBERG et NYLUND, 1981).

Des arbres à ECM sont observés sporadiquement dans les zones de transition des régions phytogéographiques. Par exemple, en Afrique de l'Ouest, *A. africana* et *U. guineensis* sont des espèces de transition entre la zone guinéo-congolaise et la zone soudanienne (THOEN et BÂ, 1989). Les ECM sont absentes de la zone sahélienne où dominent les arbres possédant des MA.

## MONODOMINANCE DES ARBRES ECTOTROPHES EN AFRIQUE TROPICALE

---

Dans les écosystèmes forestiers, il semble que la diversité des champignons mycorhiziens ne reflète pas la diversité des types de mycorhizes chez les plantes (MALLOCH *et al.*, 1980 ; ALLEN *et al.*, 1995). En effet, l'endotrophie, avec environ 200 espèces de champignons, est répandue dans des forêts tropicales très diversifiées alors que l'ectotrophie, avec plus de 20 000 espèces de champignons, se rencontre plutôt dans des forêts tempérées et boréales relativement pauvres en espèces (ALLEN *et al.*, 1995). Cela suggère que le type de mycorhize pourrait réguler la diversité des espèces végétales.

Dans une expérience en pot où l'on contrôle la composition de la microflore du sol, il a été démontré que la structure de la communauté des Glomales détermine celle d'une douzaine d'espèces végétales calcicoles (VAN DER HEIJDEN *et al.*, 1998). La distribution des deux types de mycorhizes pourrait également suivre le niveau de fertilité des sols (MALLOCH *et al.*, 1980 ; JANOS, 1983 ; HÖGBERG, 1986). L'ectotrophie prédominerait dans les sols riches en matière organique et l'endotrophie serait fréquente dans les sols pauvres (ALLEN *et al.*, 1995). Cette hypothèse repose sur l'aptitude des champignons ectomycorhiziens à utiliser des formes d'azote et de phosphore organiques inaccessibles aux champignons mycorhiziens à arbuscules (ABUZINADAH et READ, 1986 ; READ et PEREZ-MORENO, 2003 ; COURTY *et al.*, 2005). Elle n'est, cependant, pas toujours vérifiée car des champignons ectomycorhiziens sont parfois présents indifféremment dans des sols riches en azote minéral ou organique (BREARLEY *et al.*, 2005). En effet, les ECM ne diffèrent pas des MA par leur capacité à utiliser différentes sources d'azote organique ou minéral marqué au  $^{15}\text{N}$  (HÖGBERG et ALEXANDER, 1995). Dans des forêts néotropicales de Guyana, les ECM ne participent pas directement à la décomposition de la matière organique, mais contribuent significativement à la régénération des semis de l'espèce dominante, *D. corymbosa*, probablement par le biais des réseaux ectomycorhiziens (MAYOR et HENKEL, 2005 ; MCGUIRE, 2007). Dans des forêts du Sud-Est asiatique, les Dipterocarpaceae à ECM poussent sur des sols pourtant pauvres en matière organique. C'est aussi le cas des Caesalpinioideae africaines (ex. : *Brachystegia* spp., *Julbernardia* spp.) qui dominent en nombre d'individus mais aussi en surface boisée dans les forêts claires du miombo en Afrique de l'Est (MALAISSE, 1973 ; BACKÉUS *et al.*, 2006). En Afrique de l'Ouest, *A. africana* se développe sur des sols pauvres en matière organique alors que *U. guineensis* qui possède les deux types de symbiose mycorhizienne croît dans des sols hydromorphes riches en litière peu décomposée (THOEN et BÂ, 1989). De plus, la proportion des MA et des ECM sur des Caesalpinioideae est similaire dans différents horizons (organique, minéral, litière) d'un même sol (MOYERSON *et al.*, 1998). La dominance des ECM ne serait donc pas liée à la matière organique du sol des forêts tropicales (MOYERSON *et al.*, 2001). Une autre hypothèse suggère que les Caesalpinioideae auraient un avantage comparatif grâce à une production massive de grosses graines riches en réserves qui faciliteraient l'établissement des plantules en sous-bois (ALEXANDER et LEE, 2005). En plus des réseaux ectomycorhiziens que les plantules établissent avec les adultes, les réserves cotylédonnaires leur confèreraient une aptitude à régénérer en sous-bois où la lumière et les ressources nutritives seraient limitantes pour des espèces à petites graines (TORTI *et al.*, 2001 ; GREEN et NEWBERY, 2001 ; MAYOR et HENKEL, 2005 ; MCGUIRE, 2007). C'est le cas notamment de la Caesalpinioideae, *Gilbertiodendron dewevrei*, endémique dans le bassin du Congo. En Afrique centrale, cet arbre à ECM constitue des groupements floristiques homogènes souvent dominants dans les forêts ombrophiles sempervirentes (SCHNELL, 1986). Il constitue des peuplements

monospécifiques qui peuvent occuper localement jusqu'à 90 % de la strate arborescente sur des centaines d'hectares du massif forestier congolais (HART *et al.*, 1989 ; HART, 1995). Les forêts à *G. dewevrei* sont entourées de plusieurs types de forêts mixtes comportant des espèces d'arbres et de grands arbustes à MA. *G. dewevrei*, communément appelé « ekobem » au Cameroun, est un arbre qui peut atteindre 30 à 40 m de hauteur. Il a un tempérament d'essence d'ombre, produisant des graines lourdes, ne pouvant régénérer que dans la pénombre des forêts denses et humides. *G. dewevrei* constitue à lui seul des forêts de très grande surface dans la région congolaise centrale et qui s'étend dans l'est du Gabon et dans le sud-est du Cameroun sur de grandes distances en suivant les vallées (AUBREVILLE, 1957). Les déterminants de la monospécificité des peuplements à *G. dewevrei* sont encore peu connus (HART, 1995 ; GROSS *et al.*, 2000 ; HAUG *et al.*, 2004). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer la monospécificité des peuplements purs à *G. dewevrei*. Les cimes de cet arbre sont densément feuillues et le sous-bois est sombre. La régénération à partir des graines, en dépit de la faible luminosité, est plus abondante que les rejets de souches. L'environnement de sous-bois (ex. : faible luminosité, litière foliaire épaisse, carence des sols en azote et phosphore minéral) limiterait la concurrence des espèces végétales héliophiles et exigeantes en nutriments (TORTI *et al.*, 2001). *G. dewevrei* possède aussi des graines lourdes (4 à 5 cm de diamètre, 18 à 26 g en poids sec) qui, du fait de ses réserves, s'enracinerait plus facilement à travers la litière épaisse (5 à 13 cm) que les arbres à petites graines. De plus, en période de fructification intense, la production massive des graines lourdes couvrirait les besoins des prédateurs tout en maintenant une abondante régénération (BLAKE et FAY, 1997 ; HART, 1995 ; HENKEL, 2003). On peut concevoir, en effet, que *G. dewevrei*, à graines lourdes, à régénération abondante, peu exigeantes en nutriments, se développant dans des sous-bois sombres, puissent s'établir et limiter la concurrence des essences héliophiles. Dans la pénombre du sous-bois, les plantules de *G. dewevrei* sont colonisées par des champignons ectomycorhiziens (TORTI et COLEY, 1999). Elles se nourriraient d'abord de leurs cotylédons qui persistent jusqu'à 4 semaines. Une fois ces derniers épuisés de leurs réserves, les plantules deviendraient alors tributaires des nutriments du sol donc des ECM pour leur croissance. Pour s'alimenter en nutriments, les plantules, grâce aux ECM, pourraient avoir accès aussi bien aux formes d'azote, de carbone et de phosphore organiques que minérales (COURTY *et al.*, 2005). Toutefois, MAYOR et HENKEL (2005) ont montré que les ECM de *Dicymbe corymbosa*, une autre Caesalpinioideae monospécifique dans les Guyanes, ne mobiliseraient pas les formes organiques des éléments issus de la litière. On peut donc émettre l'hypothèse que les plantules de *G. dewevrei*, pour avoir accès au carbone dans la pénombre des forêts, se connecteraient aux réseaux ectomycorhiziens des arbres mères. Cette hypothèse reste à vérifier.

## DESCRIPTION BOTANIQUE D'ARBRES ECTOTROPHES EN AFRIQUE DE L'OUEST

Les arbres forestiers à ECM natifs d'Afrique de l'Ouest appartiennent principalement aux familles ou sous-familles suivantes : Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae et Phyllanthaceae. Nous ferons une description botanique sommaire des arbres forestiers à ECM sous lesquels ont été inventoriés des sporophores. La description des arbres est basée sur les flores de BERHAULT (1967), d'ADAM (1971) et de GIFFARD (1974).

### ***Afzelia africana* Smith**

*Position systématique*: Famille des Fabaceae  
Sous-famille des Caesalpinioideae  
Tribu des Detarieae  
Genre *Afzelia*  
Espèce *africana*

*Noms vernaculaires*: linké (mandingue), bulén (diola), hol (woloff), doussié (français).

*Aire de distribution naturelle*: c'est une espèce de région guinéenne et soudano-zambézienne. *A. africana* est une essence de transition entre la forêt dense humide et la forêt claire sèche (GIFFARD, 1974). Certaines espèces sont présentes dans d'autres régions d'Afrique, en Asie, en Amérique du Sud et en Australie (WARCUP, 1980; NEWBERY *et al.*, 1988; CHALERMPOONGSE, 1987; DE FARIA *et al.*, 1989).

*Description botanique et usages* (BERHAULT, 1967; GIFFARD, 1974):

- arbre de 10 à 35 m ;
- feuilles paripennées alternes, rachis long de 15 à 25 paires de folioles opposées ;
- pétioles longs de 2 à 4 cm avant la première paire de folioles et à base épaissie et ridée sur 10 mm ;
- fleurs blanches disposées en petites grappes terminales longues de 10 à 15 cm. Floraison février à mai ;
- fruits sous forme de gousse aplatie et ligneuse à 2 valves de 7 à 10 loges contenant des graines coiffées d'une arille rouge contrastant avec le noir lisse de la graine ;
- excellent bois d'œuvre et d'industries (ex. : ébénisterie, construction navale, ustensiles de ménage).

Le bois est résistant aux termites. Cependant, il est difficile à scier en raison de sa dureté. Le feuillage est très apprécié des bovins. Des extraits de graines peuvent être utilisés comme durcisseur dans l'alimentation humaine (ONWELUZO et MORAKINYO, 1997).

## ***Afzelia bella* Harms**

*Position systématique* : Famille des Fabaceae  
Sous-famille des Caesalpinioideae  
Tribu des Detarieae  
Genre *Afzelia*  
Espèce *bella*

*Aire de distribution naturelle* : arbre des régions guinéenne et soudano-zambézienne des plaines et des versants.

*Description botanique et usages* (ADAM, 1971) :

- arbre de 25 m de hauteur et 70 cm de diamètre ;
- feuilles à 4-5 paires de folioles, oblongues, obtuses ou légèrement acuminées au sommet ;
- fleurs rosées ;
- gousses de 10 cm de longueur sur 5 cm de largeur environ, contenant 5 à 7 graines entourées sur les 2/3 inférieurs par une arille orangée ;
- bon bois d'œuvre.

## ***Afzelia bracteata* T. Vogel ex Benth.**

*Position systématique* : Famille des Fabaceae  
Sous-famille des Caesalpinioideae  
Tribu des Detarieae  
Genre *Afzelia*  
Espèce *bracteata*

*Aire de distribution naturelle* : c'est une espèce des régions guinéenne et soudano-zambézienne.

*Description botanique et usages* (AUBRÉVILLE, 1950) :

- arbre de 4 à 6 m ;
- feuilles à 4-5 paires de folioles, glauques en dessous, glabres, oblongues, légèrement incurvées, obtuses ou arrondies au sommet, 4-11 cm x 1,5-4 cm ;
- fleurs roses ou écarlates en mai-juin, bractées et bractéoles ovées longtemps persistants ;
- écorce écailleuse ;
- bon bois d'œuvre (planches, construction navale).

### ***Anthonotha crassifolia* (Baill.) J. Léonard**

*Position systématique* : Famille des Fabaceae  
Sous-famille des Caesalpinioideae  
Tribu des Amherstieae  
Genre *Anthonotha*  
Espèce *crassifolia*

*Aire de distribution naturelle* : c'est une espèce des régions guinéenne et soudano-zambézienne surtout dans les forêts à feuilles caduques mais aussi dans les sous-bois et les clairières des forêts sempervirentes en altitude.

*Description botanique* (AUBRÉVILLE, 1959) :

- arbre de 25 m ;
- feuilles à 3-4 paires de folioles opposées ; rachis ne dépassant pas 12 cm, long, pubescent brunâtre chez les feuilles nouvelles, devenant glabre ensuite ;
- fleurs à grand pétale de 1 cm de long, blanc, bilobé ; bractéoles de 7 mm de long ; ovaire de 4-5 ovules ;
- fruits sous forme de fortes gousses, longues de 12 cm et larges de 5,5 cm.

### ***Anthonotha fragans* (Bak. F.) Exell et Hillcoat**

*Position systématique* : Famille des Fabaceae  
Sous-famille des Caesalpinioideae  
Tribu des Amherstieae  
Genre *Anthonotha*  
Espèce *fragans*

*Aire de distribution naturelle* : arbre de région guinéenne dans des forêts sempervirentes des plaines et versants.

*Description botanique* (ADAM, 1971) :

- arbre de 30 m de hauteur et 1 m de diamètre ;
- feuilles à rachis tomenteux ferrugineux de 10 cm de longueur en moyenne ;
- fleurs avec un grand pétale blanc bilobé ; ovaire velu ;
- gousses de 10 à 12 cm de longueur et 5 cm de largeur, contenant 1 à 3 grosses graines brunes ;
- bois dur et lourd.

### ***Anthonotha macrophylla* P. Beauv.**

*Position systématique* : Famille des Fabaceae  
Sous-famille des Caesalpinioideae  
Tribu des Amherstieae  
Genre *Anthonotha*  
Espèce *macrophylla*

*Aire de distribution naturelle* : arbre de région guinéenne, en sous-bois dans les forêts denses.

*Description botanique* (ADAM, 1971) :

- arbre de 8 à 10 m de hauteur et 20 cm de diamètre ;
- feuilles obovées, aiguës, acuminées au sommet et plus ou moins cunéiformes à la base ;
- gousses aplaties de 30 cm de longueur, contenant 2 à 7 graines aplaties.

### ***Berlinia grandiflora* (Vahl) Hutch. & Dalz.**

*Position systématique* : Famille des Fabaceae

Sous-famille des Caesalpinioideae

Tribu des Amherstieae

Genre *Berlinia*

Espèce *grandiflora*

*Aire de distribution naturelle* : arbre des zones guinéenne et soudanienne, sur sols profonds et bien drainés.

*Description botanique et usages* (ADAM, 1971) :

- arbre de 30 à 40 m de hauteur et de 90 à 120 cm de diamètre ;
- feuilles alternes de 15 à 30 cm de long, paripennées, avec 6 à 12 folioles opposées, elliptiques, oblongues ou obovales, plus ou moins falciformes, 8 à 16 cm de long et 3 à 6 cm de large ;
- gousses oblongues, aplaties, 20 à 30 cm de long et 5 à 7 cm de large, brunes pubescentes ;
- bois de construction.

### ***Cryptosepalum tetraphyllum* (Hook. f.) Benth.**

*Position systématique* : Famille des Fabaceae

Sous-famille des Caesalpinioideae

Tribu des Amherstieae

Genre *Cryptosepalum*

Espèce *tetraphyllum*

*Aire de distribution naturelle* : arbre de région guinéenne, dans toutes les forêts sempervirentes notamment sur les berges des rivières en plaine et dans les crêtes des montagnes à plus de 1 000 m d'altitude.

*Description botanique* (ADAM, 1971) :

- arbre de 25 m de hauteur et 80 cm de diamètre ;
- feuilles composées pennées, portant deux paires de folioles, la paire supérieure étant plus grande que l'inférieure ;

- feuilles blanches de petites tailles ;
- gousses elliptiques, plates, ligneuses, contenant une graine rarement deux ;
- espèce fourragère.

### ***Gilbertiodendron limba* (Scott Elliott) J. Leonard**

*Position systématique* : Famille des Fabaceae

Sous-famille des Caesalpinioideae

Tribu Amherstieae

Genre *Gilbertiodendron*

Espèce *limba*

*Aire de distribution naturelle* : arbre des régions guinéenne et soudano-zambézienne, ripicole dans vallées à proximité des rivières, forêts des plaines et des versants

*Description botanique* (ADAM, 1971) :

- arbres de 12 m de hauteur et 40 cm de diamètre ;
- feuilles avec un rachis pubescent ferrugineux d'environ 7 cm de longueur avec 2 paires de folioles ;
- fleurs blanches ;
- gousses oblongues, arrondies aux deux extrémités, contenant 4 à 6 graines de 4 cm de diamètre et 1 cm d'épaisseur.

### ***Isoberlinia dalziellii* Craib & Stapf**

*Position systématique* : Famille des Fabaceae

Sous-famille des Caesalpinioideae

Tribu Amherstieae

Genre *Isoberlinia*

Espèce *dalziellii*

*Noms vernaculaires* : kalsaka (mossi), tagba (sénoufo), sau, sô, sio (malinké)

*Aire de distribution naturelle* : espèce soudano-zambézienne des forêts claires.

*Description botanique et usages* (AUBRÉVILLE, 1950) :

- arbres de 10 à 20 m ;
- rameaux et feuilles pubescents ;
- 3 à 4 paires de folioles opposées ou subopposées ;
- inflorescences duveteuses, fleurs blanches ou rosées, et odorantes ; floraison de novembre à février ;
- fruits larges, duveteux fauve, striés transversalement, jusqu'à 25 cm de long et 8 cm de large ;
- écorce écailleuse, épaisse, un peu fibreuse ;
- excellent bois d'œuvre.

## ***Isoberlinia doka* Craib & Stapf**

*Position systématique* : Famille des Fabaceae  
Sous-famille des Caesalpinioideae  
Tribu Amherstieae  
Genre *Isoberlinia*  
Espèce *doka*

*Aire de distribution naturelle* : espèce soudano-zambézienne des forêts claires.

*Description botanique et usages* (AUBRÉVILLE, 1950) :

- arbres de 10 à 20 m ;
- 2 à 4 paires de folioles opposées ou subopposées ;
- rameaux et feuilles glabres ;
- fleurs blanches subsessiles ; floraison de novembre à mars ;
- fruits oblongs de couleur marron, finement striés transversalement, environ 18-20 cm de long et 5-6 cm de large ;
- écorce écailleuse, épaisse, un peu fibreuse ;
- excellent bois d'œuvre.

## ***Monotes kerstingii* Gilg.**

*Position systématique* : Famille des Dipterocarpaceae  
Genre *Monotes*  
Espèce *kerstingii*

*Noms vernaculaires* : gandama (sénoufo), bérébéré (malinké-bambara), jamgi (foulfouldé)

*Aire de distribution naturelle* : c'est une espèce typiquement soudano-zambézienne.

*Description botanique et usages* (AUBRÉVILLE, 1950) :

- arbres de 8 à 12 m ;
- 14 à 16 paires de feuilles grandes et elliptiques arrondies aux 2 extrémités ;
- fleurs blanches, jaunâtres ou rosées, et odorantes ; floraison de juin à décembre ;
- fruits globuleux d'environ 1 cm de diamètre, durs contenant 3 loges avec dans chacune 1 graine ;
- écorce bouillie employée contre la dysenterie.

## ***Uapaca chevalieri* Beille**

*Position systématique* : Famille des Phyllanthaceae  
Genre *Uapaca*  
Espèce *chevalieri*

*Aire de distribution naturelle* : espèce soudano-zambézienne, orophile, ripicole et de sols secs.

*Description botanique* (ADAM, 1971) :

- arbres de 15 à 20 m ;
- feuilles pubescentes à la partie inférieure, obovées, arrondies aux deux extrémités ; pétiole long de 3 à 4 cm
- fleurs mâles sans le pédoncule ; fleur femelle à ovaire pubescent, poilu ;
- fruits d'environ 2,5 cm de diamètre, sphériques, verruqueux et pubescents.

### ***Uapaca esculenta* A. Chev. Ex-A. Aubr. et Léandri**

*Position systématique* : Famille des Phyllanthaceae

Genre *Uapaca*

Espèce *esculenta*

*Aire de distribution naturelle* : c'est une espèce de région guinéenne ; on la trouve en forêt ombrophile parfois en mélange avec *U. guineensis* ; elle possède de grandes racines échasses.

*Description botanique* (ADAM, 1971) :

- arbres de 25 m de hauteur et 60 cm de diamètre ;
- feuilles allongées, étroitement cunéiformes à la base et arrondies au sommet ; pétiole long de 3 à 8 cm ;
- fleurs jaunes ; inflorescences mâles d'environ 13 mm ; fleurs femelles à ovaire glabre ;
- fruits ovoïdes de 5 cm de longueur et 4 cm de diamètre.

### ***Uapaca guineensis* Müll. Arg.**

*Position systématique* : Famille des Phyllanthaceae

Genre *Uapaca*

Espèce *guineensis*

*Noms vernaculaires* : yalagéy (mandingue), bu begel (diola), bu pal (mandjaque)

*Aire de distribution naturelle* : c'est une espèce de région guinéenne, ripicole et de forêt dense très humide ; on la trouve dans des galeries forestières ; elle possède des racines-échasses caractéristiques.

*Description botanique et usages* (BÉRHAULT, 1967) :

- arbres de 10 à 20 m ;
- feuilles alternes et condensées vers le sommet des rameaux ; pétiole long de 3 à 8 cm ;
- fleurs à l'aisselle des feuilles vers le sommet des rameaux : les fleurs mâles sont nombreuses, les fleurs femelles sont solitaires ;
- bois de chauffe.

## ***Uapaca heudelotii* Baill.**

*Position systématique* : Famille des Phyllanthaceae

Genre *Uapaca*

Espèce *heudelotii*

*Aire de distribution naturelle* : c'est une espèce de région soudano-zambézienne et exclusivement ripicole le long des berges des rivières.

*Description botanique* (ADAM, 1971) :

- arbres de 25 m de hauteur et 90 cm de diamètre ;
- feuilles glabres, oblongues, lancéolées, atténuées au sommet et cunéiformes à la base ; pétiole long de 2,5 cm ;
- fleurs blanches, très parfumées ; inflorescences glabres de 5 à 7 mm de diamètre sur un pédoncule grêle de 1,5 cm ;
- fruits ovoïdes de 3,5 cm de long sur 2 à 2,5 cm de diamètre.

## ***Uapaca somon* Aubr. et Léandri**

*Position systématique* : Famille des Phyllanthaceae

Genre *Uapaca*

Espèce *somon*

*Noms vernaculaires* : somo (malinké), alagué (foulla), dozo, donezo (banda)

*Aire de distribution naturelle* : c'est une espèce soudano-zambézienne, grégaire de forêts claires et de galeries forestières ; elle est en dehors de la forêt dense humide (AUBRÉVILLE, 1950).

*Description botanique et usages* (AUBRÉVILLE, 1950) :

- petits arbres d'environ 12 m ;
- feuilles alternes, dressées et condensées vers le sommet des rameaux ; pétiole long de 2 cm de long ;
- fruits globuleux verts puis jaunes de la grosseur d'une cerise ; la pulpe est comestible ;
- excellent bois de feu et de carbonisation.

## DIVERSITÉ DES CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS ET DES ECTOMYCORHIZES

D'après des données de la littérature (BUYCK *et al.*, 1996), la découverte des premiers champignons potentiellement ectomycorhiziens en Afrique tropicale date des travaux de HENNINGS (1895). Il existe deux flores de référence sur les champignons d'Afrique

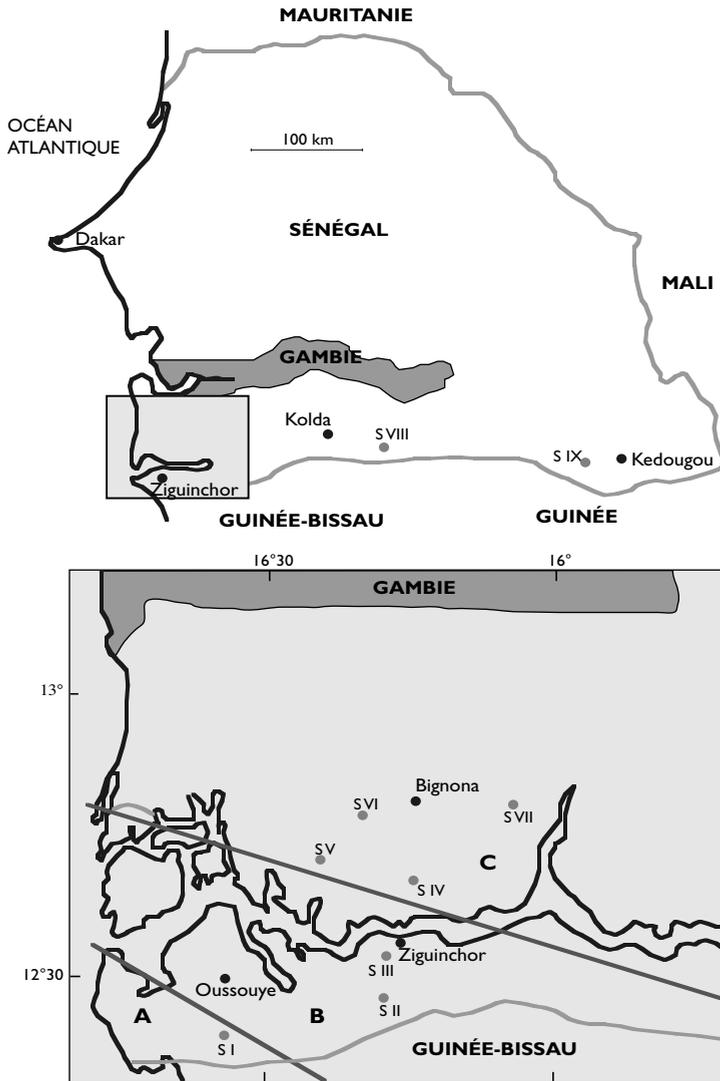
tropicale : la *Flore illustrée des champignons d'Afrique centrale* (17 fascicules) qui fait suite à la *Flore iconographique des champignons du Congo* (17 fascicules). Les travaux de BEELI (1935) sur les amanites, de HEINEMANN (1954, 1959, 1966) sur les bolets, les chanterelles et les tricholomes, de CORNER et HEINEMANN (1967) sur les *Thelephora* et les clavaires, de HEIM (1955) sur les lactaires, de DISSING et LANGE (1963, 1964) sur les sclérodermes et de BUYCK (1993) sur les russules, sont à la base des deux flores fongiques. La plupart des champignons ectomycorhiziens ont été récoltés au voisinage de *Gilbertiodendron* spp., *Brachystegia* spp. et *Julbernardia* spp. (BUYCK, 1993). Les ECM ont été décrites un peu plus tard sur *Gilbertiodendron dewevrei* et *Gnetum africanum* (FASSI, 1957 ; PEYRONEL et FASSI, 1957). C'est d'ailleurs sur *G. africanum*, espèce lianescente d'un grand intérêt alimentaire, qu'un lien formel a été établi pour la première fois en Afrique tropicale entre des ECM jaune vif et un champignon ectomycorhizien, *Scleroderma* sp. (FASSI, 1957).

Les champignons d'Afrique de l'Ouest ont fait l'objet de beaucoup moins d'attention que ceux d'Afrique centrale même si quelques relevés mycologiques étaient disponibles (HEIM, 1955). Il n'existe pas de flore ouest-africaine équivalente à celles des champignons d'Afrique centrale. Depuis 1985, des inventaires mycologiques ont été effectués au voisinage des arbres à ECM dans des forêts du Sénégal, de Guinée et du Burkina Faso (BÂ, 1986 ; THOEN et BÂ, 1987 ; THOEN et BÂ, 1989 ; THOEN et DUCOUSSO, 1989 a, b ; SANON *et al.*, 1997 ; BÂ *et al.*, 2000 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007 ; SANON *et al.*, 2009 ; DIÉDHIU *et al.*, 2010 b).

## Sites visités

Dans les régions de Ziguinchor, Kolda et Tambacounda, les plus humides du Sénégal, neuf sites forestiers ont été visités pendant la saison des pluies de juillet à octobre (BÂ, 1986 ; THOEN et BÂ, 1987, 1989) (fig. 29). Ces régions se caractérisent par une longue saison sèche d'environ 8 mois et une pluviométrie annuelle comprise entre 800 et 1 200 mm. Une description de la flore et de la végétation des différents sites forestiers (sites II, III, IV, V, VI, VII et IX) est proposée par DOUMBIA (1966), SCHNEIDER et SAMBOU (1982) et VAN DEN BERGHEN (1984). Dans les différents sites, les sols sont sableux, faiblement acides, pauvres en matière organique et en phosphore assimilable (tabl. XIV). La forêt classée de Thiara au sud de Kolda (site VIII), caractérisée par une végétation ligneuse et herbacée sur des sols ferrugineux gris, rappelle les forêts claires du miombo d'Afrique de l'Est (fig. 30, p. III du cahier couleurs) (MALAISSE, 1973). *A. africana* y manifeste un gréganisme remarquable, en mélange avec des arbres qui possèdent des MA comme *Erythrophleum africanum*, *Daniellia oliveri*, *Cordyla pinnata*, *Pterocarpus erinaceus*, *Burkea africana*, *Prosopis africana* et *Combretum* spp. Le parc national de Basse-Casamance (site I) conserve des reliques de la forêt guinéenne dans laquelle se développent des peuplements à *U. guineensis* sur des sols hydromorphes riches en matière organique. *A. africana* et *U. guineensis* sont les seuls arbres indigènes à ECM répertoriés au Sénégal.

En Guinée, des prospections ont été effectuées durant la saison des pluies au Fouta-Djalón (THOEN et DUCOUSSO, 1989 a) et en Guinée forestière (BÂ *et al.*, 2000 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007). Le Fouta-Djalón, surnommé « le château d'eau de l'Afrique de l'Ouest » à cause des trois principaux fleuves de la région (Niger, Sénégal et Gambie) qui y prennent leur source, est un massif forestier montagneux (1 515 m d'altitude) qui connaît une pluviométrie relativement importante (1 500 à 2 000 mm/an) sur



**Figure 29**  
Localisation des sites forestiers à *Afzelia africana* (sites II à IX)  
et à *Uapaca guineensis* (site I) au Sénégal.

**Tableau XIV**  
**Quelques caractéristiques physico-chimiques des sols**  
**(profondeur 0-20 cm) dans les sites à *Afzelia africana* (sites II à VIII)**  
**et à *Uapaca guineensis* (site I) au Sénégal**

Sites	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Argile (%)	12,6	3,7	6,0	9,8	4,5	5,3	1,6	12,7
Limon (%)	18,6	31,0	9,4	11,7	8,9	17,6	32,7	36,8
Sable (%)	65,0	67,9	83,9	79,5	61,0	56,6	74,3	63,1,
pH (H <sub>2</sub> O)	4,0	5,8	4,9	5,8	6,2	5,5	6,1	5,1
pH (KCl)	3,5	5,4	3,8	5,0	5,3	5,0	5,5	4,7
C total (%)	31,9	29,4	4,1	11,7	10,9	19,6	15,1	15,2
N total (%)	2,5	2,5	0,3	0,7	1,0	1,7	1,5	1,1
C/N	12	11	13	16	11	11	10	13
P total (µg/g)	148	223	19	24	109	122	135	140
P assimilable (µg/g)	4,4	13,1	3,9	8,3	4,4	4,4	8,7	17,5

(Source : THOEN et BÂ, 1989)

une saison de 7 mois (SCHNELL, 1986). Le massif forestier est constitué aussi de prairies à une altitude moyenne de 900 m. Le Fouta-Djalou présente tous les intermédiaires entre des reliques de forêts denses souvent dégradées et des savanes (SCHNELL, 1986). Le processus de savanisation des forêts résulte principalement de la dégradation du couvert végétal par des défrichements abusifs et par le pâturage extensif du bétail. C'est dans des forêts semi-caducifoliées dégradées et dans des galeries forestières que l'on rencontre les arbres ectotrophes comme *Afzelia africana*, *A. bracteata*, *Anthonota crassifolia*, *Uapaca guineensis* et *U. chevalieri*, qui se développent sur des sols rocheux ou cuirassés, acides et pauvres en éléments minéraux (THOEN et DUCOUSSO, 1989 a). Dans le site de Dalaba, des arbres exotiques ectotrophes (pin, eucalyptus et cannellier de Ceylan) ont été introduits dans le jardin botanique créé par A. Chevalier au début du siècle (THOEN et DUCOUSSO, 1989 a).

La Guinée forestière héberge les derniers massifs de forêts primaires en Afrique de l'Ouest (SCHNELL, 1986). Elle constitue des réserves écologiques exceptionnelles par la diversité de leur flore et de leur faune, et a une grande influence sur le climat de la région. En outre, elle présente un intérêt économique majeur par la valeur de ces essences. Elle est cependant fortement dégradée par la surexploitation du bois d'œuvre, les défrichements agricoles et l'exploitation minière. L'exploitation du minerai de fer a d'ailleurs motivé le classement du mont Nimba, point culminant de l'Afrique de l'Ouest (1 752 m d'altitude), comme réserve de biosphère et site du patrimoine mondial de l'Unesco (LAMOTTE et ROY, 2003). Le climat est caractérisé par des précipitations annuelles entre 2 500 et 3 000 mm et une longue saison des pluies (mars à décembre).

En Guinée forestière, quatre sites ont été prospectés dans la forêt de Ziama (Sérédou, Malweta, Arboretum et Massadou), un site dans la forêt claire de Lola, et un site dans le mont Nimba durant la saison des pluies de 1999, 2000 et 2001 (BÂ *et al.*, 2000). Les sites de Ziama et du mont Nimba sont dominés par des forêts denses sempervirentes et des forêts semi-caducifoliées où l'on trouve des *Caesalpinioideae* (*Azelia bella*, *Paramacrolobium coeruleum*, *Anthonotha fragans*, *An. macrophylla*, *Cryptosepalum tetraphyllum*, *Pelligriodendron diphyllum*, *Gilbertiodendron limba*) et des *Phyllanthaceae* (*Uapaca heudelotii*, *U. esculenta*, *U. guineensis* et *U. chevalieri*) ectotrophes. Les arbres ectotrophes, souvent groupés en bosquet, sont entourés d'arbres à MA comme *Amphimas pterocarpoides*, *Piptadeniastrum africanum*, *Heritiera utilis*, *Mansonina altissima* et *Dialium guineensis*. En bordure du mont Nimba, la forêt claire de Lola est caractérisée par, entre autres arbres, *Uapaca somon* et *A. africana* qui présentent un statut mycorhizien de type ectotrophe (RIVIÈRE *et al.*, 2007).

Dans le sud-Ouest du Burkina Faso, onze sites forestiers ont été visités pendant la saison des pluies en 1994, 1995 et 1996 (SANON *et al.*, 1997, 2009) (fig. 31). Les principaux types forestiers rencontrés sont des forêts semi-caducifoliées, des galeries forestières, des forêts claires et des savanes. Parmi les onze sites forestiers prospectés, trois sont dominés par les *Isobertinia* (sites I, VIII et IX), deux par *A. africana* (sites IV

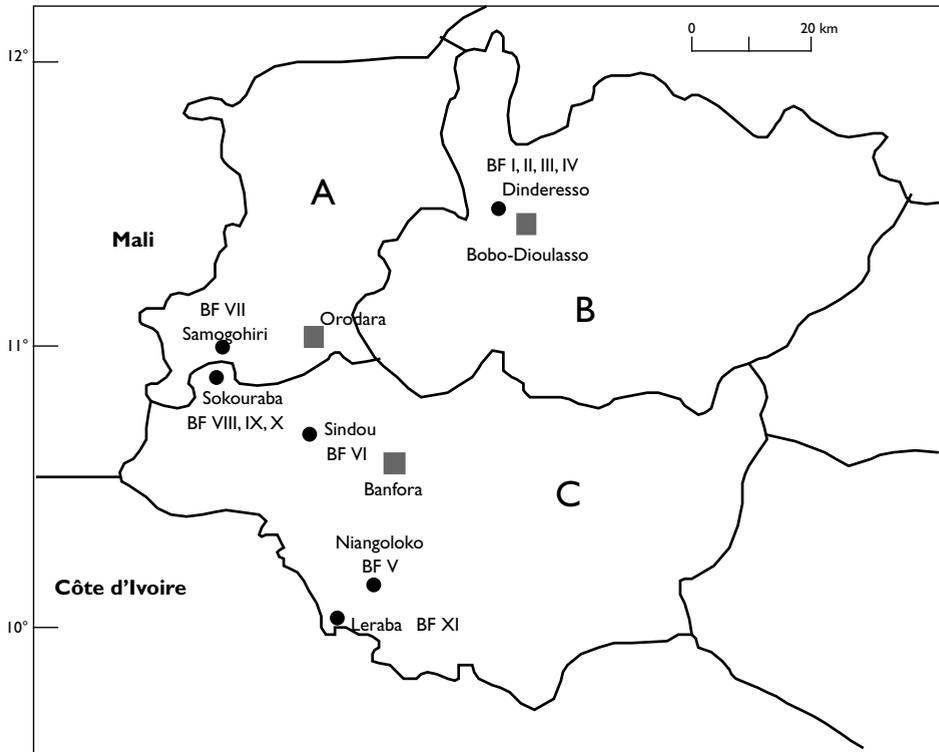
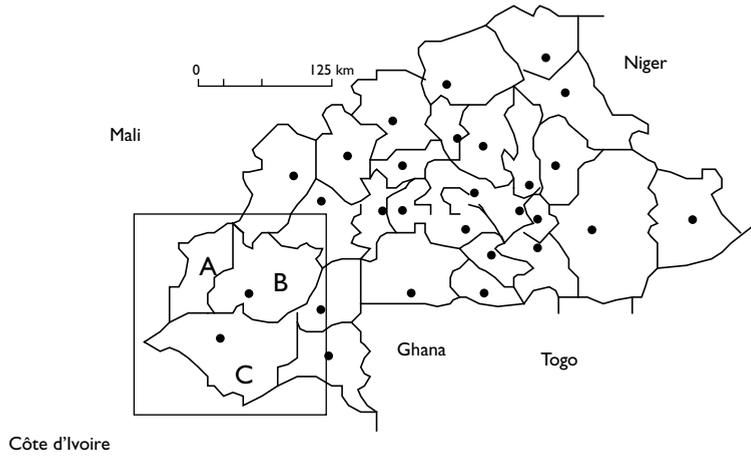
**Tableau XV**

**Quelques caractéristiques physico-chimiques des sols (profondeur 0-20 cm) dans les sites à *Isobertinia doka* et *I. dalziellii* (sites I, VIII et IX), *Azelia africana* (sites IV et VII), *Uapaca guineensis* (sites III, VI et X), *Monotes kerstingii* (sites II et V) et *Uapaca somon* (site XI) au Burkina Faso**

Sites	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Argile (%)	7,8	9,8	7,8	1,9	5,8	17,6	5,8	17,6	21,5	23,5	5,8
Limon (%)	17,6	11,7	27,4	11,7	11,7	17,6	11,7	35,2	25,4	23,5	11,7
Sable (%)	74,5	78,4	64,7	86,2	82,3	64,7	82,3	47,0	52,9	52,9	82,3
pH (H <sub>2</sub> O)	7,0	5,8	6,5	6,9	6,2	6,5	5,6	6,6	5,4	5,0	6,1
pH (KCl)	5,9	4,4	5,3	5,5	4,8	5,5	4,8	5,1	4,3	3,6	4,5
C total (%)	1,5	0,6	1,1	0,3	0,8	1,3	0,6	1,6	2,0	1,1	0,5
N total (%)	0,2	0,04	0,07	0,01	0,07	0,10	0,05	0,11	0,10	0,07	0,02
Mo (%)	2,7	1,1	1,9	0,6	1,4	2,3	1,1	2,7	3,4	1,9	0,9
C/N	7	15	16	30	11	13	14	14	20	16	25
Total P (µg/g)	65	65	22	43	324	32	259	259	97	22	43
P assimilable (µg/g)	5,5	2,2	4,9	2,7	1,2	2,4	3,0	5,2	2,6	4,7	12,1

Mo = Matière organique.

(Source : SANON *et al.*, 1997)



**Figure 31**  
**Localisation de sites forestiers au Burkina Faso ; (A) province du Kénédougou, (B) province du Houët, (C) province de la Comoé ;**  
*Isoberlinia doka* et *I. dalziellii* (sites I, VIII et IX), *Afzelia africana* (sites IV et VII),  
*Uapaca guineensis* (sites III, VI et X), *Monotes kerstingii* (sites II et V), *Uapaca somon* (site XI).  
 (Source : SANON *et al.*, 1997)

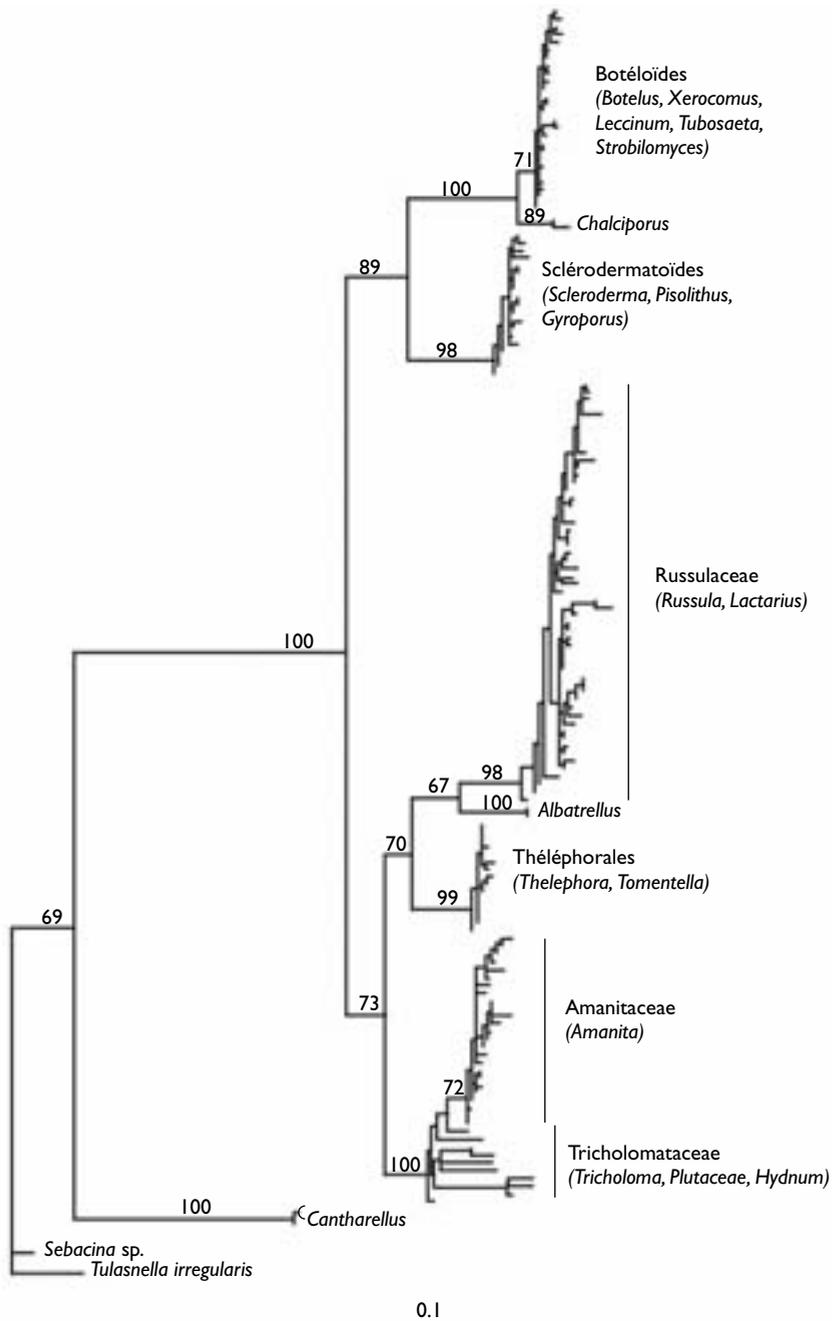
et VII), trois par *U. guineensis* (sites III, VI et X), deux par *M. kerstingii* (sites II et V) et un site par *U. somon* (fig. 32, p. III du cahier couleurs) (site XI). Les sites forestiers présentent des sols sableux, à pH faiblement acide à neutre avec des teneurs très faibles en phosphore assimilable (tabl. XV). Le climat est fortement saisonnier avec des précipitations annuelles entre 1 000 et 1 200 mm et une courte saison des pluies de juin à septembre.

Les peuplements à *Isoberlinia* se trouvent souvent dans les forêts claires où ils dominent en mélange avec des essences ectotrophes comme *U. somon* et *M. kerstingii* ou plus rarement avec des essences à MA comme *Anogeissus leiocarpus*, *Prosopis africana*, *Burkea africana*, *Pterocarpus erinaceus*, *Parkia biglobosa*, *Khaya senegalensis* et *Butyrospermum parkii* (AUBRÉVILLE, 1950 ; GUINKO, 1984). Les *Isoberlinia* se développent sur des sols de cuirasse et s'y multiplient en abondance par rejets de souches et drageons. *M. kerstingii* est la seule Dipterocarpaceae ouest-africaine qui forme parfois des peuplements purs dans des forêts claires et savanes boisées. Elle n'est présente ni au Sénégal ni en Guinée (AUBRÉVILLE, 1950).

### Diversité des champignons ectomycorhiziens

Les champignons ectomycorhiziens sont relativement bien connus dans les forêts tempérées et boréales (SMITH et READ, 2008). Par contre, on dispose de beaucoup moins d'informations sur les champignons ectomycorhiziens en Afrique tropicale.

En Afrique de l'Ouest, des genres ont été recherchés (ex. : *Russula*, *Lactarius*, *Amanita*, *Boletus*, *Cantharellus*, *Scleroderma*) en particulier ceux qui sont connus pour être ectomycorhiziens en région tempérée et dans d'autres régions tropicales (TRAPPE, 1962 ; WATLING et LEE, 1995 ; YOKOTA, 1996). Il est apparu que le nombre de champignons récoltés était tout à fait remarquable en Afrique de l'Ouest. Nous avons identifié 158 sporophores appartenant à des champignons différents et fructifiant au voisinage des 17 plantes hôtes inventoriées (tabl. XVI et XVII). Les sporophores appartiennent à 8 ordres et à 24 genres. La majorité des sporophores a été récoltée en Guinée forestière. La description morphologique des champignons de Guinée forestière est en accord avec les résultats de l'analyse phylogénétique de la région ML5/ML6 de la grande sous-unité de l'ADN mitochondrial (fig. 33). L'arbre phylogénétique comporte six clades (Cortinariales et Hymenochaetales ne sont pas représentés) dans lesquels se trouvent les sporophores décrits macroscopiquement. Les genres les plus représentés sont les *Russula* (33 espèces), *Amanita* (29 espèces) et *Lactarius* (19 espèces). Ces trois genres représentent à eux seuls plus de la moitié des espèces récoltées sous les arbres ectotrophes. Le genre *Russula* comporte le plus grand nombre d'espèces décrites en Afrique de l'Ouest et certaines d'entre elles ont été également décrites en Afrique de l'Est et du Centre (BUYCK *et al.*, 1996). De plus, les russules africaines sont différentes des russules européennes. En considérant le nombre d'espèces décrites en Afrique et les caractères primitifs d'un grand nombre d'entre elles, BUYCK (1993) suggère que les russules seraient d'origine africaine.



**Figure 33**  
**Arbre phylogénétique de maximum de vraisemblance des séquences mitochondriales ML5/ML6**  
**des champignons récoltés en Guinée forestière. Les bootstraps supérieurs à 50 % sont représentés.**  
 (Source : RIVIÈRE *et al.*, 2007)

Les champignons récoltés sont généralement épigés, mais il en existe aussi qui sont hypogés comme ceux qui ont été signalés pour la première fois en Afrique tropicale (THOEN et BÂ, 1987, 1989 ; SANON *et al.*, 1997). Il s'agit des genres *Austrogautieria* et *Elasmomyces* fructifiant uniquement sous *U. guineensis* alors que le genre *Sclerogaster* est commun aux Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae et Phyllanthaceae. Cinq espèces de champignons hypogés ont été récoltées au total, ce qui laisse penser qu'ils sont sans doute mieux représentés en Afrique tropicale qu'on ne l'admettait auparavant (THOEN et DUCOUSSO, 1989 a). Cependant, de nombreux champignons restent encore indéterminés en raison du peu d'ouvrages en mycologie sur les champignons ouest-africains. La plupart des champignons constituent sans doute de nouvelles espèces et nécessitent de nouvelles récoltes afin de compléter les descriptions. Trois nouvelles espèces ont été formellement identifiées en Guinée forestière (BÂ *et al.*, 2000 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007). Il s'agit de *Russula* sect. *Archaeinae* sp. nov. (C53), *Russula* sp. nov. aff. *sesenagula* (C366) et *Lactarius* sect. *Plinthogali* sp. nov. (C13) (fig. 34, p. IV, V et VI du cahier couleurs).

**Tableau XVI**  
**Liste des sporophores et des ectomycorhizes récoltés au Burkina Faso,**  
**en Guinée et au Sénégal**

Ordre, Espèce	N° Herbar	N° d'accession des séquences ML5/ML6	BF	GF	GFD	SE
<b>Amanitales</b>						
<i>Amanita annulatovaginata</i> Beeli	C72	AM117709	-	+	-	-
<i>A. cf. annulatovaginata</i> Beeli	C7659	-	-	-	+	-
<i>A. baccata</i> (Fr.) Gillet	C7956	-	-	-	+	-
<i>A. crassiconus</i> Bas	C7976	-	-	-	+	+
<i>A. cf. crassiconus</i> Bas	C7664	-	+	-	-	-
<i>A. cf. fulvopulverulenta</i> Beeli	C7957	-	-	-	+	-
<i>A. aff. griseofloccosa</i>	C19	-	-	+	-	-
<i>A. hemibapha</i> (Berk. & Br.) Sacc.	CIR25					
	C7658	-	+	-	-	+
<i>A. cf. lanosa</i> Bas	C49	AM117686	-	+	-	-
<i>A. cf. lanosula</i> Bas	C7905	-	-	-	+	-
<i>A. aff. rubescens</i> (Pers : Fr.) S. Gray	C7487					
	C112	-	-	+	-	+
<i>Amanita</i> sp. 1	CIR67	-	+	-	-	-
<i>Amanita</i> sp. 2	CIR26	-	+	-	-	-
<i>Amanita</i> sp. 3	C601 = E19	AM117697	-	+	-	-

Tableau XVI (suite)

Ordre, Espèce	N° Herbar	N° d'accession des séquences ML5/ML6	BF	GF	GFD	SE
<i>Amanita</i> sp. 4	C342	AM117668	-	+	-	-
<i>Amanita</i> sp. 5	C294	AM117651	-	+	-	-
<i>Amanita</i> sp. 6	C314	AM117657	-	+	-	-
<i>Amanita</i> sp. 7	C322	AM117659	-	+	-	-
<i>Amanita</i> sp. 8	C352	AM117669	-	+	-	-
<i>Amanita</i> sp. 9	C378	AM117682	-	+	-	-
<i>Amanita</i> sp. 10	C288	AM117647	-	+	-	-
<i>Amanita</i> sp. 11	C315	AM117658	-	+	-	-
<i>Amanita</i> sp. 12	C291	AM117648	-	+	-	-
<i>Amanita</i> sp. 13	C173	AM117636	-	+	-	-
<i>Amanita</i> sp. 14	C7907	-	-	-	+	-
<i>Amanita</i> sp. 15	C7897	-	-	-	+	-
<i>Amanita</i> sp. 16	C7644	-	-	-	-	+
<i>Amanita</i> sp. 17	C7648	-	-	-	-	+
<i>Amanita</i> sp. 18	C7672	-	-	-	-	+
<i>Amanita</i> sp. 19	C7674	-	-	-	-	+
<b>Boletales</b>						
<i>Austrogautieria</i> sp.*	CIR29, C7700	-	+	-	-	+
<i>Boletellus</i> cf. <i>lepidospora</i> Gilb.	C7989	-	-	-	+	-
<i>Boletellus</i> sp. 1	CIR19	-	+	-	-	-
<i>Boletellus</i> sp. 2	CIR48	-	+	-	-	-
<i>Boletellus</i> sp. 3	CIR52	-	+	-	-	-
<i>Boletellus</i> sp. 4	CIR53	-	+	-	-	-
<i>Boletellus</i> sp. 5	CIR65	-	+	-	-	-
<i>Boletellus</i> sp. 6	C7518	-	-	-	-	+
<i>Boletus</i> sp. 1	C39	AM117683	-	+	-	-
<i>Boletus</i> sp. 2	C364	AM117675	-	+	-	-
<i>Boletus</i> sp.	C661	AM117701	-	+	-	-
<i>Boletus</i> sp. 3	C510	AM117689	-	+	-	-
<i>Boletus</i> sp. 4	C332	AM117635	-	+	-	-
<i>Boletus</i> sp. 5	C170	AM117625	-	+	-	-
Champignon bolétoïde	E160	AM117622	-	+	-	-

Tableau XVI (suite)

Ordre, Espèce	N° Herbar	N° d'accèsion des séquences ML5/ML6	BF	GF	GFD	SE
Champignon bolétoïde	E2	AM117627	-	+	-	-
Champignon bolétoïde	E319	AM117628	-	+	-	-
<i>Chalciporus</i> sp.	C365	AM117676	-	+	-	-
<i>Gyrodon cupreus</i> Heinem	C7460	-	-	-	-	+
<i>G. intermedius</i> (Pat.) Sing.	C7579	-	-	-	-	+
<i>Gyroporus microsporus</i> (Sing.) & Grinl.) Heinem. & Rammeloo var. <i>congolensis</i> (Heinem.) Heinem. & Rammeloo	C7613	-	-	-	-	+
<i>Leccinum</i> sp. 1	C573 = E223	AM117726	-	+	-	-
<i>Leccinum</i> sp. 2	C32 = E32	AM117665	-	+	-	-
<i>Leccinum</i> sp. 3	C570	AM117693	-	+	-	-
<i>Leccinum</i> sp. 4	C59	AM117696	-	+	-	-
<i>Leccinum</i> sp. 5	C7990	-	-	-	+	-
<i>Mucilopus</i> sp.	C7964	-	-	-	+	-
<i>Porphyrellus niger</i> Heinem. & Gooss	C7875	-	-	-	-	+
<i>Porphyrellus</i> sp.	C7969	-	-	-	+	-
<i>Pulveroboletus</i> aff. <i>tritinensis</i> Heinem.	C7461	-	-	-	-	+
<i>P. ravenelii</i> (Berk. & Curt.) Murr.	C7977	-	-	-	+	-
<i>Scleroderma dictyosporum</i> Pat.	CIR215, C7906, C7510	AJ509787	+	-	+	+
<i>S. verrucosum</i> Pers.	CIR501, C7921, C7508	AJ509788	+	-	+	+
<i>Scleroderma</i> sp. 1	CIR406	-	+	-	-	-
<i>Scleroderma</i> sp. 2	CIR100	-	+	-	-	-
<i>Scleroderma</i> sp. 3	C156 = E119	AM117611	-	+	-	-
<i>Scleroderma</i> sp. 4	C157 = E17	AM117612	-	+	-	-
<i>Scleroderma</i> sp. 5	C302	AM117653	-	+	-	-
<i>Scleroderma</i> sp. 6	C22 = E22	AM117643	-	+	-	-
<i>Scleroderma</i> sp. 7	C109	AM117605	-	+	-	-

Tableau XVI (suite)

Ordre, Espèce	N° Herbar	N° d'accession des séquences ML5/ML6	BF	GF	GFD	SE
<i>Scleroderma</i> sp. 8	C296	AM117634	-	+	-	-
<i>Scleroderma</i> sp. 9	C153	AM117610	-	+	-	-
Sclerodermataceae	E9	AM117633	-	+	-	-
Sclerodermataceae	E124	AM117723	-	+	-	-
Sclerodermataceae	E137	AM117618	-	+	-	-
Sclerodermataceae	Eb1	AJ509791	-	-	-	+
Sclerodermataceae	Ea3	AJ509803	-	-	-	+
Sclerodermataceae	Ea1	AJ509799	-	-	-	+
Sclerodermataceae	Eb2	AJ509793	-	-	-	+
<i>Sclerogaster</i> sp. 1 *	CIR34	-	+	-	-	-
<i>Sclerogaster</i> sp. 2 *	C7958	-	-	-	+	-
<i>Sclerogaster</i> sp. 3 *	C7660	-	-	-	-	+
<i>Strobilomyces costatispora</i> (Beeli) Gilb.	C7506	-	-	-	-	+
<i>S.</i> aff. <i>echinatus</i>	C61	-	-	+	-	-
<i>S. luteolus</i> Heinem.	C7892	-	-	-	+	-
<i>Strobilomyces</i> sp. 1	CIR40	-	+	-	-	-
<i>Strobilomyces</i> sp. 2	C363 = E53	AM117674	-	+	-	-
<i>Strobilomyces</i> sp. 3	C7896	-	-	-	+	-
<i>Tubosaeta brunneosetosa</i> (Sing.) † Horak C7462	CIR17a, C16 C7893,	AM117614	+	+	+	+
<i>Tylopilus</i> cf. <i>tenuis</i> Heinem.	C7891	-	-	-	+	-
<i>Tylopilus</i> sp.	C7908	-	-	-	+	-
<i>Xerocomus</i> aff. <i>hypoxanthus</i> Singer	C24, C7491	-	-	+	-	+
<i>X. spinulosus</i> Heinem. & Goos.	C7514	-	-	-	-	+
<i>X. subspinulosus</i> Heinem.	CIR66, C7489 C7965	-	+	-	+	+
<i>X.</i> aff. <i>subspinulosus</i> Heinem.	C40	-	-	+	-	+
<i>Xerocomus</i> sp. 1	C358	AM117672	-	+	-	-
<i>Xerocomus</i> sp. 2	C7895	-	-	-	+	-
<i>Xerocomus</i> sp. 3	C7974	-	-	-	+	-

Tableau XVI (suite)

Ordre, Espèce	N° Herbier	N° d'accèsion des séquences ML5/ML6	BF	GF	GFD	SE
<b>Cantharellales</b>						
<i>Cantharellus congolensis</i> Beeli	C7879	-	-	-	-	+
<i>C. pseudofriesii</i> Heinem.	CIR28, C7962 C7654	-	+	-	+	+
<i>C. rufopunctatus</i> (Beeli) Heinem.	C7971	-	-	-	+	-
<b>Cortinariales</b>						
<i>Inocybe</i> sp. 1	CIR10	-	+	-	-	-
<i>Inocybe</i> sp. 2	CIR11	-	+	-	-	-
<i>Inocybe</i> sp. 3	C7961	-	-	-	+	-
<i>Inocybe</i> sp. 4	C7978	-	-	-	+	-
<i>Inocybe</i> sp. 5	C7657	-	-	-	-	+
<i>Inocybe</i> sp. 6	C7561	-	-	-	-	+
Champignon cortinarioïde	Ea2	AJ509800	-	-	-	+
Champignon cortinarioïde	Ec4	AJ509797	-	-	-	+
<b>Hymenochaetales</b>						
<i>Coltricia cinnamomea</i> (Pers.) Murr.	C7859	-	+	+	+	+
<b>Russulales</b>						
<i>Elasmomyces</i> sp.*	C7652	-	-	-	-	+
<i>Lactarius annulatoangustifolius</i> (Beeli) Buyck	C360	AM117673	-	+	-	-
<i>L. cf. brunnescens</i> Verbeke	C63	AM117699	-	+	-	-
<i>L. cf. caperatus</i> Heim & Goos.	C8065	-	-	-	+	-
<i>Lactarius gymnocarpus</i> Heinem.	CIR23, C842 C7966, C7605	AM117717	+	+	+	+
<i>L. goossensiae</i> Beeli	C320	-	-	+	-	-
<i>L. hispidus</i> Heim	C151	-	-	+	-	-
<i>L. melanogalus</i> Heim et Goos.	C350	-	-	+	-	-
<i>L. pelliculatus</i> Goos. et Heim	C62	-	-	+	-	-
<i>L. sp. nov. sect. Plinthogali</i>	C13 = E13	AM117608	-	+	-	+
<i>L. aff. pulchrispermus</i> Beeli	C158	AM117613	-	+	-	-
<i>L. ruwubuensis</i> Verbeke	C305	AM117654	-	+	-	+
<i>L. zenkeri</i> P. Henn.	C7618	-	-	-	-	+

Tableau XVI (suite)

Ordre, Espèce	N° Herbarier	N° d'accession des séquences ML5/ML6	BF	GF	GFD	SE
<i>Lactarius</i> sp. 1	CIR64	-	+	-	-	-
<i>Lactarius</i> sp. 2	CIR68	-	+	-	-	-
<i>Lactarius</i> sp. 3	C194	AM117640	-	+	-	-
<i>Lactarius</i> sp. 4	C703 = E25	AM117706	-	+	-	-
<i>Lactarius</i> sp. 5	C7968	-	-	-	+	-
<i>Lactarius</i> sp. 6	C7662	-	-	-	-	+
<i>Lactarius</i> sp. 7	C7606	-	-	-	-	+
<i>Russula annulata</i> Heim	CIR46	-	+	-	-	-
<i>R.</i> aff. <i>annulata</i> Heim	C189	AM117639	-	+	-	-
<i>R. cellulata</i> Buyck	C373	AM117681	-	+	-	-
<i>R. congoana</i> Patouillard	C14 = E20	AM117609	-	+	-	-
<i>R. discopus</i> Heim	C293	AM117650	-	+	-	-
<i>R. liberiensis</i> Sing.	C183	AM117638	-	+	-	-
<i>R. meleagris</i> Buyck	C292	AM117648	-	+	-	-
<i>R. parasitica</i> (Heim) Buyck	C2	AM117652	-	+	-	-
<i>R.</i> aff. <i>parasitica</i> (Heim) Buyck	C728	AM117708	-	+	-	-
<i>R.</i> aff. <i>pruinata</i> Buyck	C312	AM117656	-	+	-	-
<i>R.</i> cf. <i>radicans</i> Buyck	C51	AM117690	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. nov. <i>Archaeina</i>	C53	AM117691	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. nov. aff. <i>sesenagula</i>	C366	AM117677	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. 1	CIR14	-	+	-	-	-
<i>Russula</i> sp. 2	CIR62	-	+	-	-	-
<i>Russula</i> sp. 3	C597	AM117695	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. 4	C357	AM117671	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. 5	C11	AM117606	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. 6	C621	AM117698	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. 7	C372	AM117680	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. 8	C7 = E121	AM117713	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. 9	C353	AM117670	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. 10	C6	AM117704	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. 11	C334 = E334	AM117667	-	+	-	-
<i>Russula</i> sp. 12	C7988	-	-	-	+	-

Tableau XVI (suite)

Ordre, Espèce	N° Herbar	N° d'accèsion des séquences ML5/ML6	BF	GF	GFD	SE
<i>Russula</i> sp. 13	C7970	-	-	-	+	-
<i>Russula</i> sp. 14	C7519	-	-	-	-	+
<i>Russula</i> sp. 15	C7581	-	-	-	-	+
<i>Russula</i> sp. 16	C7633	-	-	-	-	+
<i>Russula</i> sp. 17	C7509	-	-	-	-	+
<i>Russula</i> sp. 18	C7507	-	-	-	-	+
<i>Russula</i> sp. 19	C7580	-	-	-	-	+
<i>Russula</i> sp. 20	C7670	-	-	-	-	+
Champignon russuloïde	E18	AM117623	-	+	-	-
<b>Thelephorales</b>						
Champignon thélephoroïde	E21	AM117624	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E42	AM117629	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E01	AM117722	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E128	AM117615	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E51	AM117630	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E138	AM117618	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E130	AM117616	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E139	AM117620	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E134	AM117617	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E148	AM117621	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E55	AM117631	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	E82	AM117632	-	+	-	-
<i>Tomentella</i> <i>Thelephora</i>	C30	AM117655	-	+	-	-
Champignon thélephoroïde	Ec3	AJ509796	-	-	-	+
Champignon thélephoroïde	Exm	AJ509789	-	-	-	+
Champignon thélephoroïde	Eb5	AJ509790	-	-	-	+
Champignon thélephoroïde	Ec5	AJ509798	-	-	-	+
Champignon thélephoroïde	Eb4	AJ509794	-	-	-	+
Champignon thélephoroïde	Ea5	AJ509802	-	-	-	+
Champignon thélephoroïde	Eb3	AJ509792	-	-	-	+
Champignon thélephoroïde	Ec2	AJ509795	-	-	-	+
Champignon thélephoroïde	Ea4	AJ509801	-	-	-	+

Tableau XVI (suite)

Ordre, Espèce	N° Herbar	N° d'accession des séquences ML5/ML6	BF	GF	GFD	SE
<b>Tricholomatales</b>						
<i>Tricholoma</i> sp. 1	C331	AM117666	-	+	-	-
<i>Tricholoma</i> sp. 2	C327	AM117662	-	+	-	-
<i>Tricholoma</i> sp. 3	C572	AM117694	-	+	-	-
Champignon tricholomatoïde	C324a	AM117661	-	+	-	-
Champignon tricholomatoïde	C369	AM117678	-	+	-	-
Champignon tricholomatoïde	C323	AM117660	-	+	-	-
Champignon tricholomatoïde	C328	AM117663	-	+	-	-
<b>Total = 193 taxons</b>			<b>27</b>	<b>100</b>	<b>33</b>	<b>58</b>

(+) Présence ; (-) absence ; BF = Burkina Faso ; GF = Guinée forestière ; GFD = Guinée Fouta-Djalou ; SE = Sénégal. C = sporophore ; E = ectomycorhize ; (\*) Champignons hypogés.

(Source : THOEN et BÂ, 1989 ; THOEN et DUCOUSSO, 1989 a ; SANON *et al.*, 1997 ; BÂ *et al.*, 2000 ; DIÉDHIYOU *et al.*, 2004 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007)

Les communautés de champignons ectomycorhiziens ont d'abord été décrites et étudiées sur la base d'inventaires de sporophores dans les régions tempérées et tropicales (MOLINA *et al.*, 1992 ; THOEN et BÂ, 1989 ; SANON *et al.*, 1997 ; SANON *et al.*, 2009). L'avantage de cette approche réside dans la simplicité d'échantillonnage sans trop perturber le milieu et dans l'identification de l'espèce fongique à partir de la description des sporophores. Elle a, cependant, l'inconvénient de nécessiter plusieurs récoltes dans l'année et d'une année à l'autre pour prendre en compte les champignons qui ne fructifient pas régulièrement. Par exemple, en Afrique de l'Ouest, des champignons comme les sclérodermes fructifient pendant toute la saison des pluies alors que *C. cinnamomea* fructifie uniquement en fin de saison des pluies (THOEN et BÂ, 1989 ; SANON *et al.*, 1997). Il existe donc une phénologie dans la fructification de certains champignons sous un climat caractérisé par une saison des pluies très courte et une irrégularité des précipitations dans le temps et dans l'espace. Une bonne connaissance de la dynamique d'apparition des sporophores devrait permettre d'améliorer les conditions de récolte des sporophores dont l'intégrité est nécessaire pour l'identification et l'isolement. La production de sporophores est un processus encore mal compris qui dépend du cumul des précipitations et de l'âge des peuplements forestiers (FLEMING, 1985 ; LILLESKOV et BRUNS, 2003). L'abondance en espèces fongiques récoltées dans les différents sites serait à relier avec le type forestier (ex. : forêt sempervirente), le nombre d'arbres à ectomycorhizes et le climat (ex. : cumul et

**Tableau XVII**  
**Diversité des sporophores associés aux arbres**  
**natifs d'Afrique de l'Ouest (Burkina Faso, Guinée et Sénégal)**

Basidiomycète			
Ordre	Famille	Genre	Espèce
Amanitales	Amanitaceae	<i>Amanita</i>	29
Boletales	Boletaceae	<i>Austrogautiera</i>	1
		<i>Boletellus</i>	7
		<i>Boletus</i>	6
		<i>Chalciporus</i>	1
		<i>Gyrodon</i>	2
		<i>Gyroporus</i>	1
		<i>Leccinum</i>	5
		<i>Mucilopilus</i>	1
		<i>Porphyrellus</i>	2
		<i>Pulveroboletus</i>	2
		<i>Scleroderma</i>	11
		<i>Sclerogaster</i>	3
		<i>Strobilomyces</i>	6
		<i>Tubosaeta</i>	1
		<i>Tylopilus</i>	2
<i>Xerocomus</i>	7		
Cantharellales	Cantharellaceae	<i>Cantharellus</i>	3
Cortinariales	Cortinariaceae	<i>Inocybe</i>	6
Hymenochaetales	Hymenochetaceae	<i>Coltricia</i>	1
Russulales	Russulaceae	<i>Russula</i>	33
		<i>Lactarius</i>	19
		<i>Elasmomyces</i>	1
Thelephorales	Thelephoraceae	<i>Thelephora/Tomentella</i>	1
Tricholomatales	Tricholomataceae	<i>Tricholoma</i>	7
		<b>Total</b>	<b>158</b>

(Source : THOEN et BÂ, 1989 ; THOEN et DUCOUSSO, 1989 a ; SANON *et al.*, 1997 ; BÂ *et al.*, 2000 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007 ; SANON *et al.*, 2009)

répartition des précipitations, durée de la saison des pluies). La Guinée forestière est, en effet, plus riche en espèces fongiques que tous les autres sites forestiers (tabl. XVI). Il faut tout de même rester prudent dans l'interprétation des relevés mycologiques car les surfaces prospectées et le nombre de jours passés sur le terrain sont différents selon les sites. À cet égard, il est à noter que le nombre d'espèces récoltées dans le Fouta-Djalou est probablement sous-estimé car les récoltes ont été réalisées pendant une dizaine de jours (THOEN et DUCOUSSO, 1989 a).

Les champignons récoltés fructifient exclusivement sous les arbres à ECM (THOEN et BÂ 1987, 1989 ; THOEN et DUCOUSSO, 1989 a ; SANON *et al.*, 1997 ; BÂ *et al.*, 2000 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007). On peut donc considérer comme probable le caractère ectomycorhizien de ces champignons. On a également observé des variations dans le spectre d'hôtes des champignons ectomycorhiziens (tabl. XVIII). Par exemple, *R. annulata* présente un spectre d'hôtes très large alors que *X. hypoxanthus* a un spectre limité à *U. guineensis*. Entre ces deux situations extrêmes existent des niveaux intermédiaires de spécificité.

Des observations de terrain ont permis d'établir dans certains cas un lien formel entre le pied des sporophores et les ECM sous-jacentes grâce en particulier à la couleur du mycélium (THOEN et BÂ, 1989). Citons, par exemple, les ECM jaune vif de *U. guineensis* et le champignon hypogé *Austrogautiera* sp. (fig. 34 E et F, p. V du cahier couleurs).

**Tableau XVIII**  
**Champignons communs aux arbres ectotrophes du Burkina Faso,**  
**de Guinée et du Sénégal**

Espèces fongiques	Plantes hôtes	Pays
<i>Amanita crassiconus</i> Bas	<i>Aa, Uc</i>	GFD, SE
<i>Amanita hemibapha</i> (Berk. & Br.) Sacc.	<i>Aa, Ida, Ido, Us</i>	BE, SE
<i>Cantharellus pseudofriesii</i> Heinem.	<i>Aa, Ac, Ida, Ido, Mk, Ug, Us</i>	BE, GFD, SE
<i>Coltricia cinnamomea</i> (Pers.) Murr.	<i>Aa, Am, Ct, Ida, Ido, Ug, U sp.</i>	BE, GF, SE
<i>Lactarius gymnocarpus</i> Heim	<i>Aa, Ac, Ida, Ido, Mk, Ug, Uh, Us</i>	BE, GF, GFD, SE
<i>Russula annulata</i> Heim	<i>Ab, Af, Am, Ct, Gl, Pc, Uc, Ue, Ug, Uh</i>	BE, GF, GFD, SE
<i>Russula discopus</i> Heim	<i>Ug, Uh</i>	GF, GFD, SE
<i>Scleroderma dictyosporum</i> Pat.	<i>Aa, Abr, Ac, Ida, Ido, Mk, Ug, Us</i>	BE, GFD, SE
<i>Scleroderma verrucosum</i> Pers.	<i>Aa, Abr, Ac, Ida, Ido, Mk, Ug, Us</i>	BE, GFD, SE
<i>Tubosaeta brunneosetosa</i> (Sing.) Horak	<i>Aa, Ida, Ido, Gl, Pc, Uh, Ug</i>	BE, GF, GFD, SE
<i>Xerocomus hypoxanthus</i> Singer	<i>Ug</i>	GF, SE
<i>Xerocomus subspinulosus</i> Heinem.	<i>Aa, Ac, Ida, Ido, Ug</i>	BE, GFD, SE

BF = Burkina Faso ; GF = Guinée forestière ; GFD = Guinée, Fouta-Djalon ; SE = Sénégal ;  
*Aa* = *Afzelia africana* ; *Ab* = *Afzelia bella* ; *Abr* = *Afzelia bracteata* ; *Ac* = *Anthonotha crassifolia* ;  
*Af* = *Anthonotha fragans* ; *Am* = *Anthonotha macrophylla* ; *Ct* = *Cryptosepalum tetraphyllum* ;  
*Gl* = *Gilbertiodendron limba* ; *Ida* = *Isobertinia dalziellii* ; *Ido* = *Isobertinia doka* ; *Mk* = *Monotes kerstingii* ;  
*Pc* = *Paramacrolobium coeruleum* ; *Uc* = *Uapaca chevalieri* ; *Ue* = *Uapaca esculenta* ;  
*Uh* = *Uapaca heudelotii* ; *Ug* = *Uapaca guineensis* ; *Us* = *Uapaca somon* ; *U sp.* = *Uapaca* sp.

(Source : THOEN et BÂ, 1989 ; THOEN et DUCOUSSO, 1989 a ; SANON *et al.*, 1997 ; BÂ *et al.*, 2000 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007)

L'observation a été facilitée par la proximité des sporophores hypogés avec les ECM dans la motte de terre prélevée sous *U. guineensis* en forêt marécageuse. Par contre, il n'a pas été possible d'établir des connexions similaires entre des sporophores épigés et des ECM d'*A. africana* dont les racines sont situées plus en profondeur (THOEN et BÂ, 1989 ; SANON *et al.*, 1997 ; SANON *et al.*, 2009). Des tests macrochimiques sur le mycélium peuvent aussi constituer un outil pour relier les ECM et les sporophores. Par exemple, des ECM et des sporophores de *S. dictyosporum* bleuissent spécifiquement sous l'action de l'acide sulfurique à 95 % (BÂ, 1990). L'odeur caractéristique des sclérodermes est la même que celle des ECM mais, dans ce cas, on ne peut pas distinguer les différentes espèces de sclérodermes. Cette approche de terrain est certes importante mais souvent subjective et empirique pour confirmer le statut symbiotique des champignons. Elle est à compléter soit par des synthèses mycorhiziennes, soit par l'utilisation d'outils moléculaires pour relier les sporophores aux ECM. Des synthèses mycorhiziennes ont, en effet, permis de confirmer le statut symbiotique de certains champignons. Cependant, la majorité des champignons (ex. : russules, lactaires, amanites), pour n'en citer que quelques-uns, n'est pas cultivable. De plus, certains champignons comme les Thelephoraceae fructifient peu ou pas. Par conséquent, une étude des communautés de champignons ectomycorhiziens est incomplète si elle est basée uniquement sur la description des sporophores.

La plupart des champignons récoltés en Afrique de l'Ouest présentent une grande distribution en Afrique tropicale (tabl. XIX). Par exemple, *S. dictyosporum* et *S. verrucosum* sont répertoriés dans toutes les régions phytogéographiques et dans tous les types forestiers quel que soit le niveau des précipitations. Ils ont aussi une distribution pantropicale dans des forêts tropicales d'Asie du Sud-Est (WATLING, 1993 ; WATLING et LEE, 1995 ; YOKOTA, 1996 ; SIMS *et al.*, 1999 ; SANON *et al.*, 2009). Des familles de champignons ectomycorhiziens des régions tempérées sont, par contre, moins représentées en Afrique tropicale. C'est le cas des Tricholomatales représentés par le genre *Tricholoma* et des Cortinariales par les genres *Inocybe* et *Cortinarius* (THOEN et BÂ, 1989 ; ONGUENE, 2000 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007). Les deux ordres seraient adaptés aux climats froids (BUYCK *et al.*, 1996).

**Tableau XIX**  
**Distribution africaine, habitats et plantes hôtes**  
**de quelques champignons ectomycorhiziens récoltés**  
**au Burkina Faso, en Guinée et au Sénégal**

Espèces fongiques	Types forestiers, plantes hôtes	Pays
<i>Amanita annulatovaginata</i> Beeli	Forêt sempervirente ?	Cameroun
<i>Amanita crassiconus</i> Bas	Forêt sempervirente, forêt claire ?	Nigeria
<i>Amanita rubescens</i> (Pers. : Fr.) S. F. Gray	Forêt sempervirente ?	Cameroun

Tableau XIX (suite)

Espèces fongiques	Types forestiers, plantes hôtes	Pays
<i>Cantharellus congolensis</i> Beeli	Forêt sempervirente, <i>Macrolobium</i> sp.	RDC, Cameroun
<i>Cantharellus pseudofriesii</i> Heinem.	Forêt sempervirente, <i>Macrolobium</i> sp.	RDC
<i>Cantharellus rufopunctatus</i> (Beeli) Heinem.	Forêt sempervirente, <i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	RDC
<i>Coltricia cinnamomea</i> Sierra (Pers.) Murr.	Forêt décidue ?	Burundi, Kenya, Sierra Leone, Afrique du Sud, Zambie
<i>Gyrodon cupreus</i> Heinem.	Forêt claire ?	Éthiopie, Kenya, Malawi, Ouganda
<i>Gyroporus microsporus</i> (Sing. & Grinl.) Heinem. & Rammeloo var. <i>congolensis</i> Heinem. & Rammeloo	Forêt sempervirente, <i>Macrolobium</i> sp. Forêt claire, <i>Brachystegia</i> sp.	Burundi, Zambie, RDC, Cameroun
<i>Lactarius annulatoangustifolius</i> Beeli	Forêt sempervirente ?	Cameroun
<i>Lactarius pulchrispermus</i> Beeli	Forêt sempervirente ?	Cameroun
<i>Lactarius gymnocarpus</i> Heim	Forêt sempervirente, forêt claire ?	Cameroun, RDC, Tanzanie, Côte d'Ivoire
<i>Lactarius zenkeri</i> P. Henn.	Forêt sempervirente ?	Cameroun
<i>Porphyrellus niger</i> Heinem. & Goos.	Forêt sempervirente, <i>Macrolobium</i> sp.	RDC
<i>Russula annulata</i> Heim	Forêt sempervirente, forêt claire ?	Guinée, RDC, Tanzanie
<i>Russula discopus</i> Heim	Forêt sempervirente ?	Cameroun
<i>Russula liberiensis</i> Sing.	Forêt sempervirente ?	Cameroun, Liberia
<i>Russula pseudopurpurea</i> Buyck	Forêt sempervirente ?	Cameroun
<i>Scleroderma dictyosporum</i> Pat.	Forêt semi-décidue, forêt claire ?	Ghana, RDC
<i>Scleroderma verrucosum</i> Pers.	Forêt semi-décidue, forêt claire ?	Ghana, Sierra Leone, RDC, Cameroun, RCA, Afrique du Sud, Zimbabwe
<i>Strobilomyces costatispora</i> (Beeli) Gilb.	Forêt sempervirente, <i>Macrolobium</i> sp.	RDC

**Tableau XIX (suite)**

Espèces fongiques	Types forestiers, plantes hôtes	Pays
<i>Strobilomyces echinatus</i> Beeli	Forêt sempervirente ?	Cameroun
<i>Strobilomyces luteolus</i> Heinem.	Forêt sempervirente ?	RDC
<i>Tubosaete brunneosetosa</i> (Singer) Horak	Forêt sempervirente, forêt claire <i>Paramacrolobium</i> sp., <i>Brachystegia</i> spp. <i>Marquesia macrourea</i> , <i>Uapaca guineensis</i> , <i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	Cameroun, Liberia
<i>Xerocomus spinulosus</i> Heinem. & Goos.	Forêt sempervirente ?	RDC
<i>Xerocomus subspinulosus</i> Heinem.	Forêt sempervirente ?	RDC, Tanzanie

(?) Plantes hôtes non signalées dans les pays de récolte ; RDC, République démocratique du Congo ; RCA, République centrafricaine.

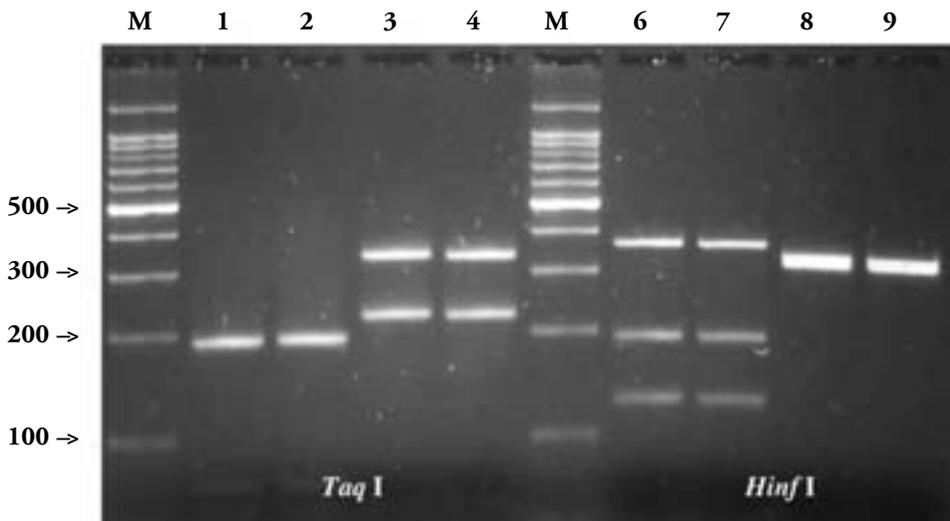
(Source : THOEN et BÂ, 1989 ; THOEN et DUCOUSSO, 1989 a ; BUYCK *et al.*, 1996 ; BÂ *et al.*, 2000 ; ONGUENE, 2000)

## Diversité des ectomycorhizes

L'inventaire des ECM est une approche qui permet aussi d'accéder à la composition des communautés fongiques (AGERER, 1991). En Afrique tropicale, les premiers morphotypes ectomycorhiziens ont été décrits sur *Gilbertiodendron dewevrei* et *Gnetum africanum* dans des forêts sempervirentes de la République démocratique du Congo (FASSI, 1957, 1960). Plusieurs morphotypes ectomycorhiziens ont ensuite été décrits sur *Brachystegia laurentii*, *Afzelia bella*, *Anthonotha macrophylla*, *Paramacrolobium* spp. et *Julbernardia seretii* (FASSI et FONTANA 1961, 1962). JENIK et MENSAH (1967) ont décrit pour la première fois sur *Afzelia africana* deux morphotypes différenciés par la couleur du manteau fongique. HÖGBERG et NYLUND (1981) puis ALEXANDER et HÖGBERG (1986) ont également décrit plusieurs morphotypes sur des Caesalpinioideae et Dipterocarpaceae africaines. Les morphotypes ont été caractérisés par un manteau fongique relativement épais qui les différencie des ECM de zones tempérées. Ces auteurs suggèrent que l'importance du manteau fongique confère aux champignons une plus grande aptitude à stocker des nutriments et à protéger les racines contre la dessiccation en saison sèche. Des observations effectuées au Sénégal et en Guinée révèlent également une grande diversité de morphotypes sur *A. africana* et *Uapaca guineensis* (THOEN et BÂ, 1989 ; THOEN et DUCOUSSO, 1989 a). Une description anatomique de 23 morphotypes ectomycorhiziens sur *U. guineensis* et d' *A. africana* est proposée dans le tableau XX. Le diamètre

moyen des ECM et l'épaisseur du manteau fongique sont sensiblement identiques chez les deux arbres. C'est pourquoi le pourcentage de surface occupée par le manteau fongique par rapport à la surface des ECM est comparable en moyenne chez les deux espèces. La profondeur de pénétration du réseau de Hartig est à peu près la même chez les deux arbres. Les cellules épidermiques forment ainsi une assise palissadique dont le contenu est riche en composés phénoliques notamment chez *U. guineensis* (THOEN et BÂ, 1989). La plupart des ECM possèdent des cordons mycéliens dont le rôle serait important dans le transfert de l'eau et des minéraux (HORTON *et al.*, 1999 ; HE *et al.*, 2004). La morphologie et la structure des ECM d'*A. africana* et de *U. guineensis* sont très proches de celles des ECM des régions tempérées (GARBAYE *et al.*, 1986 ; THOEN et BÂ, 1989).

Basée uniquement sur des caractères morphologiques, l'identification des ECM reste très aléatoire d'autant que la couleur du manteau peut changer en fonction de l'âge de la plante hôte ou de l'environnement (THOEN et BÂ, 1989 ; BÂ *et al.*, 1991 ; WURZBURGER *et al.*, 2001). Pour identifier la composante fongique des ECM, on peut relier les profils RFLP de l'ITS des ECM à ceux des sporophores (fig. 35, p. VII du cahier couleurs et 36).



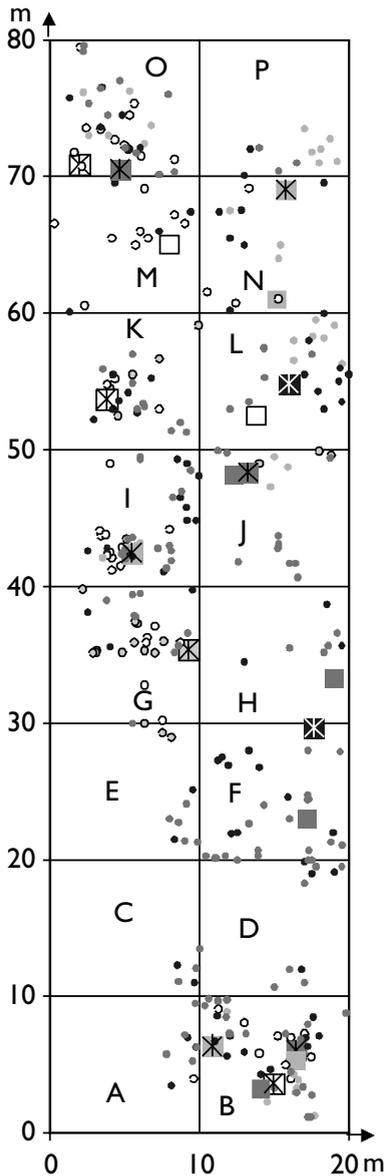
**Figure 36**  
**Profils RFLP communs des ITS de sporophores et d'ectomycorhizes**  
**digérés par les enzymes de restriction *Taq* I et *Hinf* I ;**  
**puits 1 et 6, *Russula* sect. *Archaeinae* sp. nov. C53 ;**  
**puits 2 et 7, ectomycorhizes E53 ;**  
**puits 3 et 8, *Lactarius* sect. *Plinthogali* sp. nov. C13 ;**  
**puits 4 et 9, ectomycorhizes E13 ;**  
**M = marqueur de poids moléculaire (100 pb).**  
 (Source : BÂ *et al.*, 2000).

**Tableau XX**  
**Description des morphotypes ectomycorhiziens d'*Afzelia africana***  
**et de *Uapaca guineensis***

<b>Ectomycorhizes</b>	<b><i>A. africana</i></b> (n = 10)	<b><i>U. guineensis</i></b> (n = 13)
Diamètre des ectomycorhizes (µm)	236-466	390-640
Moyenne (µm)	328	488
Écart-type (µm)	88	79
Coefficient de variation (%)	27	16
Épaisseur du manteau fongique (µm)	14-85	18-80
Moyenne (µm)	50	47
Écart-type (µm)	24	16
Coefficient de variation (%)	48	34
Surface du manteau fongique (en % de la surface de l'ectomycorhize)	20-65	17-54
Moyenne (%)	50	35
Écart-type (%)	14	9
Coefficient de variation (%)	28	26
Profondeur du réseau de Hartig (µm)	18-30	15-68
Diamètre de racines (µm)	166-314	304-550
Moyenne (µm)	226	393
Écart-type (µm)	51	70
Coefficient de variation (%)	22	18
Nombre de couches de cellules corticales	2-3	4-5
Nombre de pôles de xylème	2	3-4

(Source : THOEN et BÂ, 1989)

Sur les 193 taxons identifiés en Afrique de l'Ouest, seulement 12 ont été communs aux ECM et sporophores (tabl. XVI). La plupart des ECM ne formeraient pas de sporophores (cas des Thelephoraceae) et ces derniers (cas des Amanitaceae) en majorité ne seraient pas reliés aux ECM. Les Thelephoraceae sont les champignons les plus représentés parmi les ECM non reliés aux sporophores, ce qui signifie qu'ils fructifient peu ou pas. Nous avons d'ailleurs récolté jusqu'ici un seul sporophore de Thelephoraceae bien que des inventaires mycologiques réalisés au Bénin montrent qu'on peut trouver plusieurs espèces de sporophores de Thelephoraceae (*Tomentella furcata*, *T. capitata*, *T. africana* et *T. brunneocystidia*) au voisinage d'arbres potentiellement ectomycorhiziens (YOROU et AGERER, 2007 ; YOROU *et al.*, 2007 ; YOROU et AGERER, 2008). Les Thelephoraceae investiraient davantage dans la croissance végétative que dans la reproduction sexuée. Les Amanitaceae, les plus représentées parmi les sporophores, sont absentes sur les racines de la plante hôte à l'exception d'une espèce. Ces champignons investiraient plus dans la reproduction sexuée que dans la



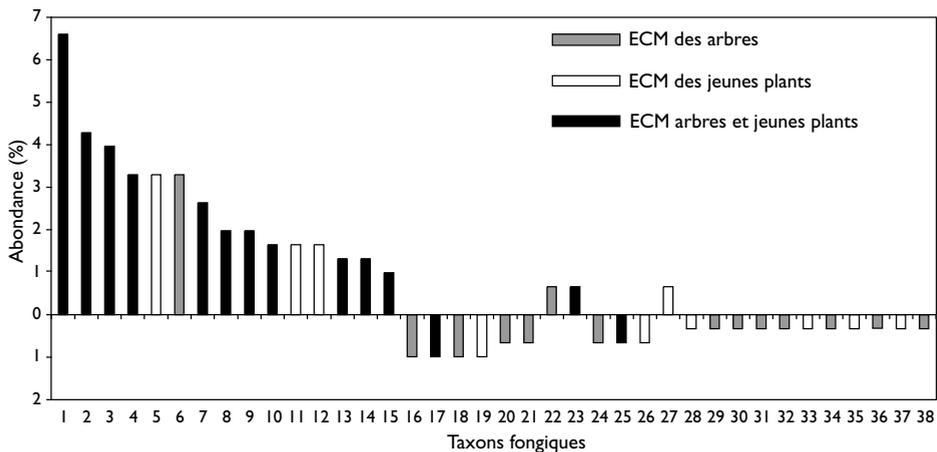
**Figure 37**  
**Positions des cinq espèces d'arbres (carré) et de leurs jeunes plants (cercle) ;**  
*A. macrophylla* (blanc), *U. esculenta* (gris clair),  
*A. fragans* (gris cerclé), *P. coeruleum* (gris foncé),  
*C. tetraphyllum* (noir), sur 16 parcelles  
 de 100 m<sup>2</sup> (A à P) dans la forêt de Ziama  
 en Guinée forestière. Les carrés barrés  
 représentent les arbres sur lesquels  
 les ectomycorhizes ont été échantillonnées.  
 La distribution spatiale des ectomycorhizes  
 a été analysée seulement dans 4 de ces parcelles  
 (B, G, L et O).

(Source : DIÉDHIU *et al.*, 2010 b)

reproduction par voie végétative. Quoi qu'il en soit, la diversité des sporophores ne reflète pas la diversité des ECM dans des forêts tropicales humides et sèches d'Afrique. Ce résultat est en accord avec les études de diversité sur les communautés de champignons ectomycorhiziens dans les régions tempérées et dans des forêts du Sud-Est asiatiques (GARDES et BRUNS, 1996 ; PEAY *et al.*, 2009).

Outre les études de diversité, l'inventaire des ECM permet d'étudier la spécificité des taxons fongiques en vérifiant dans quelle mesure les arbres mères et plantules de différentes espèces peuvent partager un cortège ectomycorhizien commun et échanger des nutriments *via* des réseaux ectomycorhiziens dans un écosystème forestier. Dans cette optique, DIÉDHIU *et al.* (2010 b) ont analysé la diversité des ECM de cinq arbres (*A. fragans*, *A. macrophylla*, *C. tetraphyllum*, *P. coeruleum* et *U. esculenta*) et de leurs plantules vivant en communauté dans une parcelle de 1 600 m<sup>2</sup> de la forêt humide de Ziama en Guinée forestière (fig. 37, tabl. XXI). L'objectif principal de cette étude visait à montrer que les arbres et leurs jeunes plantules partageaient le même cortège mycorhizien et échangeaient des nutriments (C et N). L'analyse de la région ITS de l'ADNr nucléaire de 293 ECM a permis de distinguer 39 taxons appartenant à sept groupes fongiques (tableaux XXI et XXII). Sur ces 39 taxons, 19 sont des champignons à hôtes multiples (champignons dits généralistes), identifiés au moins sur deux espèces de plantes, 9 sont des champignons à hôte simple (champignons dits spécialistes rencontrés au moins deux fois), et 11 sont des singletons (champignons dits spécialistes rencontrés une seule fois).

Les champignons à hôtes multiples sont plus abondants (89 %) que les champignons à hôte simple (7 %) et les singletons (4 %) réunis (fig. 38). Parmi les champignons à hôtes multiples, le taxon Russulaceae #16, représente à lui seul 47 % des ECM analysées alors que les autres espèces fongiques ne dépassent guère 7 %. De plus, ce champignon et d'autres à hôtes multiples sont répertoriés au moins sur 3 espèces d'arbres et leurs jeunes plants vivant dans le même voisinage, ce qui suggère que ces derniers établiraient des réseaux ectomycorhiziens entre les différentes espèces d'arbres et leurs jeunes plants. Cependant, on ne peut pas exclure l'existence de plusieurs genets chez ces champignons. L'utilisation de marqueurs moléculaires intraspécifiques, comme les microsatellites plus discriminants que le séquençage de l'ITS, devrait le confirmer. Par ailleurs, l'abondance de certains champignons ne reflète pas leur statut d'hôte simple ou multiple. Basidiomycota #3, par exemple, est peu abondant (2 %), alors qu'il colonise toutes les espèces de plantes hôtes. En considérant les champignons de tous les groupes confondus et pour chaque espèce de plante hôte, les analyses de raréfaction révèlent que les jeunes plants ont une diversité plus grande que les arbres, sauf pour *Uapaca esculenta* (fig. 39 et 40, tabl. XXI). L'analyse factorielle des correspondances montre que les Boletaceae, Clavulinacea et Thelephoraceae tendent à s'associer de préférence avec *A. fragans*, alors que les Russulaceae ne montrent pas



**Figure 38**  
**Abondance des taxons fongiques à hôtes multiples (valeurs au-dessus de zéro), des taxons fongiques à hôte simple et des singletons (valeurs en dessous de zéro) sur les arbres et les jeunes plants. Pour des raisons de commodité, le taxon le plus abondant, Russulaceae #16 (47 %), n'est pas représenté.**

(Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2010 b)

1, Théléphoroïde #6 ; 2, Théléphoroïde #10 ; 3, Sclérodermatoïde #2 ; 4, Russuloïde #1 ; 5, Russuloïde #15 ; 6, Théléphoroïde #8 ; 7, Bolétoïde #1 ; 8, Bolétoïde #2 ; 9, Théléphoroïde #3 ; 10, Basidiomycota #3 ; 11, Cantharelloïde #1 ; 12, Sclérodermatoïde #1 ; 13, Russuloïde #5 ; 14, Russuloïde #13 ; 15, Basidiomycota #1 ; 16, Russuloïde #3 ; 17, Russuloïde #8, 18, Théléphoroïde #1 ; 19, Théléphoroïde #9 ; 20, Basidiomycota #2 ; 21, Bolétoïde #3 ; 22, Russuloïde #2 ; 23, Russuloïde #4 ; 24, Russuloïde #7 ; 25, Russuloïde #11 ; 26, Russuloïde #14 ; 27, Théléphoroïde #2 ; 28, Cantharelloïde #2 ; 29, Russuloïde #6 ; 30, Russuloïde #9 ; 31, Russuloïde #10 ; 32, Russuloïde #12 ; 33, Théléphoroïde #4 ; 34, Théléphoroïde #5 ; 35, Théléphoroïde #7 ; 36, Trichlolomatoïde #1 ; 37, Trichlolomatoïde #2 ; 38, Trichlolomatoïde #3.

de préférence (fig. 41). En considérant uniquement les champignons à hôtes multiples et en combinant les 5 espèces de plantes, il apparaît que les jeunes plants ont une plus grande diversité de champignons comparés aux arbres. Par contre, si on considère uniquement les champignons à hôte simple, les arbres présentent une plus grande diversité de champignons que les jeunes plants. On pourrait donc considérer la forêt de Ziama comme une « nursery » où les jeunes plants auraient tendance à favoriser leurs associations avec des champignons à hôtes multiples de manière à profiter du plus grand nombre d'espèces d'arbres. Les arbres à leur tour favoriseraient plus les champignons à hôte simple, afin de supporter un nombre raisonnable de jeunes plants. Cela suggère également une spécialisation des plantes avec l'âge : champignons généralistes au stade de jeune plant et champignons spécialistes au stade arbre. L'existence de réseaux ectomycorhiziens suggère également des transferts potentiels de C et de N des arbres vers des jeunes plants dans la pénombre des forêts. Or cette hypothèse n'a pas été vérifiée dans le cadre de cette étude. En effet, l'absence de différence entre delta  $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$  des arbres et jeunes plants révélerait l'absence de transfert de C et N *via* les réseaux ectomycorhiziens. Néanmoins, ces résultats doivent être interprétés avec prudence car la variabilité des signatures isotopiques est si forte que les éventuels faibles flux de nutriments n'auraient pas été détectés.

**Tableau XXI**  
**Nombre de racines échantillonnées, d'ectomycorhizes (ECM) analysées,**  
**et de séquences ITS obtenues des arbres (a) et des jeunes plants (p) des cinq espèces d'arbres**  
*(Anthothena fragrans, A. macrophylla, Cryptosepalum tetraphyllum,*  
*Paramacrolobium coeruleum, et Uapaca esculenta)*

	<i>A. fragrans</i>		<i>A. macrophylla</i>		<i>C. tetraphyllum</i>		<i>P. coeruleum</i>		<i>U. esculenta</i>	
	a	p	a	p	a	p	a	p	a	p
Nombre d'individus échantillonnés	1	24	3	37	2	33	3	30	3	24
Nombre de racines prélevées	30	34	30	37	30	46	30	41	30	32
Nombre d'ECM analysées	34	36	31	39	33	49	32	43	30	35
Nombre d'ECM séquencées	32	30	21	27	22	40	26	38	25	32
Nombre de séquences ITS obtenues	32	31	22	28	22	41	26	41	28	32
Nombre de taxons identifiés	8	10	8	10	6	13	7	15	11	8
Nombre de taxons après raréfaction à 22	7,4	8,7	8,0	8,4	6,0	9,0	6,6	10,1	9,4	6,9

(Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2010 b)

**Tableau XXII**  
**Taxons fongiques identifiés des ectomycorhizes prélevées**  
**dans la forêt de Ziama en Guinée forestière.**  
**Le résultat du BLAST indique le taxon le plus proche**  
**du champignon dont la séquence d'ADN a été analysée**

Taxon	N° d'accession dans Genbank	Résultat du BLAST dans Genbank	Plantes hôtes	Arbres	Jeunes plants
Basidiomycota #1	AM113461	Basidiomycota	<i>Am, Ct</i>	+	+
Basidiomycota #2	AM113462	Basidiomycota	<i>Ue</i>	+	-
Basidiomycota #3	AM113463	Basidiomycota	<i>Af, Am, Ct, Pc, Ue</i>	+	+
Boletaceae #1	AM113453	<i>Xerocomus</i>	<i>Af, Am, Pc, Ue</i>	+	+
Boletaceae #2	AM113454	Boletaceae	<i>Af, Pc</i>	+	+
Boletaceae #3	AM113455	<i>Leccinum</i>	<i>Af</i>	+	-
Clavulinaceae #1	AM113459	<i>Clavulina</i>	<i>Af, Ct</i>	-	+
Clavulinaceae #2	AM113460	Clavulinaceae	<i>Af</i>	-	+
Russulaceae #1	AM113427	<i>Russula</i>	<i>Am, Ct, Pc, Ue</i>	+	+
Russulaceae #2	AM113428	<i>Russulales</i>	<i>Af, Pc</i>	+	-
Russulaceae #3	AM113429	<i>Russula</i>	<i>Ct</i>	+	-
Russulaceae #4	AM113430	<i>Russula</i>	<i>Am, Pc</i>	-	+
Russulaceae #5	AM113431	Russulales	<i>Am, Ct, Pc</i>	+	+
Russulaceae #6	AM113432	Russulales	<i>Ue</i>	+	-
Russulaceae #7	AM113433	<i>Russula</i>	<i>Pc</i>	+	-
Russulaceae #8	AM113434	Russulales	<i>Ct</i>	+	+
Russulaceae #9	AM113435	Russulales	<i>Ue</i>	+	-
Russulaceae #10	AM113436	<i>Lactarius</i>	<i>Ue</i>	+	-
Russulaceae #11	AM113437	Russulales	<i>Pc</i>	+	+
Russulaceae #12	AM113438	Russulales	<i>Ue</i>	+	-
Russulaceae #13	AM113439	Russulales	<i>Pc, Ue</i>	+	+
Russulaceae #14	AM113440	Russulales	<i>Ue</i>	-	+
Russulaceae #15	AM113441	<i>Lactarius</i>	<i>Af, Am, Ct, Pc, Ue</i>	-	+
Russulaceae #16	AM113442	Russulales	<i>Af, Am, Ct, Pc, Ue</i>	+	+
Sclerodermataceae #1	AM113464	<i>Scleroderma</i>	<i>Am, Ct, Ue</i>	-	+
Sclerodermataceae #2	AM113465	<i>Scleroderma</i>	<i>Af, Am, Ct, Pc, Ue</i>	+	+
Thelephoraceae #1	AM113443	<i>Tomentella</i>	<i>Af</i>	+	-
Thelephoraceae #2	AM113444	<i>Tomentella</i>	<i>Am, Pc</i>	-	+
Thelephoraceae #3	AM113445	Thelephoraceae	<i>Ct, Pc</i>	+	+
Thelephoraceae #4	AM113446	Thelephoraceae	<i>Ct</i>	-	+

Tableau XXII (suite)

Taxon	N° d'accession dans Genbank	Résultat du BLAST dans Genbank	Plantes hôtes	Arbres	Jeunes plants
Thelephoraceae #5	AM113447	<i>Tomentella</i>	<i>Ct</i>	+	-
Thelephoraceae #6	AM113448	Thelephoraceae	<i>Af, Am, Ct, Pc, Ue</i>	+	+
Thelephoraceae #7	AM113449	Thelephoraceae	<i>Af</i>	-	+
Thelephoraceae #8	AM113450	Thelephoraceae	<i>Af, Am</i>	+	-
Thelephoraceae #9	AM113451	<i>Tomentella</i>	<i>Pc</i>	-	+
Thelephoraceae #10	AM113452	<i>Thelephora</i>	<i>Af, Am, Ct, Pc, Ue</i>	+	+
Tricholomataceae #1	AM113456	Tricholomataceae	<i>Ue</i>	+	-
Tricholomataceae #2	AM113457	<i>Tricholoma</i>	<i>Pc</i>	-	+
Tricholomataceae #3	AM113458	<i>Mycena</i>	<i>Am</i>	+	-

(+) Présence ; (-) absence ; *Anthonotha fragrans* (*Af*), *Anthonotha macrophylla* (*Am*), *Cryptosephalum tetraphyllum* (*Ct*), *Paramacrolobium coeruleum* (*Pc*), et *Uapaca esculenta* (*Ue*).  
(Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2010 b)

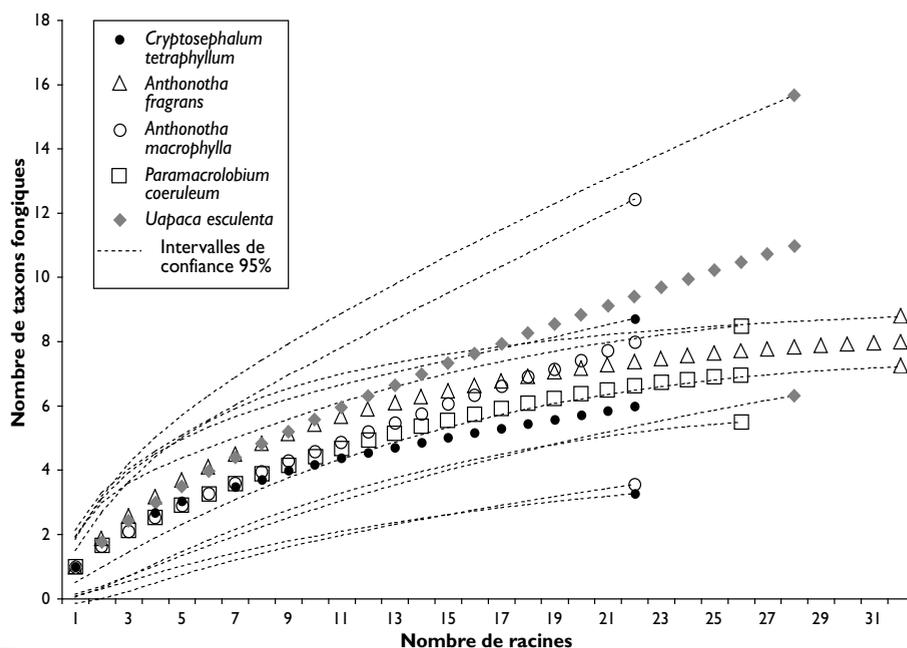
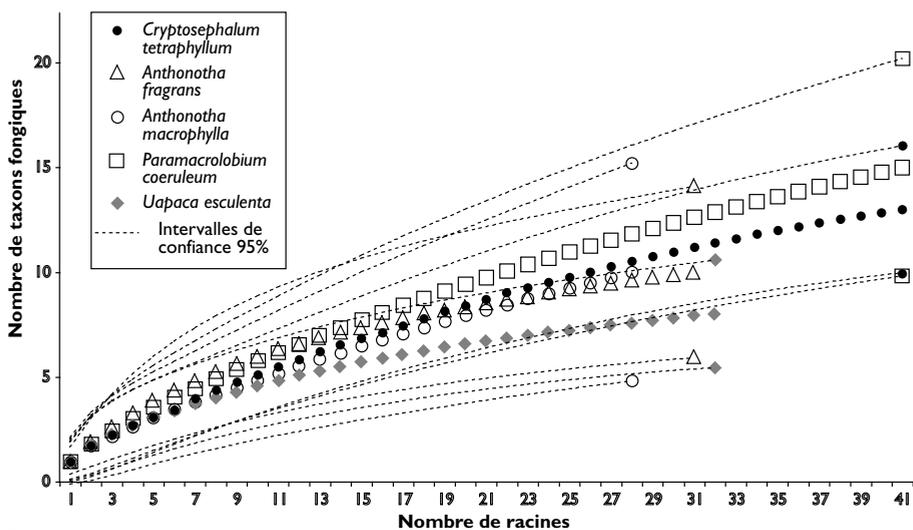
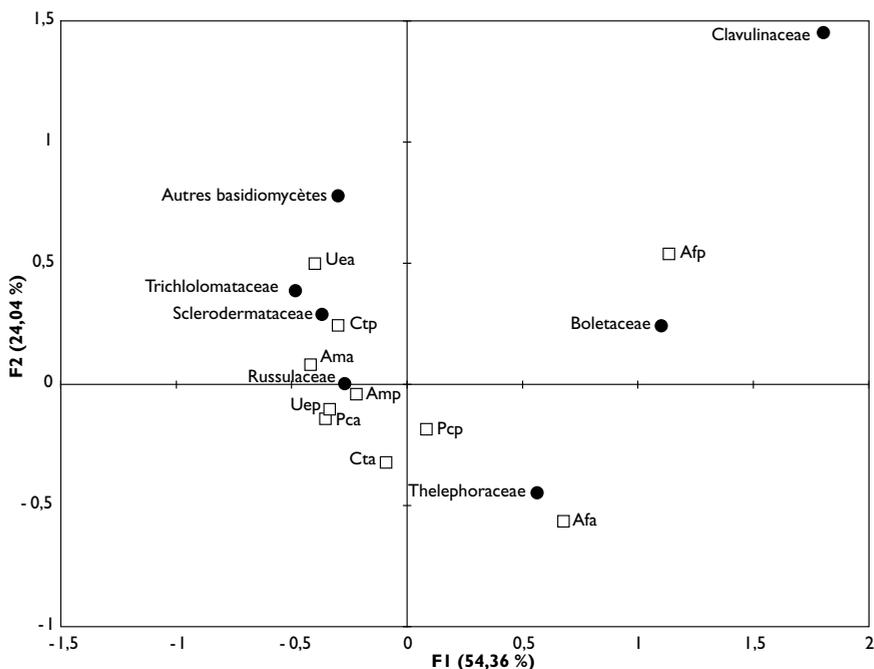


Figure 39  
Courbes d'accumulation des taxons fongiques et leurs intervalles de confiance à 95 % (pointillé) des ectomycorhizes prélevées des arbres.  
(Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2010 b)



**Figure 40**  
**Courbes d'accumulation des taxons fongiques et leurs intervalles de confiance à 95 % (pointillé) des ectomycorhizes prélevées des jeunes plants.**  
 (Source : DIÉDHIU *et al.*, 2010 b)



**Figure 41**  
**Analyse factorielle des correspondances entre les taxons fongiques (cercle plein), les adultes et jeunes plants (carré) des 5 plantes hôtes ; les axes F1 et F2 représentent respectivement 54,4 % et 24 % de la variabilité. Afa, *A. fragans* adulte ; Afp, *A. fragans* jeune plant ; Ama, *A. macrophylla* adulte ; Amp, *A. macrophylla* jeune plant ; Cta, *C. tetraphyllum* adulte ; Pca, *P. coeruleum* adulte ; Pcp, *P. coeruleum* jeune plant ; Uea, *U. esculenta* adulte ; Uep, *U. esculenta* jeune plant.**  
 (Source : DIÉDHIU *et al.*, 2010 b)

## CONCLUSION

---

Dans ce chapitre, nous avons révélé une richesse et une diversité de champignons ectomycorhiziens et d'ECM tout à fait exceptionnelles et jusqu'ici insoupçonnées au voisinage de plus de six essences forestières à ECM en mélange dans des forêts d'Afrique de l'Ouest. Il est difficile de trouver plus de diversité végétale à ECM en zone tempérée. De nombreux champignons sont encore indéterminés et pourraient être de nouvelles espèces. Contrairement à une opinion très répandue, la richesse spécifique et la diversité des communautés de champignons ectomycorhiziens en Afrique de l'Ouest sont comparables à celles des forêts tempérées. Comme dans les forêts tempérées, les sporophores sont de mauvais marqueurs de la diversité réelle des ECM. Encore, comme dans les forêts tempérées, les groupes dominants des champignons ectomycorhiziens sont les mêmes, avec par exemple une prépondérance des Russulaceae et Thelephoraceae dans les forêts tropicales sèches et humides d'Afrique de l'Ouest. Les fréquences d'occurrence des champignons à hôtes multiples sur les différents arbres et leurs jeunes plants suggèrent des connexions entre générations *via* des réseaux ectomycorhiziens. Ces derniers pourraient jouer un rôle important non seulement comme source d'inoculum pour les jeunes plants en régénération naturelle, mais aussi dans les transferts de nutriments des arbres vers les plantules dans la pénombre de la forêt.



© R. Duponnois et A. Bà

**Figure 2**  
 (A) Sporophores (flèche)  
 de *Pisolithus stobus* au voisinage  
 d'*Eucalyptus camaldulensis*;  
 (B) sporophores matures et primordiums  
 de *Pisolithus strobis*.



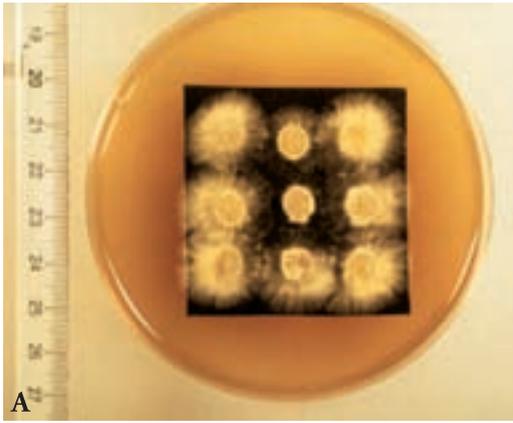
© A. Bà

**Figure 3**  
 Ectomycorrhizes jaune ocre de *Pisolithus* sp.  
 et d'*Eucalyptus camaldulensis*.



© R. Duponnois

**Figure 10**  
 Excavation pour prélever  
 des ectomycorrhizes  
 sur une racine suivie  
 depuis le tronc.  
 On note la proximité  
 d'un sporophore (flèche)  
 de *Pisolithus strobis*.

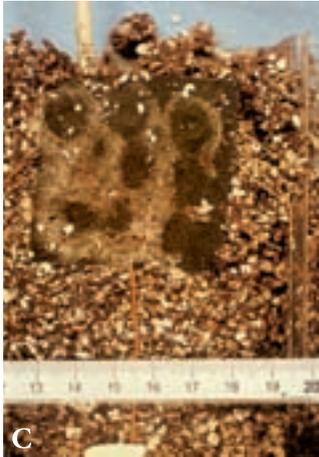


A

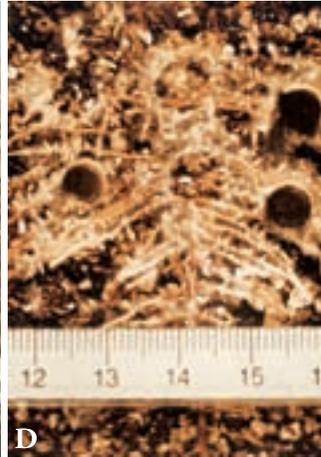


B

© A. Bâ



C

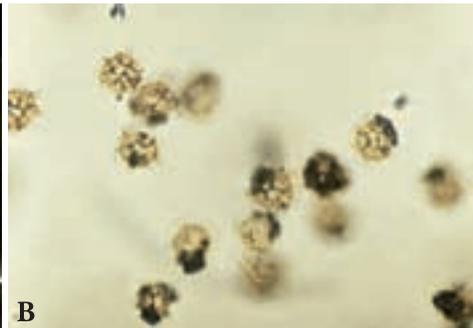


D

Figure 23  
Synthèse ectomycorhizienne  
en minirhizotron ;  
(A) carton recouvert  
de mycélium ;  
(B) plants d'*A. africana*  
en minirhizotron incliné ;  
(C) carton mycélien appliqué  
sur les racines d'*A. africana* ;  
(D) ectomycorhizes obtenues  
4 à 5 jours après inoculation.



A



B

© A. Bâ et K. Sanon

Figure 24  
(A) Sporophores de *Scleroderma dictyosporum* ;  
(B) spores de *Scleroderma dictyosporum* en microscopie photonique.



A



B

© A. Bâ



C

Figure 30  
 (A) Peuplement d'*A. africana* dans la forêt des Kalounayes au Sénégal ;  
 (B) sporophores de sclérodermes (flèche) au pied d'*A. africana* en pépinière dans la station forestière de l'Isra à Djibélor au Sénégal ;  
 (C) jeune peuplement d'*A. africana* dans la forêt claire de Thiara au Sénégal.

© A. Bâ



Figure 32  
 Peuplement de *Uapaca somon* dans la forêt claire de Leraba au Burkina Faso.



© D. Thoen et A. Bâ, 1989



© D. Thoen et A. Bâ, 1989



© A. Bâ



© A. Bâ

**Figure 34**  
 (A) *Tubosaeta brunnetosa* C7893 au voisinage des racines à échasses de *Uapaca guineensis* au parc national de Basse-Casamance au Sénégal (PNBC) ;  
 (B) *Tubosaeta brunnetosa* C7893 récolté au PNBC au Sénégal ;  
 (C) *Lactarius* sect. *Plinthogali* sp. nov. C13 récolté sous *Uapaca heudelottii* à Ziama en Guinée forestière.  
 (D) *Russula* sect. *Archaeinae* sp. nov. C53 récolté sous *Uapaca heudelottii* à Ziama en Guinée forestière ;

© D. Thoen et A. Bá, 1989



E

© D. Thoen et A. Bá, 1989



F

© D. Thoen et A. Bá, 1989



G



H

© D. Thoen et M. Ducouso, 1989 a

**Figure 34 (suite)**

(E) *Cantharellus pseudofriesii* C7654 récolté sous *Afzelia africana* dans la forêt de Thiara au Sénégal ;

(F) *Austrogautieria* sp. C7700 (S) relié aux ectomycorhizes (ECM) jaune vif de *Uapaca guineensis* au PNBC au Sénégal ;

(G) *Amanita hemibapha* C7658 récolté sous *Afzelia africana* à Thiara au Sénégal ;

(H) *Amanita* cf. *annulatovaginata* récolté sous *Anthonothea crassifolia* à Lebekere au Fouta Djallon en Guinée ;



© D. Thoen et A. Bâ, 1989



© D. Thoen et A. Bâ, 1989



© A. Bâ



© D. Thoen et A. Bâ, 1989

Figure 34 (suite)

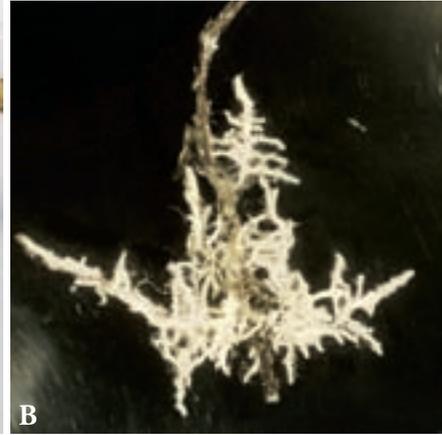
- (I) *Boletus* sp. C7596 récolté sous *Afzelia africana* aux Bayottes au Sénégal ;  
 (J) *Inocybe* sp. récolté sous *Afzelia africana* en pépinière à Djibélor au Sénégal ;  
 (K) *Russula* aff. *annulata* C189 récolté sous *Uapaca heudelottii* à Ziama en Guinée forestière ;  
 (L) *Lactarius gymnocarpus* C7605 récolté sous *Uapaca guineensis* au PNBC.

© A. Bâ



A

© A. Bâ

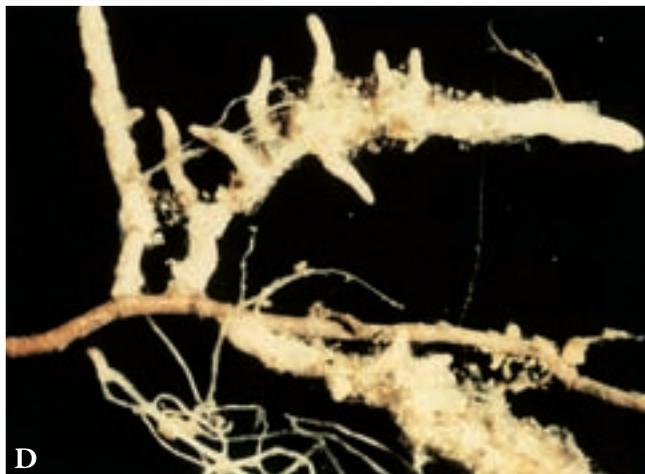


B

© A. Bâ



C



D

© A. Bâ

Figure 35

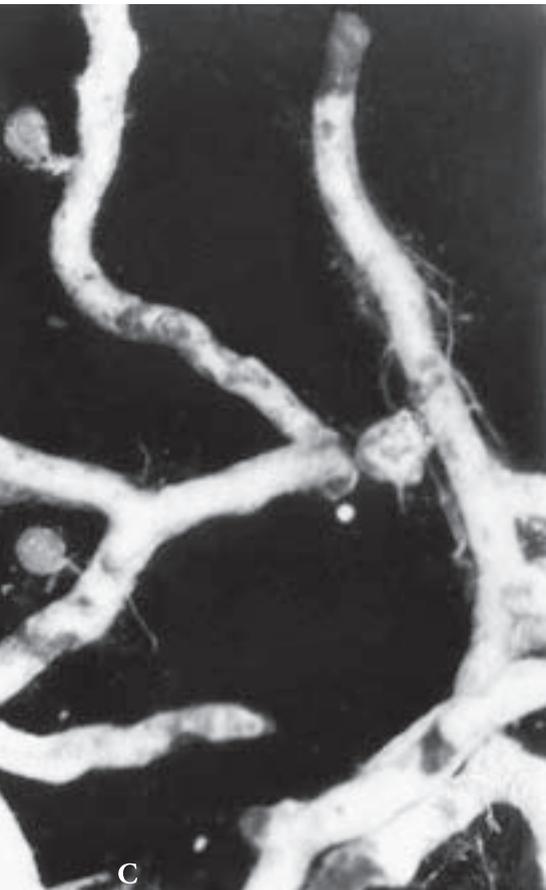
- (A) Ectomycorhizes jaune vif de *U. guineensis* et du champignon hypogé *Austrogautiera* sp. ;  
(B) ectomycorhizes blanches d'*A. africana* et de *Scleroderma verrucosum* ;  
(C) ectomycorhizes jaune pâle, marron et beige rosé (de gauche à droite)  
non identifiées de *U. guineensis* ;  
(D) ectomycorhizes blanc cotonneux non identifiées d'*A. africana*.



© A. Bá



© A. Bá



© A. Bá



© A. Bá

**Figure 43**  
 Morphotypes ectomycorhiziens  
 d'*Afzelia africana* piégés en serre  
 sur un sol de la forêt des Bayottes  
 au Sénégal ;  
 (A) morphotype brun clair XM002,  
 (B) morphotype brun foncé XM002,  
 (C) morphotype blanc à sclérotés XM001,  
 (D) morphotype jaune pâle XM003 (flèche).



**Figure 60**

Les quatre types de formations forestières ouest-africaines dominées par des arbres à ectomycorhizes ;

- (A) forêt tropicale dense humide au sud de la Guinée ;
- (B) forêt soudanienne claire semi-décidue à Lataha, Côte d'Ivoire ;
- (C) forêt galerie vue d'avion au nord de la Côte d'Ivoire ;
- (D) plantation d'*Eucalyptus* au nord de la Côte d'Ivoire.



© M. Ducousso

© D. Thoen

**Figure 61**

Quelques champignons comestibles mentionnés en Afrique centrale et australe et également récoltés en Afrique de l'Ouest ;

(A) *Cantharellus rufopunctatus*; (B) *Cantharellus pseudofriesii*; (C) *Lactarius gymnocarpus*; (D) *Lactarius gymnocarpoides*; (E) *Phlebopus sudanicus*; (F) *Tubosaeta brunneosetosa*.



Figure 62  
*Cantharellus floridulus*  
récolté sous *Isobertinia doka* en  
Côte d'Ivoire.



Figure 63  
*Pisolithus* sp.  
sous *Acacia holosericea*  
au Sénégal.



Figure 64  
*Suillus granulatus*  
récolté sous *Pinus kesiya*  
dans le Fouta-Djalon  
en Guinée.



© D. Thoen et M. Ducoussou



Figure 65  
Trois morphotypes différents  
de *Phlebopus sudanicus*  
récoltés au Sénégal.



© M. Ducoussou

Figure 66  
*Gyrodon intermedius* ined.,  
vendu comme bolet  
dans divers restaurants touristiques sénégalais.

# 4 Écologie des champignons ectomycorhiziens associés à *Afzelia africana*

## INTRODUCTION

---

En l'absence de la plante hôte et dans des conditions de stress biotique (ex. : compétition entre champignons telluriques, prédation des spores) et abiotique (ex. : température, sécheresse), les champignons ectomycorhiziens sont capables de survivre dans le sol sous forme de spores, de fragments de mycorhizes, de fragments de cordons mycéliens et de sclérotés que l'on dénomme propagules (MIKOLA, 1948 ; LEVISOHN, 1957 ; LAMB et RICHARDS, 1974 ; SKINNER et BOWEN, 1974 ; BÂ *et al.*, 1991 ; JONES *et al.*, 2003). Le vent est le principal facteur de dispersion des spores des champignons épigés, alors que les petits mammifères sont impliqués dans la dissémination des spores des champignons hypogés (REDDELL *et al.*, 1997 ; ASHKANNEJHAD et HORTON, 2006). La durée de vie des propagules à l'état végétatif dans le sol dépend de la durée de recolonisation des sites par les arbres mycotrophes. La viabilité des propagules végétatives est d'environ 2 ans en l'absence de plantes hôtes (HAGERMAN *et al.*, 1999). Par contre, les spores ont une durée de vie plus longue (jusqu'à 5 ans dans un environnement sec) et sont plus abondantes avec un mode de dispersion à grandes distances par le vent et les animaux. Les spores constituent donc la plus importante source de propagules viables dans le sol. Elles sont très actives dans les successions primaires des champignons ectomycorhiziens en particulier lors de la colonisation des écosystèmes dunaires par des arbres mycotrophes (NARA, 2004 ; ASHKANNEJHAD et HORTON, 2006). INGLEBY *et al.* (1998) ont montré que *Geastrum*, *Suillus* et *Scleroderma* sont des champignons pionniers de la Dipterocarpaceae *Shorea parvifolia* à cause de l'abondance de spores produites dans le sol par ces champignons. Dans la phase de recolonisation par les végétaux des sites perturbés (ex. : chablis, éclaircie, feu) d'un écosystème forestier, les successions secondaires des champignons vont dépendre non seulement du nombre de propagules viables et des modifications physico-chimiques et biologiques du sol, mais aussi de la communauté végétale qui s'y installe (BRUNDRETT *et al.*, 1996 b ; JONES *et al.*, 2003). Les feux représentent le principal facteur perturbant les forêts tropicales à eucalyptus. Le passage du feu se traduit par une augmentation du pH et de la disponibilité en C, N et P du sol. Seuls les champignons ectomycorhiziens tolérant de fortes teneurs en nutriments pourraient recoloniser les rejets de souches des eucalyptus (JONES *et al.*, 2003).

Certains champignons ectomycorhiziens possèdent l'équipement enzymatique qui leur permet d'utiliser des composés complexes du sol comme la lignine, les polyphénols et la cellulose (READ et PEREZ-MORENO, 2003). Cette activité saprophytique peut leur conférer une aptitude à se maintenir sous forme mycélienne en mobilisant le P et le N organique du sol (READ et PEREZ-MORENO, 2003 ; COURTU *et al.*, 2005). C'est sous cette forme que le champignon colonise la rhizosphère puis le rhizoplan avant le développement de la symbiose ectomycorhizienne proprement dite. La colonisation ectomycorhizienne est le résultat de relations de compétition des champignons entre eux et d'interactions avec d'autres micro-organismes du sol (DUPONNOIS *et al.*, 1993). Lors de la phase de colonisation rhizosphérique, un champignon sera d'autant plus compétitif qu'il sera apte à se maintenir à l'état mycélien. La nature et la densité des propagules, l'activité saprophytique des champignons, de même que la réceptivité des plantes à l'infection ectomycorhizienne sont autant de facteurs qui conditionnent la colonisation des racines par des champignons ectomycorhiziens (GARBYE, 1994 ; READ et PEREZ-MORENO, 2003 ; JONES *et al.*, 2003).

Dans les successions primaires comme dans les successions secondaires, les communautés de champignons ectomycorhiziens se succèdent dans le temps et dans l'espace selon l'âge des formations végétales (DIGHTON et MASON, 1985 ; LILLESKOV et BRUNS, 2003). Les champignons qui apparaissent en premier peuvent persister, régresser ou disparaître en laissant la place à d'autres. Plusieurs travaux suggèrent que les symbiotes fongiques s'installent en fonction de l'âge des arbres selon un processus de succession et/ou d'addition (GARBYE *et al.*, 1986 ; DIGHTON et MASON, 1985 ; CHILVERS *et al.*, 1987 ; BÂ *et al.*, 1991 ; READ, 1997). Dans les sites de plantation ou de régénération, les communautés fongiques présentent une hétérogénéité spatiale (DIGHTON et MASON, 1985). Par exemple, dans des plantations monospécifiques de bouleaux, on note une séquence d'apparition des sporophores dans le temps et dans l'espace (MASON *et al.*, 1983). Les genres *Scleroderma*, *Pisolithus*, *Thelephora*, *Inocybe*, *Laccaria* apparaissent dans un premier temps. Ils sont appelés champignons précoces ou *early stage fungi* selon la terminologie anglo-saxonne et fructifient pendant les deux premières années de plantations. Ensuite, ce sont des champignons plus tardifs dénommés *late stage fungi* comme *Cortinarius*, *Lactarius* et *Russula* qui s'installent dès la sixième année. À ces fructifications correspondent des morphotypes ectomycorhiziens qui suivent la même distribution dans le temps et dans l'espace (DEACON *et al.*, 1983 ; FLEMING *et al.*, 1985). Cependant, des champignons (ex. : *Laccaria*, *Pisolithus*, *Scleroderma*), présents à différents âges de la plante, sont dénommés sous le vocable *multi stage fungi* (DIGHTON et MASON, 1985). Des séquences comparables ont été également observées sur des résineux et des feuillus (TRAPPE et STRAND, 1969 ; CHU-CHOU, 1979 ; CHU-CHOU et GRACE 1981, 1982, 1983 ; GARBYE *et al.*, 1986). De ces observations est né le concept de succession et/ou d'addition des symbiotes fongiques avec une diversification spécifique qui augmente au cours de l'âge du peuplement forestier (DIGHTON et MASON, 1985).

Deux hypothèses sont généralement proposées pour expliquer le processus d'addition et/ou de succession des symbiotes fongiques (DIGHTON et MASON, 1985 ; CHILVERS *et al.*, 1987). Une première hypothèse suggère que les photosynthétats, sucres sous forme de glucose et de fructose, disponibles dans les racines augmentent au cours du vieillissement de la plante hôte et conditionnent ainsi l'ordre d'apparition des champignons ectomycorhiziens (VOGT *et al.*, 1982 ; DIGHTON et MASON, 1985 ; BÂ *et al.*, 1994 c ; NEHLS et HAMPP, 2000). Les régénérations naturelles par semis et par rejets de souches contractent des ECM avec des champignons tardifs qui seraient, en raison de leur besoin en sucres, suffisamment approvisionnés par les arbres adultes *via* des réseaux ectomycorhiziens (SIMARD *et al.*, 1997 a, b ; SIMARD et DURALL, 2004). Au contraire, des semis, élevés sur du sol isolé des arbres adultes, forment uniquement des ECM avec des champignons précoces (FLEMING, 1983). La raison est que ces derniers ont des besoins en sucres moins importants et ainsi colonisent les jeunes plants (DIGHTON et MASON, 1985). Cette disponibilité en sucres au niveau des racines est conditionnée en partie par la teneur en azote et en phosphore du sol (MARX *et al.*, 1977 ; FRANCE et REID, 1983 ; REID *et al.*, 1983). Des teneurs élevées en N et P dans le sol diminuent la teneur en sucres au niveau du système racinaire de *Pinus taeda* et donc le taux de mycorhization par *P. tinctorius* (MARX *et al.*, 1977).

Une seconde hypothèse prend en compte la nature et la densité des propagules fongiques pour expliquer le processus d'addition et (ou) de succession des symbiotes fongiques sur les racines des jeunes arbres. Cette hypothèse a été éprouvée sur le modèle eucalyptus où coexistent deux types de mycorhizes (ECM et MA) sur le même système racinaire, voire sur le même apex racinaire (CHILVERS *et al.*, 1987). La colonisation précoce de jeunes plants par des champignons mycorhiziens à arbuscules puis de plants plus âgés par des champignons ectomycorhiziens serait liée à la densité et à la taille des spores de l'endophyte dans le sol (CHILVERS *et al.*, 1987). Les MA dominent les premiers mois sur les eucalyptus et sont ensuite remplacées en partie par les ECM (DE OLIVIERA *et al.*, 1997). La régression de la colonisation mycorhizienne à arbuscules résulterait du blocage des sites de colonisation par le champignon ectomycorhizien (CHILVERS *et al.*, 1987 ; BOUDARGA *et al.*, 1990). La succession MA/ECM a été également décrite sur *Helianthenum chamaecistus*, *Alnus glutinosa*, *Quercus agrifolia*, *Uapaca staudii* et *U. bojeri* (READ *et al.*, 1977 ; BEDDIARD, 1987 ; MOYERSON et FITTER, 1999 ; EGERTON-WARBURTON et ALLEN, 2001 ; RAMANANKIERANA *et al.*, 2007). Les mécanismes de remplacement des MA par des ECM ne sont pas encore connus. Des tests *in vitro* montrent, cependant, que la colonisation mycorhizienne n'est pas liée à l'absence de réceptivité des jeunes plants d'*E. urophylla* aux propagules des deux types de champignons (BOUDARGA *et al.*, 1990).

Nous avons mis en évidence l'existence de champignons précoces et de champignons tardifs sur les racines d'*Azelia africana* dans des expériences de piégeage sur un pas de temps relativement court (BÂ *et al.*, 1991). Le choix de cet arbre modèle tient à

son intérêt pour le reboisement en tant que fourrage et bois d'œuvre d'excellente qualité. C'est l'une des rares espèces dont la sylviculture est maîtrisée en laboratoire et en pépinière. Le piégeage des champignons consiste à élever des semis d'*A. africana* sur des sols forestiers de manière à déterminer la nature des propagules et l'ordre d'apparition des morphotypes ectomycorhiziens au cours du vieillissement de la plante. Les morphotypes ont été caractérisés et, dans certains cas, le champignon impliqué a été isolé et identifié. Les champignons ont été ensuite classés en souches fongiques précoces et en souches fongiques tardives. Pour expliquer le déterminisme de la colonisation ectomycorhizienne d'*A. africana* par les symbiotes fongiques, deux hypothèses ont été formulées, l'une relative à la nature et à la densité de propagules dans le sol, l'autre se rapportant aux besoins en sucres des souches précoces et tardives.

Pour tester la première hypothèse, nous avons caractérisé les différents morphotypes ectomycorhiziens durant leur apparition séquentielle sur les racines d'*A. africana* au cours du temps. Nous avons aussi évalué le nombre et la diversité des propagules du sol en relation avec la séquence d'apparition des différents morphotypes. La compétitivité des champignons prédominants au bout de six mois de croissance de la plante hôte a été comparée en fonction de la densité des propagules dans le sol. Elle a été également testée sur des sols forestiers renfermant des propagules de champignons ectomycorhiziens.

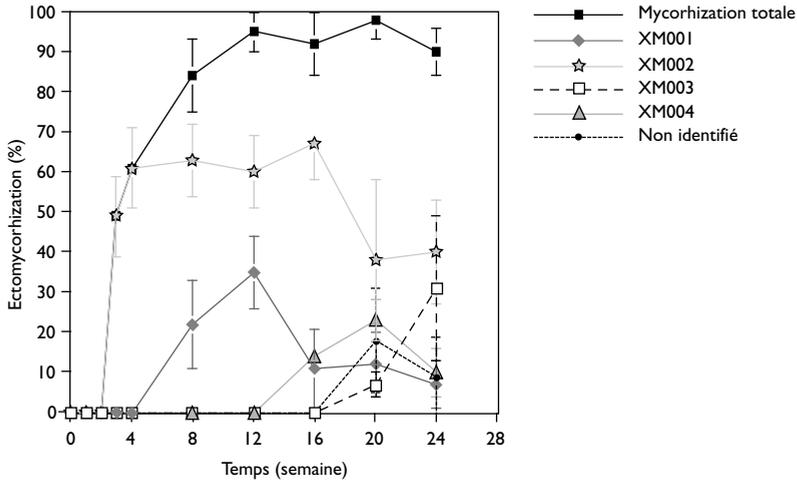
Pour tester la deuxième hypothèse, nous avons tout d'abord montré que la quantité de sucres solubles des racines latérales augmente au cours du vieillissement de la plante. Nous avons ensuite dissocié le facteur « temps de piégeage » du facteur « contenu en sucres » dans les racines en procédant à l'ablation partielle ou totale des cotylédons pour évaluer les besoins en sucres des souches précoces et tardives. Les besoins en glucose ont été également évalués pour les souches seules ou en symbiose avec *A. africana*.

## DÉTERMINISME DE LA SÉQUENCE D'APPARITION DES MORPHOTYPES ECTOMYCORHIZIENS

---

### Séquence d'apparition des morphotypes

Dans l'expérience de piégeage, la colonisation des plants par des champignons ectomycorhiziens débute trois semaines après le repiquage des semis d'*A. africana* sur un sol de la forêt des Bayottes (fig. 42) (Bâ *et al.*, 1991). Cette réceptivité précoce des plants d'*Afzelia* à la symbiose ectomycorhizienne coïncide avec l'apparition des racines



**Figure 42**  
**Séquence d'apparition de cinq morphotypes ectomycorhiziens**  
**sur les racines d'*Azelia africana*.**  
 (Source : BÂ *et al.*, 1991)

latérales et se produit au stade cotylédonnaire bien avant l'étalement des premières feuilles. Cela suggère un rôle possible des cotylédons dans l'établissement de la symbiose. Dans la pénombre des forêts, les régénérations naturelles d'*A. africana* à partir de semis de l'année contractent aussi des ECM au stade cotylédonnaire (THOEN et BÂ, 1989). Dans tous les cas, les MA sont absentes des racines d'arbres adultes et des semis d'*A. africana* (BÂ, 1990 ; THOEN et BÂ, 1989 ; BÂ *et al.*, 1991 ; SANON *et al.*, 1997). D'ailleurs, l'inoculation avec des champignons mycorhiziens à arbuscules a un effet dépressif sur la croissance de jeunes plants d'*A. africana* âgés de 4 mois (BÂ *et al.*, 2000), montrant ainsi que cet arbre n'est pas endotrophe.

Une séquence d'apparition de cinq morphotypes est révélée sur les racines d'*A. africana* au cours du temps. Une description des différents morphotypes piégés est proposée dans le tableau XXIII.

Le morphotype brun clair XM002 apparaît en premier et occupe 50 % du système racinaire des semis âgés de 3 semaines (fig. 42 et 43 A, p. VIII du cahier couleurs). Le morphotype brun clair XM002 change de couleur pour devenir brun foncé et occupe 40 % des racines à la fin de l'expérience (fig. 42 et 43 B). Le morphotype blanc à sclérotés XM001 apparaît 8 semaines après semis avec un taux d'occupation des racines de 20 %, qui diminue pour atteindre 5 % au bout de six mois (fig. 42 et 43 C). Le morphotype blanc sans sclérote XM004 apparaît 16 semaines après le repiquage des semis, avec un taux de mycorhization de 20 % à 20 semaines qui décroît à 10 % en fin d'expérience (fig. 42). Les morphotypes brun lisse et jaune pâle apparaissent à 20 semaines avec un taux de mycorhization voisin de 10 % (fig. 42 et

**Tableau XXIII**  
**Quelques caractéristiques morphologiques et anatomiques**  
**des cinq morphotypes (MT) ectomycorhiziens piégés sur *Azelaia africana***  
**dans un sol de la forêt des Bayottes au Sénégal**

MT	Forme	Mycorhize		Manteau		Réseau de Hartig		Hyphes	
		Diamètre (µm)	Texture	Structure	Épaisseur (µm)	Profondeur (µm)	Boucle	Diamètre (µm)	
brun clair à foncé	pyramidale monopodiale	210-250	poilue	pseudoparenchymateux interne plectenchymateux externe	20-47	9-15	+	2,8-3,1	
blanc à sclérotés	pyramidale monopodiale	249-253	poilue	pseudoparenchymateux interne plectenchymateux externe	34-40	23-25	-	1,8-2,7	
blanc	pyramidale monopodiale	232-250	poilue	pseudoparenchymateux	25-37	16-27	-	2,0-2,5	
brun lisse	pyramidale monopodiale	361-377	lisse	pseudoparenchymateux interne plectenchymateux externe	65-77	22-31	+	3,0-3,4	
jaune pâle	pyramidale monopodiale	364-367	poilue	pseudoparenchymateux interne plectenchymateux externe	46-69	18-36	-	2,7-3,0	

Chaque valeur représente la moyenne de mesures réalisées sur des sections transversales de 20 racines ectomycorhizées.  
 (Source : BA, 1990)

43 D). Le morphotype brun lisse décline au bout de 24 semaines alors que le morphotype jaune pâle XM003 augmente pour atteindre un taux de mycorhization semblable à celui du morphotype XM002 installé en premier (fig. 42).

Les souches fongiques des morphotypes sont donc classées en deux groupes selon leur apparition : les souches fongiques précoces (XM002 et XM001) et les souches fongiques tardives (XM004, XM003 et la souche du morphotype brun lisse). L'apparition des souches se développe selon une séquence temporelle et spatiale (colonisation multiple sur la même racine) avec une diversité en espèces fongiques qui augmente au cours du temps.

Les souches précoces n'empêchent pas la mycorhization par les souches tardives. La mycorhization des plants par la souche précoce XM001 diminue lors de l'apparition des souches tardives. Cependant, il n'y a pas de remplacement des champignons précoces par les champignons tardifs mais un processus d'addition au cours du développement de la plante hôte. Après 24 semaines de croissance de la plante hôte, deux souches fongiques, l'une précoce (XM002), l'autre tardive (XM003), sont dominantes et colonisent environ 75 % des racines. Des fructifications de la souche tardive XM003 apparaissent au pied de plants âgés de six mois (fig. 43 D, p. VIII du cahier couleurs).



© A. Bâ

**Figure 44**  
Ectomycorhizes à la surface de la motte de terre  
et un sporophore de *Scleroderma dictyosporum*  
au pied d'un plant d'*Azelia africana* âgé de 6 mois  
dans l'expérience de piégeage.

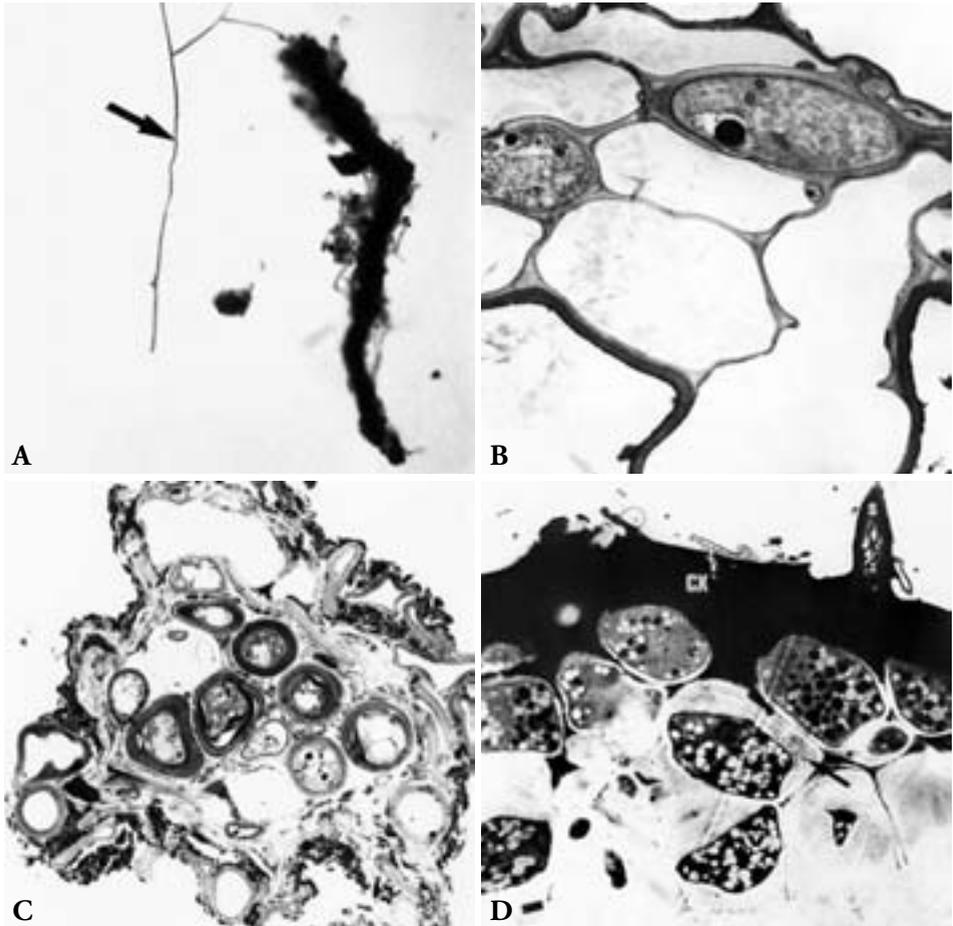
Les différents morphotypes des ECM ont été identifiés par séquençage de l'ITS (Bâ, résultats non publiés). C'est ainsi que les morphotypes brun clair à brun foncé XM002 présentent une forte homologie de séquences (100 %) avec le champignon théléphoroïde XM002. Les morphotypes blancs à sclérotés XM001 et jaune pâle XM003 ont une forte homologie de séquences (100 %) respectivement avec *S. verrucosum* et *S. dictyosporum*. Le morphotype blanc XM004 sans sclérote est identifié à une Sclerodermataceae, tandis que le morphotype brun lisse est identifié à une Cortinariaceae.

### **Stratégies de conservation et de dissémination des propagules**

Pour comprendre la séquence d'apparition des morphotypes, nous avons examiné le sol forestier ayant servi au piégeage et montré une diversité de propagules végétatives appartenant aux morphotypes précoces XM002 et XM001 (Bâ *et al.*, 1991). Les propagules, identifiées sur des critères morpho-anatomiques et moléculaires (Bâ, résultats non publiés), sont des fragments d'ECM, des fragments de cordons mycéliens et des sclérotés (fig. 45). La souche précoce XM002 possède une diversité et un nombre importants de propagules viables dans le sol par rapport à toutes les autres souches (tabl. XXIV).

Les propagules de la souche XM002 sont présentes dans le sol au moins sous forme de fragments de vieilles mycorhizes, de cordons mycéliens et de sclérotés. Les vieilles ECM de la souche XM002 sont d'aspects comparables aux ECM récoltées sur des jeunes plants. Des hyphes peuvent émerger des vieilles ECM (fig. 45 A). En section transversale, des hyphes viables sont localisées dans le manteau interne des vieilles ECM (fig. 45 B). Ces hyphes présentent une paroi épaisse et un cytoplasme dense et bien différencié. Par contre, les hyphes du manteau externe et ceux du réseau de Hartig sont vides de tout contenu cellulaire. Les cordons mycéliens de la souche XM002 présentent en section transversale des hyphes à cytoplasme bien différencié (fig. 45 C). Les hyphes présentent une paroi dont l'organisation ultrastructurale rappelle celle des hyphes des MA (TOMMERUP et ABBOTT, 1981 ; LIM *et al.*, 1983). Les hyphes externes sont sans contenu cellulaire donc mortes, alors que les hyphes internes contiennent un cytoplasme dense viable (fig. 45 C). Les sclérotés des souches XM002 et XM001 présentent une organisation ultrastructurale comparable à celle de *Hebeloma sacchariolum*, de *Pisolithus tinctorius* et de *Paxillus involutus* (GRENVILLE *et al.*, 1985 a, b ; FOX, 1986). En section transversale, les sclérotés présentent un cortex épais et une médulla constituée d'hyphes viables à parois épaisses (fig. 45 D).

D'autres cordons mycéliens et vieilles ECM, retrouvés dans le sol de piégeage, renferment des hyphes non viables. La précocité de colonisation des souches précoces XM002 et XM001 corrobore des résultats expérimentaux obtenus en confrontant *in vitro* des propagules aux racines de jeunes plants d'*Azalia*. Les hyphes émergent des



© A. Bâ

**Figure 45**  
**Propagules de la souche XM002 dans le sol forestier des Bayottes ;**  
 (A) croissance d'une hyphe à partir d'une vieille mycorrhize ;  
 (B) ultrastructure du manteau interne d'une vieille mycorrhize avec des hyphes viables à cytoplasme dense et des hyphes vides de tout contenu cellulaire ;  
 (C) ultrastructure d'un cordon mycélien avec des hyphes viables et des hyphes vides de tout contenu cellulaire à la périphérie ;  
 (D) ultrastructure d'un sclérote avec des hyphes viables (CX = cortex).

différentes propagules des souches précoces et colonisent les racines d'*A. africana* dans un délai d'une à deux semaines. En revanche, les spores de sporophores de *S. verrucosum* et de *S. dictyosporum* colonisent dans des délais plus longs (tabl. XXIV). Les propagules végétatives sont donc responsables de la colonisation précoce des racines d'*A. africana*. Cela explique pourquoi la souche XM002 s'installe en premier dans l'expérience de piégeage. De plus, la diversité et le nombre de propagules végétatives sont plus élevés

**Tableau XXIV**  
**Nombre de propagules et leur aptitude à croître**  
**et à coloniser les racines d'*A. africana***

Propagules	Nombre moyen de propagules/g de sol (n = 20)	Croissance des hyphes (%) (n = 25)	Colonisation des racines par les hyphes (semaine)
<b>XM002<sup>I</sup></b>			
Fragments d'ectomycorhizes	15,6 a	41	1-2
Fragments de cordons mycéliens	7,3 b	8	1-2
Sclérotés			
<b>XM001<sup>II</sup></b>			
Spores	nd	nd	4-5
Sclérotés	2,0 c	51	1-2
<b>XM003<sup>III</sup></b>			
Spores	nd	nd	4-5
Fragments d'ectomycorhizes	7,9 b	0	> 5
Fragments de cordons mycéliens	6,3 b	0	> 5
Non identifiées			
Fragments d'ectomycorhizes	7,9 b	0	> 5
Fragments de cordons mycéliens	6,3 b	0	> 5

<sup>I</sup> Identifié au champignon théléphoroïde XM002 ;

<sup>II</sup> identifié à *Scleroderma verrucosum* ;

<sup>III</sup> identifié à *Scleroderma dictyosporum* ;

nd = non déterminé ;

les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p \leq 5\%$ ).

(Source : BÅ *et al.*, 1991)

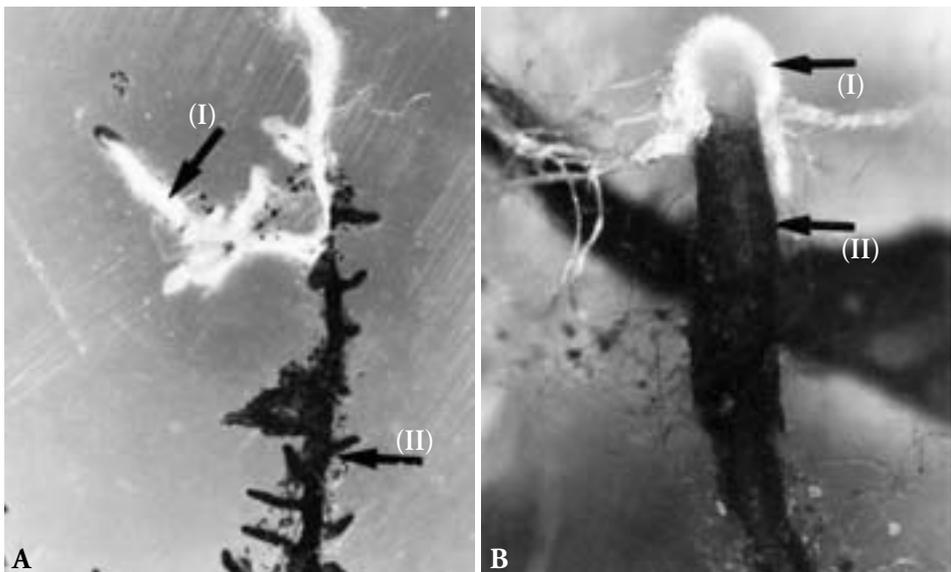
pour la souche XM002, ce qui lui donne un avantage compétitif sur la souche XM001 dans les expériences de piégeage. Les sclérotés de XM002 ne colonisent pas les racines d'*A. africana* (tabl. XXIV). Il est probable que la fragilisation de la paroi soit nécessaire pour lever la dormance des sclérotés comme dans le cas des sclérotés de champignons pathogènes dont la paroi est fragilisée par des micro-organismes telluriques (TOWNSEND et WILLETTS, 1954 ; COLEY-SMITH, 1985).

La souche précoce XM002 ne forme pas de sporophores en pépinière et en forêt, mais elle produit en abondance des propagules de conservation (sclérotés) et de dissémination (fragments de vieilles mycorhizes et de cordons mycéliens) dans le sol qui lui confère non seulement une capacité colonisatrice des racines dans des délais très courts, mais aussi une aptitude à résister à de fortes dessiccations en saison sèche. La question était de savoir si le champignon théléphoroïde XM002 est compétitif et efficace sur la croissance de la plante hôte dans des sols forestiers où il est introduit.

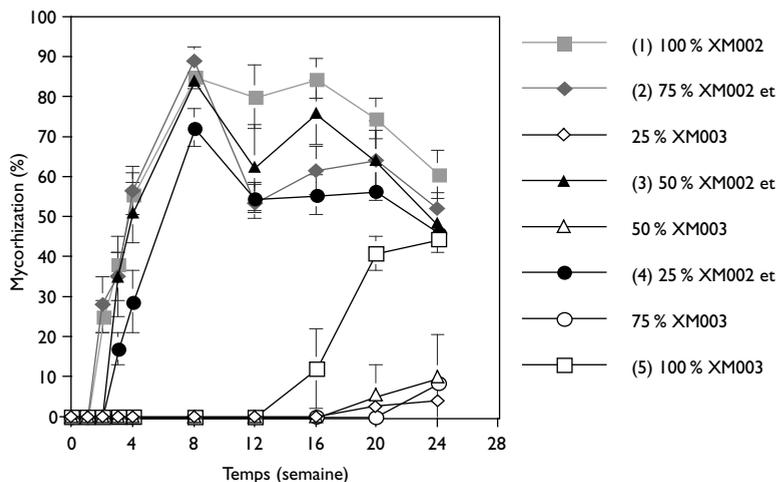
## Compétitivité du champignon précoce théléphoroïde XM002

### Compétition entre champignons précoces et tardifs

La souche précoce théléphoroïde XM002 et la souche tardive *S. dictyosporum* XM003 ont été choisies, à cause de leur taux de colonisation des racines relativement élevé et la facilité à les distinguer *de visu* lorsqu'elles sont en symbiose dans l'expérience de piégeage (DIÉDHIYOU *et al.*, 2004). Les deux champignons ont été cultivés séparément dans des bocaux contenant un mélange de vermiculite et de tourbe (4:1 ; v:v) imprégné d'un milieu nutritif MNM puis mélangés soigneusement selon cinq modalités : (1) 100 % de XM002, (2) 75 % de XM002 et 25 % de XM003, (3) 50 % de XM002 et 50 % de XM003, (4) 25 % de XM002 et 75 % de XM003, (5) 100 % de XM003. Les inoculum sont incorporés, à raison de 10 %, dans du sol de savane dépourvu de propagules viables. Là où ils sont ensemble, les deux champignons cohabitent sur les racines latérales, voire sur le même apex (fig. 46). Dans tous les cas de confrontation entre les deux symbiotes fongiques, le champignon précoce XM002 se montre plus compétitif vis-à-vis d'*A. africana* que le champignon tardif XM003 (fig. 47). Ce dernier apparaît sur les racines 16 semaines après inoculation, ce qui corrobore son statut de champignon tardif. La densité des propagules ne conditionne donc pas l'ordre d'apparition des deux champignons.



**Figure 46**  
Coexistence des morphotypes XM003 (I) et XM002 (II) sur une racine latérale (A) et un apex racinaire (B) d'*Afzelia africana*



**Figure 47**  
**Séquence d'apparition des souches XM002 et XM003 sur des racines d'*Afzelia africana***  
**en fonction de la densité de l'inoculum dans le sol.**  
 (Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2004)

### *Compétitivité du champignon précoce dans des sols forestiers*

Une deuxième expérience a été réalisée pour évaluer la compétitivité de la souche précoce XM002 dans des sols forestiers riches en propagules de différentes espèces de champignons ectomycorhiziens.

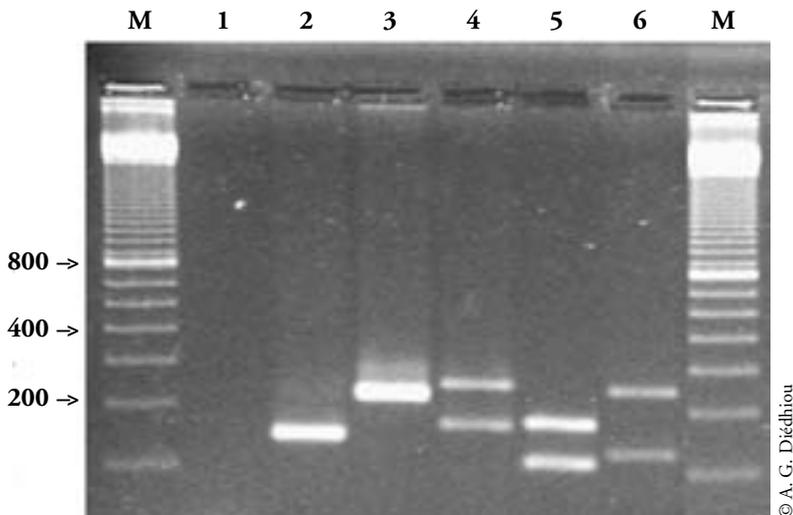
Trois sols forestiers ont été prélevés dans la mycorrhizosphère d'arbres adultes d'*A. africana*. Ils présentent des caractéristiques semblables sauf pour le phosphore assimilable dont la teneur varie d'un sol à un autre (tabl. XXV). La souche théléphoroïde XM002 a été inoculée dans les trois sols forestiers pour évaluer sa compétitivité vis-à-vis de la microflore fongique native au niveau des racines de plants d'*A. africana* en pépinière. Pour distinguer le champignon introduit des souches natives des sols forestiers, les MT ectomycorhiziens ont été inventoriés, caractérisés par PCR-RFLP de l'ITS et identifiés par séquençage de la région ML5-ML6 de l'ADNr mitochondrial (DIÉDHIYOU *et al.*, 2004).

Les séquences de colonisation d'*A. africana* sont comparables dans les trois sols forestiers non inoculés (tabl. XXVI). Les morphotypes brun clair se sont installés dans un premier temps, suivis des morphotypes blancs ou marron, puis des morphotypes brun foncé. Ces derniers se sont avérés dominants au bout de 3 mois. L'introduction de la souche XM002 n'a pas modifié l'ordre d'apparition des morphotypes mais a stimulé la fréquence des morphotypes brun foncé. Le morphotype brun foncé introduit est comparable aux morphotypes brun foncé natifs des trois sols forestiers.

**Tableau XXV**  
**Quelques caractéristiques physico-chimiques**  
**de trois sols forestiers du Sénégal**

	Bignona	Kaparang	Kolda
Argile (%)	8,7	6,1	7,7
Limon (%)	10,5	14,9	13,7
Sable (%)	74,8	76,6	76,5
C (%)	0,5	0,5	0,5
N (%)	0,05	0,05	0,04
C/N	10	10	12,5
K (méq/100 g)	0,3	0,1	0,1
Ca (méq/100 g)	2,6	2,7	2,6
Mg (méq/100 g)	1,2	1,4	0,7
P-Olsen (ppm)	4,2	8,8	13,6
pH (H <sub>2</sub> O)	6,2	6,2	7,0
pH (KCl)	5,3	5,4	6,0

(Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2004)



**Figure 48**  
**Polymorphisme de longueur des fragments de restriction de l'ITS digéré avec la *TaqI*,**  
**des morphotypes blancs (puits 1, 2, 3 et 4) et brun foncé (puits 5 et 6) natifs du sol de Kolda,**  
**et du morphotype brun foncé XM002 (puits 6) introduit ;**  
**M = marqueur de poids moléculaire (100 pb).**

L'analyse RFLP a permis de distinguer le morphotype introduit des morphotypes natifs (fig. 48, tabl. XXVII). La fréquence d'apparition du ribotype introduit est supérieure à celle des ribotypes natifs (tabl. XXVIII, ce qui suggère que la souche introduite XM002 est responsable de l'augmentation de la fréquence des morphotypes brun foncé (tabl. XXVI). Autrement dit, le champignon introduit a supplanté la microflore native sans l'éliminer des trois sols forestiers.

**Tableau XXVI**  
**Fréquence du morphotype introduit**  
**et des morphotypes natifs des sols forestiers**  
**en fonction de l'âge d'*A. africana***

Sol	Morphotype	Traitement	Fréquence (%)		
			Mois 1	Mois 2	Mois 3
<b>Kolda</b>	Brun clair	Inoculé	6,12 a	3,86 a	4,68 a
		Témoin	5,00 a	4,04 a	5,62 a
	Blanc	Inoculé	4,82 a	8,04 a	6,88 a
		Témoin	6,00 a	8,00 a	8,68 a
	Brun foncé	Inoculé	10,42 b	42,08 c	72,30 c
		Témoin	10,52 b	26,92 b	48,70 b
<b>Bignona</b>	Brun clair	Inoculé	39,75 b	7,11 a	3,82 a
		Témoin	22,60 c	8,00 a	6,22 a
	Marron	Inoculé	0,00 a	35,30 b	33,14 c
		Témoin	0,00 a	33,90 b	27,56 b
	Brun foncé	Inoculé	0,00 a	35,55 b	52,83 d
		Témoin	0,00 a	10,40 a	39,26 c
<b>Kaparang</b>	Brun clair	Inoculé	34,26 c	2,34 a	4,22 a
		Témoin	5,49 b	3,30 a	3,90 a
	Marron	Inoculé	0,00 a	30,95 b	19,11 b
		Témoin	0,00 a	27,51 b	18,02 b
	Brun foncé	Inoculé	0,00 a	46,42 c	68,80 d
		Témoin	0,00 a	28,48 b	58,00 c

Dans chaque colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p \leq 5\%$ ).  
 (Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2004)

**Tableau XXVII**  
Polymorphisme de longueur des fragments de restriction de l'ITS des morphotypes

Sol	Morphotype	Ribotype	Bande (pb)			
			Taille	TaqI	HinI	HaeIII
<b>Kolda</b>	Brun clair	a5	689	211, 272	299, 360	221, 440
	"	xm	701	221, 340	101, 242, 292	605
	Blanc	a3	711	58, 109, 125	100, 269, 342	64, 90, 158, 320
	"	a1	632	254	103, 222, 305	597
	"	a2	675	330	328, 340	681
<b>Bignona</b>	"	a4	689	274, 345	243, 293	221, 440
	Brun foncé	a5	689	211, 272	299, 360	221, 440
	"	xm	701	221, 340	101, 242, 292	605
	Brun clair	b3	689	274, 345	243, 293	219, 436
	"	b4	689	211, 272	299, 360, 243, 293	221, 440
	"	b5	654	221, 340	243, 293	605
	"	xm	701	221, 340	101, 242, 292	605
	Marron	b2	725	298, 348	202, 367	174, 524
	"	b1	575, 780	184, 210, 248	196, 279, 375	96, 151, 297, 351, 441
	Brun foncé	b4	689	211, 272	299, 360	221, 440
<b>Kaparang</b>	"	b5	654	221, 340	243, 293	605
	"	xm	701	221, 340	101, 242, 292	605
	Brun clair	c2	571	195, 217	194, 268	450
	"	c5	695	221, 340	215, 235, 243	605
	"	c4	708	274, 345	321, 348	219, 384
	"	xm	701	221, 340	101, 242, 292	605
	Marron	c1	791	170, 282, 339	nd	nd
	"	c2	571	195, 217	194, 268	450
	"	c3	795	225, 240, 315	225, 265, 300	605
	Brun foncé	c5	695	221, 340	215, 235, 243	605
	"	xm	701	221, 340	101, 242, 292	605

nd = non déterminé.

(Source : DIÉDHIU *et al.*, 2004)

**Tableau XXVIII**  
**Fréquence du ribotype introduit et des ribotypes**  
**natifs des sols forestiers en fonction de l'âge d'*A. africana***

Traitement	Morphotype	Ribotype	Fréquence des ribotypes (%)	
			Mois 1	Mois 3
<b>Kolda</b>				
Inoculé	Blanc	a1	6,6 cd	8,3 c
	"	a2	6,6 cd	13,3 bc
	"	a3	9,9 cd	3,3 c
	"	a4	11,6 cd	1,6 c
	Brun clair et brun foncé	a5	34,9 a	26,6 b
	"	xm	28,3 ab	43,3 a
Témoin	Blanc	a1	14,9 bcd	4,9 c
	"	a2	13,3 bcd	11,6 bc
	"	a3	13,3 bcd	13,2 bc
	"	a4	23,2 abc	26,6 b
	Brun clair et brun foncé	a5	34,9 a	43,3 a
	"	xm	0,0 d	0,0 c
<b>Bignona</b>				
Inoculé	Marron	b1	0,0 c	6,6 bc
	"	b2	0,0 c	9,9 bc
	Brun clair	b3	20,0 abc	1,6 c
	Brun clair et brun foncé	b4	15,0 abc	16,6 bc
	"	b5	35,0 ab	21,6 b
	"	xm	30,0 ab	40,0 a
Témoin	Marron	b1	0,0 c	8,3 bc
	"	b2	0,0 c	4,9 c
	Brun clair	b3	30,0 ab	16,6 bc
	Brun clair et brun foncé	b4	40,0 a	34,9 a
	"	b5	30,0 ab	35,0 a
	"	xm	0,0 c	0,0 c

Tableau XXVIII (suite)

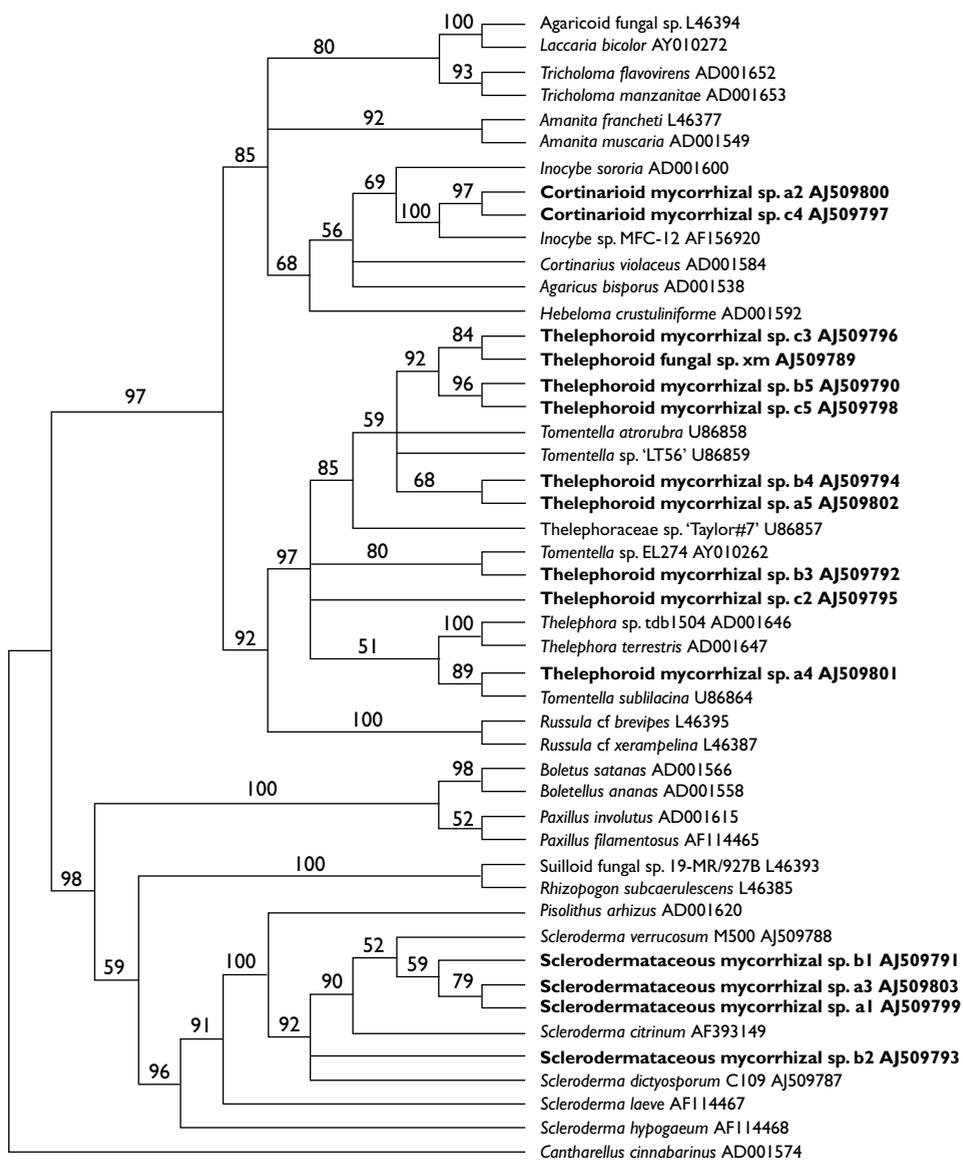
Traitement	Morphotype	Ribotype	Fréquence des ribotypes (%)		
			Mois 1	Mois 3	
<b>Kaparang</b>	Inoculé	Marron	c1	0,0 b	3,3 c
		"	c3	0,0 b	8,3 bc
		Brun clair	c4	20,0 ab	9,9 bc
		Brun clair et marron	c2	20,0 ab	3,3 c
		Brun clair et brun foncé	c5	30,0 ab	24,9 b
		"	xm	30,0 ab	49,9 a
Témoin	Marron	"	c1	0,0 b	11,6 bc
		"	c3	0,0 ab	6,6 c
		Brun clair	c4	25,0 ab	24,9 b
		Brun clair et marron	c2	25,0 ab	13,3 bc
		Brun clair et brun foncé	c5	50,0 a	43,3 a
		"	xm	0,0 b	0,0 c

Dans chaque colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p \leq 5\%$ ). (Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2004)

Les morphotypes introduits et natifs sont identifiés par séquençage de la région ML5-ML6 de l'ADNr mitochondrial (fig. 49). Parmi les 15 séquences analysées, 9 sont des Thelephoraceae dont le champignon introduit, 4 des Sclerodermataceae et 2 des Cortinariaceae.

Indépendamment de la densité des propagules, la souche précoce théléphoroïde XM002 s'est montrée compétitive en présence de la souche tardive *S. dictyosporum* ou de la microflore native des trois sols forestiers. Nous avons également montré que la souche précoce colonise *A. africana* indépendamment des caractéristiques du sol et notamment du phosphore assimilable.

La deuxième hypothèse relative aux besoins en sucres est également prise en considération pour tenter d'expliquer l'ordre d'apparition de la souche précoce théléphoroïde XM002 par rapport à la souche tardive *S. dictyosporum* XM003.



**Figure 49**  
 Arbre phylogénétique basé sur le séquençage de 400 pb du gène mitochondrial ML5-ML6 ; en caractère gras, les séquences du morphotype introduit (xm) et des morphotypes natifs (a1, a2, a3, a4, b1, b2, b3, b4, c2, c3, c4, c5) des trois sols forestiers, comparées à des séquences de référence dans Genbank ; les bootstraps (1 000 répétitions) supérieurs à 50 % sont représentés.  
 (Source : DIÉDHIU *et al.*, 2004)

## Besoins en sucres des souches précoces et tardives

Des expériences ont été réalisées en conditions contrôlées *in vitro* et en serre pour tester l'hypothèse selon laquelle les souches précoces (XM001 et XM002) ont des besoins en sucres, différents de ceux des souches tardives (XM003 et XM004), et que la séquence d'apparition des différentes ECM est déterminée par la teneur en sucres dans les racines de plants d'*Afzelia* (BÂ *et al.*, 1994 c).

Nous avons tout d'abord vérifié que la quantité de sucres solubles, en particulier, de glucose augmente au cours du vieillissement des jeunes plants d'*A. africana* (tabl. XXIX).

Tableau XXIX

Teneurs en glucose, saccharose et hexoses réducteurs des racines latérales de plants d'*A. africana* âgés de 1 à 4 mois

Temps (mois)	Glucose (mg/g)	Saccharose (mg/g)	Hexoses (mg/g)
1	17 a	13 a	31 a
2	31 a	13 a	64 b
3	69 b	7,5 a	93 c
4	79 b	1,7 b	102 c

Dans chaque colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p \leq 5\%$ ). (Source : BÂ *et al.*, 1994 c)



© A. Bâ

Figure 50  
Effet de l'ablation des cotylédons sur la croissance d'*A. africana*.

Nous avons ensuite dissocié le temps de piégeage du contenu en sucres dans les racines, en procédant à l'ablation des cotylédons avant la formation des premières feuilles (fig. 50). L'ablation partielle ou totale des cotylédons réduit la croissance et la teneur en sucres solubles des racines latérales d'*A. africana* (tabl. XXX et XXXI). Les cotylédons alimenteraient donc en sucres les racines latérales. On sait par ailleurs que la formation et le maintien de l'association ectomycorhizienne résultent d'un équilibre, entre les deux partenaires, équilibre caractérisé par un double flux d'échanges, des sucres étant transférés de la plante hôte vers le champignon, et des minéraux du sol vers la plante hôte *via* le champignon (SMITH et READ, 2008). Un facteur de déséquilibre (ex. : faible intensité lumineuse, ablation des cotylédons, décapitation de la partie aérienne ou décortication annulaire)

peut non seulement modifier l'ectotrophie des champignons mais aussi induire dans certains cas de profondes modifications de la structure de l'ECM (DAVIS et FUCIK, 1986 ; LEI, 1988 ; BÂ *et al.*, 1994 c).

**Tableau XXX**  
Effet de l'ablation des cotylédons  
sur la croissance de jeunes plants d'*A. africana*

Traitements	Tige (cm)	Pivot (cm)	Nombre de racines d'ordre		Tige feuillée (g)	Système racinaire (g)
			1	2		
Ablation totale	19,74 a	11,46 a	100,6 a	202,6 a	0,259 a	0,128 a
Ablation partielle	23,82 b	11,48 a	141,0 b	415,4 b	0,375 b	0,150 b
Sans ablation	32,40 c	11,70 a	149,0 b	740,8 c	0,594 c	0,178 b

Dans chaque colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p \leq 5\%$ ). (Source : BÂ *et al.*, 1994 c)

**Tableau XXXI**  
Effet de l'ablation des cotylédons sur la teneur en glucose, saccharose  
et sucres réducteurs des racines latérales de plants d'*A. africana*

Traitements	Glucose (mg/g)	Saccharose (mg/g)	Hexoses (mg/g)
Ablation totale	51,3 a	1,3 a	51,0 a
Ablation partielle	72,3 a	11,0 b	97,3 b
Sans ablation	78,0 a	17,3 b	170,6 c

Dans chaque colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p \leq 5\%$ ). (Source : BÂ *et al.*, 1994 c)

L'ablation totale ou partielle des cotylédons d'*A. africana* modifie l'ectotrophie des souches tardives XM004 et XM003 (tabl. XXXII). Ces champignons forment des pseudo-mycorhizes avec un manteau fongique sans réseau de Hartig. Ils induisent aussi des épaisissements pariétaux sur les racines d'*A. africana* qui rappellent des situations d'incompatibilité entre plante hôte et champignon pathogène. Les jeunes plants d'*Afzelia* sans cotylédons ne pouvant pas fournir suffisamment de sucres aux souches tardives, celles-ci présentent alors un comportement agressif qui déclenche une réaction d'hypersensibilité (épaisissements de la paroi, digitations pariétales) de la plante hôte. Cette agressivité différentielle pourrait résulter de besoins en sucres plus importants chez les souches tardives. Par contre, la souche précoce XM002 forme des ECM *sensu stricto* après l'ablation totale ou partielle des cotylédons. L'ectotrophie de la souche précoce XM001 est néanmoins affectée par les traitements

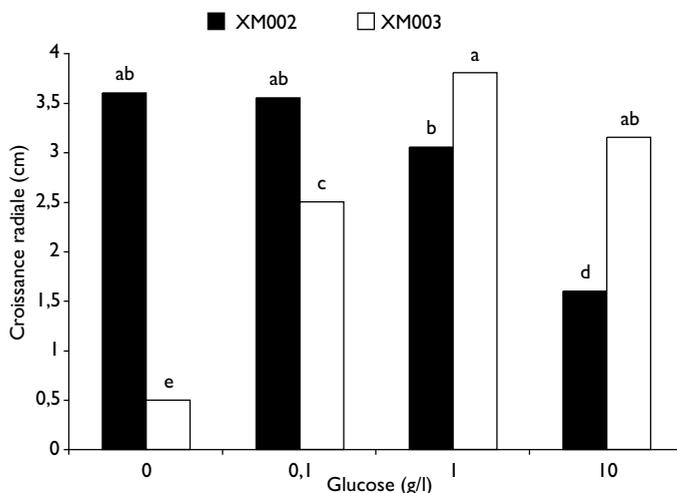
cotylédonaire sans induire des épaissements pariétaux à la différence des souches tardives. Située à un niveau intermédiaire de colonisation ectomycorhizienne dans l'expérience de piégeage, la souche précoce XM001 aurait des besoins en sucres plus importants que la souche précoce XM002.

La croissance radiale des deux souches XM002 et XM003, isolats fongiques où a été décelée la plus grande capacité à coloniser le sol rhizosphérique, a été comparée *in vitro* en fonction de différentes concentrations en glucose (fig. 51). Le champignon précoce XM002 a des besoins moins importants en glucose que le champignon tardif XM003 ; c'est pourquoi il coloniserait en premier les racines d'*Afzelia* dans les expériences de piégeage.

**Tableau XXXII**  
Influence de l'ablation des cotylédons sur la mycorhization d'*A. africana* par des souches précoces et tardives

Traitements	XM002	XM001	XM004	XM003
Ablation totale	M	PM	PM	PM
Ablation partielle	M	PM	PM	PM
Sans ablation	M	M	M	M

M = Mycorhize avec manteau et réseau de Hartig ;  
PM = pseudomycorhize avec manteau sans réseau de Hartig.  
(Source : BÅ *et al.*, 1994 c)



**Figure 51**  
Croissance radiale du champignon théléphoroïde XM002 et de *Scleroderma dictyosporum* XM003 en fonction de la concentration en glucose après un mois de culture en milieu MNM solide.

Dans chaque colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p \leq 5\%$ ).  
(Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2004)

Les deux souches XM002 et XM003 ont été confrontées seules ou en interaction sur des racines d'*A. africana* maintenues en conditions axéniques sur un substrat de culture arrosé d'une solution nutritive de MNM à différentes concentrations de glucose (tabl. XXXIII). Pour l'inoculation mono-souche, les deux isolats fongiques colonisent à l'identique le système racinaire des plants d'*A. africana*, mais seule la souche XM002 a un effet bénéfique sur la production de biomasse (tabl. XXXIV). En inoculant les 2 isolats, la souche XM002 s'avère plus compétitive que la souche XM003 quelle que soit la concentration en glucose. L'effet bénéfique de la double inoculation est probablement dû à la souche XM002 (tabl. XXXIV). Ces résultats expérimentaux montrent que la colonisation ectomycorhizienne est modulée par la plante hôte et/ou par la capacité de dissémination de la souche XM002, et non par la teneur en glucose du substrat de culture.

**Tableau XXXIII**  
Taux de mycorhization des plants d'*Afzelia africana* inoculés par les souches théléphoroïde XM002 (txm) et *Scleroderma dictyosporum* XM003 (*S d*) seules ou ensemble sur un substrat de culture arrosé du milieu nutritif MNM liquide à différentes concentrations de glucose

Traitements	Glucose (g/l)			
	0,0	0,1	1,0	10,0
txm	62,0 a*	47,0 a*	51,2 a*	50,0 a*
<i>S d</i>	2,2 b*	44,0 a**	50,0 a**	46,6 a**
Txm et <i>S d</i>	58,0 a* <sup>(1)</sup>	57,8 a*	44,6 a*	62,8 a*
	8,6 b* <sup>(2)</sup>	24,6 b**	29,8 b**	32,6 b**

Dans chaque colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p \leq 5\%$ ); dans chaque ligne, les valeurs suivies du même nombre d'astérisque ne diffèrent pas significativement ( $p \leq 5\%$ ); <sup>(1)</sup> taux de mycorhization de la souche txm; <sup>(2)</sup> taux de mycorhization de la souche *S d*. (Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2004)

**Tableau XXXIV**  
Effet de l'inoculation des souches théléphoroïde XM002 (txm) et *Scleroderma dictyosporum* XM003 (*S d*), seules ou en interaction à différentes doses sur la croissance d'*A. africana* dans un sol de savane

Traitement	Hauteur (cm)	Diamètre au collet (mm)	Tige (g)	Racine (g)	Biomasse totale (g)
Témoin	50,23 b	4,90 b	6,33 a	1,89 b	8,23 b
txm	57,19 a	6,50 a	7,20 a	3,92 a	11,12 a
<i>S d</i>	53,24 ab	5,64 ab	6,32 a	2,19 ab	9,51 ab
txm et <i>S d</i> (75 :25 ; v/v)	57,28 a	5,18 ab	7,19 a	3,35 a	10,54 a
txm et <i>S d</i> (50 :50 ; v/v)	55,21 a	5,32 ab	6,43 a	3,89 a	10,32 a
txm et <i>S d</i> (25 :75 ; v/v)	55,32 a	5,20 ab	7,23 a	3,24 a	10,47 a

Dans chaque colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p \leq 5\%$ ); (Source : DIÉDHIYOU *et al.*, 2004)

## CONCLUSION

---

Au vu des résultats précédents et dans le contexte des forêts au sud du Sénégal où le climat est caractérisé par une longue saison sèche de huit mois, nous suggérons, depuis le maintien des propagules dans le sol jusqu'à la colonisation mycorhizienne proprement dite des jeunes plants d'*A. africana*, deux étapes majeures en ce qui concerne l'écologie des champignons.

– En saison sèche, les champignons ectomycorhiziens seraient capables de se maintenir dans le sol sous forme de propagules de conservation (ex. : sclérotés, spores) et de dissémination (ex. : fragments de mycorhizes et de cordons mycéliens). *A. africana* fructifie en fin de saison sèche. Les gousses « éclatent » sur l'arbre et libèrent les graines qui tombent sur le sol avant d'entrer dans un état de dormance jusqu'aux premières pluies.

– En saison des pluies, les conditions sont favorables à la germination des graines d'*A. africana* et à l'émergence des hyphes des propagules végétatives. Les hyphes des souches précoces coloniseraient les racines des semis d'*A. africana* au stade cotylédonaire avant l'apparition des premières feuilles. La colonisation des racines d'*A. africana* par les souches tardives s'effectuerait lorsque les racines contiennent les quantités requises de sucres.

D'un point de vue pratique, la connaissance des espèces fongiques capables d'établir rapidement des ECM sur les jeunes *Afzelia* est d'une importance capitale pour le choix des souches destinées à l'inoculation artificielle des pépinières. Les souches précoces sont en nombre limité, et compatibles avec une très large gamme d'hôtes. Il est, par contre, inutile de tenter de sélectionner parmi les souches tardives plus nombreuses et spécifiques et qui constituent pourtant la majorité des symbiotes potentiels des *Afzelia*. La souche précoce théléphoroïde XM002 est un candidat potentiel pour la mycorhization contrôlée d'*A. africana* du fait de sa grande amplitude écologique, de ses faibles besoins en substrats carbonés, de sa précocité, de son efficacité et de sa compétitivité en pépinière.

# 5 Utilisation des champignons ectomycorhiziens en foresterie tropicale

## INTRODUCTION

---

Dans les régions tempérées, les champignons ectomycorhiziens améliorent de façon remarquable la croissance et la nutrition minérale des arbres (SMITH et READ, 2008). Ils permettent aussi aux arbres de mieux résister à certaines maladies racinaires et d'exploiter au mieux les ressources en eau.

En revanche, dans les régions tropicales naturelles où la diversité des essences forestières est plus grande, il existe très peu de données équivalentes sur le rôle des champignons ectomycorhiziens pour la croissance des essences natives d'Afrique tropicale et d'Asie du Sud-Est (YAZID *et al.*, 1994 ; BÂ *et al.*, 2002 ; DIÉDHIYOU *et al.*, 2005 ; RAMANANKIERANA *et al.*, 2007 ; BÂ *et al.*, 2010). Toutefois, pour certaines essences tropicales introduites comme les pins, les eucalyptus et les acacias australiens, de nombreux résultats sont disponibles aussi bien dans leur aire d'origine que dans les zones d'introduction (MARX *et al.*, 1985 ; GARBAYE *et al.*, 1988 ; DELL et MALACJCZUK, 1997 ; DUPONNOIS *et al.*, 2005, 2007 ; DELL *et al.*, 2002 ; CHEN *et al.*, 2000 a, 2006).

Dans les régions tropicales, deux situations pédoclimatiques sont à prendre en considération : les zones tropicales humides (forêt dense et galerie forestière) et les zones tropicales sèches (forêt claire, savane sèche et steppe aride) (GARBAYE *et al.*, 1988 ; LE TACON *et al.*, 1989). Dans le premier cas où la ressource en eau est peu limitante, une forte production ligneuse de marché est recherchée en améliorant d'abord le matériel végétal par le choix des provenances et du matériel clonal (MARTIN, 1987 ; KHASA *et al.*, 1994). Ensuite, les contraintes liées à la fertilité des sols sont levées en apportant des engrais et (ou) des micro-organismes symbiotiques (GARBAYE *et al.*, 1988). C'est le domaine des plantations industrielles (ex. : plantations de pins en Afrique du Sud et au Congo, d'*Acacia mangium* en Indonésie, d'*Eucalyptus* spp. au Brésil) qui contribue de plus en plus à la production mondiale de pâte à papier. Pour les essences forestières qui ont longtemps coévolué avec des champignons et des bactéries dans un continent éloigné, la question est de savoir si elles peuvent bénéficier de l'environnement microbien de la zone d'introduction. Autrement dit, la connaissance du statut symbiotique des essences et de leur compatibilité fonctionnelle vis-à-vis de la microflore native du milieu est une condition nécessaire mais pas suffisante pour la réussite des plantations.

Dans le second cas où les sols sont moins pauvres, mais où le déficit hydrique rend impossible une forte production ligneuse, le reboisement est une nécessité vitale car il fournit l'essentiel des moyens de subsistance pour les populations locales (ex. : protection des sols, bois de chauffe, nourriture). Dans un contexte de sylviculture de survie, il convient de sélectionner le matériel végétal en fonction de contraintes abiotiques (ex. : stress hydrique, salinité, acidité) et d'optimiser les symbioses fixatrices d'azote et mycorhiziennes de sorte que les arbres utilisent au mieux les ressources disponibles en eau et en éléments minéraux (BÂ *et al.*, 2010). En Afrique, les reboisements sont généralement réalisés en ayant recours à des essences à croissance rapide comme les Fabaceae, Casuarinaceae, Pinaceae, et Myrtaceae. Afin de valoriser la symbiose mycorhizienne et (ou) la symbiose fixatrice d'azote, il convient de sélectionner des symbiotes fongiques ou bactériens performants quant à leur effet sur la croissance de la plante hôte. Cette recherche doit s'effectuer en partie dans le sol des zones d'endémisme de la plante considérée où la microflore a coévolué avec la strate végétale. Les principaux résultats acquis sur la mycorhization contrôlée en Afrique de l'Ouest seront exposés dans ce chapitre. Ils concernent certaines essences introduites (pin, eucalyptus, filao, acacias australiens) et aussi quelques essences natives de cette région (ex. : *Afzelia*, *Uapaca*) pour lesquelles nous ne disposons que de peu d'informations.

## PINACEAE

---

En Afrique, les pins tropicaux utilisés en plantations proviennent d'Asie du Sud-Est (ex. : *P. kesiya*), des Caraïbes (ex. : *P. caribaea*), d'Amérique centrale (ex. : *P. oocarpa*), et d'Amérique du Nord (ex. : *P. radiata*). *P. caribaea* est un des pins les plus répandus en Afrique de l'Ouest. Les pins sont associés à des champignons ectomycorhiziens dont ils dépendent très fortement pour leur croissance (MARX *et al.*, 1985 ; DELWAULLE *et al.*, 1987). La plupart des champignons montrent une spécificité très étroite vis-à-vis des pins (ex. : *Rhizopogon* spp., *Suillus* spp.) tandis que d'autres symbiotes fongiques (ex. : *Pisolithus tinctorius* ; *Scleroderma* spp.) présentent une spécificité d'hôtes beaucoup plus large (MARX, 1977 ; MOLINA et TRAPPE, 1994 ; MARTIN *et al.*, 2002). Le symbiote fongique ectomycorhizien *P. tinctorius* serait originaire d'Eurasie et d'Amérique du Nord et aurait été introduit avec les pins en Afrique tropicale (MARTIN *et al.*, 2002).

Les premiers essais d'introduction de pins (*P. radiata*) ont été réalisés au Kenya en 1902 (MIKOLA, 1970). Les plants étaient chlorotiques et ne dépassaient guère le stade de la pépinière. Ce fut donc un échec jusqu'en 1910 lorsque sur les conseils du Royal Botanic Gardens à Kew en Angleterre, on importa, d'Afrique du Sud, du sol de vieilles plantations des pins contenant des propagules (ex. : spores, fragments de

racines) de champignons ectomycorhiziens. Cet inoculum naturel fut utilisé avec succès dans les pépinières de pins au Kenya avant que cette pratique d'inoculation ne se répande en Afrique de l'Est (MIKOLA, 1970). En Afrique de l'Ouest, les premières plantations réussies de pins (ex. : *P. kesiya*) à Dalaba en Guinée datent de 1914 (DELWAULLE *et al.*, 1982). Comme en Afrique de l'Est, l'utilisation du sol de vieilles plantations a assuré la réussite des essais d'introduction de cette essence au Cameroun, au Congo, au Nigeria, au Liberia, en Côte d'Ivoire et au Ghana (MOMOH et GBADEGESIN, 1980 ; OFOSU-ASIEDU et MIKOLA, 1980 ; MARX, 1980 ; DELWAULLE *et al.*, 1987). Toutefois, l'origine des champignons associés aux pins reste hypothétique en Afrique tropicale. Trois hypothèses non exclusives ont été, cependant, proposées pour expliquer l'origine de l'inoculum naturel : (1) des immigrants venus d'Europe auraient introduit en Afrique de jeunes pins mycorhizés comme plantes d'ornement, (2) des spores de champignons ectomycorhiziens auraient été présentes sur des graines de pins importées, (3) la microflore ectomycorhizienne des pins serait native de la zone de plantation (MIKOLA, 1970 ; DELWAULLE *et al.*, 1987). Les deux premières hypothèses sont plus probables que la troisième car la microflore ectomycorhizienne native est en général spécifique des essences des forêts naturelles (MIKOLA, 1970 ; REDHEAD, 1979). Cela pourrait expliquer en partie l'échec des tentatives d'introduction de *P. caribaea* en Casamance, région au sud du Sénégal la plus favorable au reboisement avec les pins (DELWAULLE, 1978 ; KABRÉ, 1982). Il a été d'ailleurs démontré par un test de confrontation *in vitro* que des champignons ectomycorhiziens natifs d'Afrique de l'Ouest ne sont pas compatibles avec de jeunes plants de *P. caribaea* (BÂ, 1990). De plus, le champignon ectomycorhizien, identifié dans les plantations de *P. kesiya* à Dalaba, est un *Rhizopogon* spécifique et absent des forêts naturelles à proximité des plantations de pins (DELWAULLE *et al.*, 1987 ; THOEN et DUCOUSSO, 1989 ; MOLINA et TRAPPE, 1994). Aux Seychelles, *P. caribaea* contractent des ECM uniquement avec des champignons ayant été introduits concomitamment (TEDERSOO *et al.*, 2007).

GARBAYE (1991) a comparé les avantages et les inconvénients de l'utilisation des inoculums naturels. Le coût des inoculums naturels est très attractif par rapport à celui des inoculums artificiels, mais ils présentent de nombreux inconvénients dont des risques de recyclage de pathogènes. Pour que l'inoculum ait une efficacité optimale et permanente, il est nécessaire d'utiliser des cultures pures de champignons sélectionnés en exploitant éventuellement leur variabilité interspécifique et intraspécifique (LAMHAMEDI et FORTIN, 1991). De nombreux résultats expérimentaux ont clairement montré que l'inoculation avec des souches de champignons sélectionnées améliorerait significativement la croissance des pins en pépinières et plantations (tabl. XXXV). Citons par exemple les travaux de MOMOH et GBADEGESIN (1980) sur le pin des Caraïbes dont les gains de croissance sont plus importants avec une souche de *P. tinctorius* qu'avec un inoculum naturel apporté sous forme de sol de vieilles plantations de pins. Des résultats comparables ont été obtenus au Congo par

**Tableau XXXV**  
**Ectomycorhization contrôlée de *Pinus caribaea***  
**introduit en Afrique de l'Ouest et du Centre**

Référence	Pays	Paramètre mesuré	Champignon introduit	Augmentation de croissance par rapport aux plants non inoculés
MOMOH et GBADEGESIN (1980)	Nigeria	Hauteur à 30 mois	<i>Pisolithus tinctorius</i>	x 1,2 à 2,8
OFOU-ASIEDU et MIKOLA (1980)	Ghana	Hauteur à 18 mois	<i>Pisolithus tinctorius</i>	x 0,6 à 1
			<i>Rhizopogon luteolus</i>	x 1
			<i>Thelephora terrestris</i>	x 0,8 à 1,2
DELWAILLE <i>et al.</i> (1982)	Congo-Brazzaville	Hauteur à 20 mois	<i>Pisolithus tinctorius</i>	x 1,2 à 1,5
			<i>Suillus bovinus</i>	x 1,1
			<i>Suillus bevisi</i>	x 1
			Ectomycorhize de Loudima	x 1,2
			Ectomycorhize de Pointe-Noire	x 1
KABRÉ (1982)	Sénégal	Biomasse aérienne à 8 mois	<i>Pisolithus tinctorius</i>	x 1,4 à 13,5
MARX <i>et al.</i> (1985)	Liberia	Volume/ha à 3 ans	<i>Pisolithus tinctorius</i>	x 1,5
			<i>Thelephora terrestris</i>	x 1
			Humus	x 1,7
DELWAILLE <i>et al.</i> (1987)	Congo-Brazzaville	Hauteur à 12 mois	<i>Pisolithus tinctorius</i>	x 1,2

(Source : BA *et al.*, 2010)

DELWAILLE *et al.* (1982). Par contre, dans d'autres situations, l'inoculum naturel peut être aussi efficace que le champignon introduit (KABRÉ, 1982 ; MARX *et al.*, 1985). Par exemple, dans certains sols du sud du Sénégal, la présence d'actinomycètes antagonistes du champignon introduit expliquerait la supériorité de l'inoculum naturel sur la souche introduite pour la croissance du pin des Caraïbes (KABRÉ, 1982).

L'introduction de pins (*P. elliotii* et *P. radiata*) en Chine a été un échec jusqu'à ce qu'on se rende compte de la nécessité d'inoculer les pépinières avec des champignons ectomycorhiziens (GE et BI, 1989). Des sclérodermes locaux de vieilles plantations de pins exotiques s'avèrent tout aussi efficaces que des sclérodermes introduits d'origine australienne sur la croissance des jeunes plants en pépinière (CHEN *et al.*, 2006 a, b).

En conclusion, il s'avère nécessaire d'inoculer les pins avec des souches de champignons ectomycorhiziens sélectionnées. *P. tinctorius* est un candidat potentiel, efficace et adapté aux conditions environnementales lorsque des pins sont introduits dans des sites où il n'existe pas de champignons ectomycorhiziens indigènes compatibles. Par contre, s'il existe déjà de vieilles plantations de pins à proximité du lieu de reboisement, il est alors possible d'utiliser, par défaut, du sol de plantations pour assurer la survie des jeunes plants en pépinière. L'idéal est d'introduire des champignons sélectionnés qui procurent aux arbres un gain de croissance en pépinière et en plantation.

## MYRTACEAE

---

La famille des Myrtaceae comprend 133 genres et plus de 3 800 espèces (WILSON *et al.*, 2001). Elle comprend deux sous-familles (Myrtoideae et Psiloxylodeae) et 17 tribus (WILSON *et al.*, 2005). Les zones d'endémisme des Myrtaceae sont l'Australie, le Sud-Est asiatique et l'Amérique du Sud. Les ECM sont observées chez les tribus Eucalypteae et Melaleuceae constituées d'espèces appartenant respectivement aux genres *Eucalyptus* et *Melaleuca* (WANG et QIU, 2006). Ces deux genres sont originaires du nord-est d'Australie, d'Indonésie orientale et de Nouvelle-Guinée. Des millions d'hectares d'*Eucalyptus* sont plantés dans les pays tropicaux en dehors de leur aire d'origine. En Afrique tropicale, les eucalyptus sont utilisés dans des plantations clonales industrielles au Congo-Brazzaville pour la production de pâte à papier et dans des petites plantations rurales (ex. : Sénégal) pour produire du bois de chauffe, du charbon de bois ou des perches utilisées pour la construction de maisons. Les eucalyptus sont également plantés au Brésil et en Inde pour la production de pâte à papier ou de charbon de bois. Ils sont répartis en cinq sous-genres : *Monocalyptus*, *Symphomyrtus*, *Corymbia*, *Eudesmia* et *Idiogenes* et 450 espèces (CHILVERS, 1973). Leur nombre précis évolue au fil des études taxonomiques. La plupart des espèces utilisées en plantation forestière tropicale appartiennent au sous-genre *Symphyomyrthus*.

Dans son aire de distribution naturelle, le genre *Eucalyptus* présente à la fois des ECM et des MA. Les espèces des sous-genres *Monocalyptus* (ex. : *E. fastigata*, *E. radiata*) et *Symphomyrtus* (ex. : *E. camaldulensis*, *E. grandis*) sont celles qui présentent le plus grand nombre de morphotypes ectomycorhiziens (CHILVERS, 1973). La diversité des morphotypes observés chez les *Monocalyptus* est plus importante que celle

des *Symphomyrtus* (CHILVERS, 1973). PRYOR (1956) suggère d'ailleurs que les *Monocalyptus* qui se développent dans des sols très pauvres sont plus dépendants des ECM que les *Symphomyrtus* trouvés dans des sols relativement plus riches.

Les eucalyptus présentent un cortège ectomycorhizien très diversifié comprenant des champignons épigés à large spectre d'hôtes (ex. : *Laccaria laccata*, *Scleroderma laeve*, *Pisolithus albus*) et des champignons hypogés à spectre d'hôtes plus étroit (ex. : *Hymenogaster albellus*, *Hydnangium carneum*) (MALAJCZUK *et al.*, 1982 ; CASTELLANO et BOUGHER, 1994). Toutefois, ils ne sont pas compatibles avec des champignons ectomycorhiziens comme *Rhizopogon* spp., *Suillus* spp. et *Pisolithus tinctorius* spécifiques des pins (ex. : *P. radiata*) introduits en Australie (MALAJCZUK *et al.*, 1982 ; MOLINA et TRAPPE, 1994). La zone d'endémisme du genre *Pisolithus* serait l'Australie et l'Asie où l'on trouve au moins cinq espèces dont deux d'entre elles, *P. microcarpus* et *P. albus*, auraient été introduites avec les eucalyptus en Europe, Amérique du Sud, Asie et Afrique (MARTIN *et al.*, 2002). La variabilité interspécifique, voire intraspécifique dans le genre *Pisolithus* est utilisée pour sélectionner les champignons les plus efficaces sur la croissance des eucalyptus (BURGESS *et al.*, 1994 ; AGGANGAN *et al.*, 1996). En effet, il existe une variabilité dans la réponse des eucalyptus à l'inoculation avec des espèces, voire des isolats fongiques de *Pisolithus* d'origines géographiques différentes (BURGESS *et al.*, 1994 ; AGGANGAN *et al.*, 1996). Ce sont les espèces fongiques australiennes qui sont les plus performantes quant à leur effet sur la croissance des eucalyptus en Australie (BURGESS *et al.*, 1994).

Chez les eucalyptus, les MA sont moins connues que les ECM. Les MA ont été décrites dans les années 1930 mais c'est seulement dans les années 1980 que ce type de mycorhizes a été étudié (ASAI, 1934 ; MALAJCZUK *et al.*, 1981). Les eucalyptus présentent des MA qui coexistent avec des ECM sur le même système racinaire et parfois sur le même apex racinaire (LAPEYRIE et CHILVERS, 1985 ; CHILVERS *et al.*, 1987 ; BOUDARGA *et al.*, 1990 ; CHEN *et al.*, 2000 a, b ; CHEN *et al.*, 2007). La contribution respective des deux types de mycorhizes sur la croissance des eucalyptus n'a pas encore été clairement établie (LAPEYRIE et CHILVERS, 1985 ; CHEN *et al.*, 2000 a). Cependant, d'un point de vue épidémiologique, les MA prédominent sur les jeunes plants tandis que les ECM sont majoritaires sur des plants plus âgés (DE MENDONÇA BELLEI *et al.*, 1992 ; DE OLIVEIRA *et al.*, 1997). Les mécanismes de remplacement des MA par les ECM ne sont pas connus et restent encore hypothétiques (VAN DER HEIJDEN, 2001).

En dehors de leur aire d'origine, les eucalyptus sont principalement associés aux genres *Pisolithus* et *Scleroderma* (MIKOLA, 1970 ; BAKSHI, 1966 ; THAPAR *et al.*, 1967 ; GARBAYE *et al.*, 1988 ; THOEN et DUCOUSSO, 1989 a ; DELL *et al.*, 2002 ; CHEN *et al.*, 2006 b ; CHEN *et al.*, 2007). Il est connu que des *Pisolithus* australiens (ex. : *P. albus*, *P. microcarpus*) ont été introduits en même temps que les eucalyptus dans différents continents (MARTIN *et al.*, 2002). On sait aussi que les eucalyptus forment des ECM

avec des champignons natifs de la zone de plantation (ex. : *Pisolithus kisslingi*, *P. aurantioscabrosus*) en Asie (DELL *et al.*, 2002) ou des forêts naturelles (ex. : *Scleroderma* spp., champignon théléphoroïde) aux Seychelles (TEDERSOO *et al.*, 2007, 2010). Une autre éventualité à considérer serait que les eucalyptus d'introduction plus récente aient contracté des ECM avec des souches de *P. tinctorius* apportées par les pins. Quoi qu'il en soit, lorsqu'on veut introduire des eucalyptus hors de leur aire d'origine, deux stratégies peuvent être envisagées : soit introduire des champignons ayant coévolué avec cette essence dans son aire d'origine, soit utiliser des champignons indigènes (GARBAYE *et al.*, 1988 ; BÂ, 1990). Une plantation expérimentale réalisée au Congo-Brazzaville a permis de montrer que l'inoculation, par des cultures pures de *P. tinctorius* (isolat de pins d'Amérique du Nord), a augmenté significativement la production en volume de près de 30 % d'un hybride (*E. urophylla* x *E. kirtoniana*) en pépinière (GARBAYE *et al.*, 1988). La souche nord-américaine, pourtant efficace la première année, a été remplacée par un scléroderme local. Cette souche semble donc être moins adaptée que la souche locale aux eucalyptus et (ou) aux conditions pédo-climatiques de la région. Pour corroborer cela, des tests *in vitro* montrent que la souche nord-américaine est moins agressive que la souche australienne ayant coévolué avec *E. urophylla* (LEI *et al.*, 1990 ; MALAJCZUK *et al.*, 1990). Autrement dit, l'introduction des eucalyptus tropicaux est à envisager avec des souches fongiques australiennes. Cette hypothèse est à envisager lorsque les champignons locaux sont peu efficaces avec les eucalyptus comme en Chine et aux Philippines où l'inoculation avec des champignons australiens sélectionnés a été nécessaire pour stimuler, par un facteur multiplicateur de 2,5, la croissance des eucalyptus âgés de 2 ans (DELL et MALAJCZUK, 1997). Les *Pisolithus* et *Scleroderma* asiatiques se révèlent d'ailleurs moins performants que ceux d'Australie sur des eucalyptus en pépinière et en plantation en Chine (DELL *et al.*, 2002 ; CHEN *et al.*, 2006 b). Il a été également démontré au moyen d'outils moléculaires la persistance des souches australiennes de *Pisolithus* qui s'est traduite par la production de sporophores sous des eucalyptus âgés de trois ans en Chine (DELL *et al.*, 2002).

Si on peut trouver des champignons locaux compatibles avec la plante hôte, il faut alors comparer leur efficacité et leur adaptabilité avec des souches australiennes déjà sélectionnées pour leur performance dans l'aire d'origine de l'essence forestière considérée. Des sclérodermes indigènes (ex. : *S. dictyosporum* et *S. verrucosum*), isolés d'essences forestières (ex. : *A. africana*) d'Afrique tropicale, ne sont pas compatibles *in vitro* avec *E. camaldulensis*, l'espèce la plus plantée au Sénégal (BÂ, 1990). Pourtant, des fructifications de deux sclérodermes (ex. : *S. verrucosum*, *S. capense*) et leurs ECM ont été récoltées dans des plantations d'*E. camaldulensis* en Guinée (THOEN et DUCOUSSO, 1989 a). Il existerait une variabilité intraspécifique chez *S. verrucosum*, symbiote fongique des eucalyptus et des essences indigènes d'Afrique de l'Ouest (BÂ et THOEN, 1990 ; SANON *et al.*, 1997). Des progrès sont à réaliser dans l'inventaire des sclérodermes locaux compatibles avec les eucalyptus. Les outils

de biologie moléculaire ont permis, à cet égard, de caractériser la diversité génétique de six espèces de sclérodermes ouest-africains (SANON *et al.*, 2009).

En conclusion, il s'agit pour les eucalyptus de sélectionner du matériel génétiquement adapté à la zone de plantation en utilisant de préférence des hybrides interspécifiques plus vigoureux pour répondre aux besoins en bois de service (MARTIN, 1987). Ensuite, il faut s'assurer de la survie des hybrides exigeants en éléments nutritifs en les « équipant » avec des souches fongiques adaptées à l'essence et au climat de la zone de plantation (GARBAYE *et al.*, 1988). Les souches australiennes de *Scleroderma* et *Pisolithus* sont des candidates potentielles pour la mycorhization contrôlée des eucalyptus en dehors de leur aire d'origine (CHEN *et al.*, 2006 a, b ; CHEN *et al.*, 2007).

## CASUARINACEAE

---

Les Casuarinaceae sont des plantes actinorhiziennes car elles forment des nodules fixateurs d'azote avec l'actinomycète *Frankia* (DOMMERMUES *et al.*, 1999). Elles se subdivisent en 4 genres et 96 espèces : *Allocasuarina* (59 espèces), *Casuarina* (17 espèces), *Ceuthostoma* (2 espèces) et *Gymnostoma* (18 espèces) (MAGGIA et BOUSQUET, 1994). Leur aire d'origine s'étend de l'Australie au Sud-Est asiatique.

Quelques Casuarinaceae (ex. : *Allocasuarina* et *Casuarina*) ont été introduites dans les zones tropicales et subtropicales pour lutter contre l'érosion des sols et pour produire du bois de feu. Par exemple, au Sénégal, des centaines d'hectares de *C. equisetifolia* ont été plantés, dans la zone des Niayes, le long du littoral entre Dakar et Saint-Louis, pour fixer les dunes et protéger les cuvettes maraîchères (DOMMERMUES *et al.*, 1999).

Dans leur aire d'origine, les Casuarinaceae présentent une diversité de champignons ectomycorhiziens dont certains sont communs aux eucalyptus (REDDELL *et al.*, 1991). La diversité fongique est plus grande avec *Allocasuarina* (20 genres dont *Amanita* spp., *Elaphomyces* spp., *P. tinctorius*) qu'avec *Casuarina* (*Scleroderma* spp. et *Thelephora* spp.). C'est pourquoi les ECM seraient fréquentes dans le genre *Allocasuarina* (REDDELL *et al.*, 1986 ; THOEN *et al.*, 1990 ; DELL *et al.*, 1994 ; DUPONNOIS *et al.*, 2003). De plus, le genre *Casuarina* forme rarement des ECM *sensu stricto* et serait moins dépendant de cette symbiose que les *Allocasuarina* (BÄ *et al.* 1987 ; THOEN *et al.*, 1990 ; DELL *et al.*, 1994).

Il y a peu de données disponibles sur la diversité des champignons mycorhiziens à arbuscules associés aux Casuarinaceae dans leur milieu d'origine (REDDELL *et al.*, 1986). Le genre *Gymnostoma* est non ectomycorhizien, mais possède des myconodules dont le rôle n'est pas connu (DUHOUX *et al.*, 2001). Les myconodules sont des nodules colonisés par des champignons mycorhiziens à arbuscules. Par contre, on ne dispose pas d'informations sur le statut mycorhizien des deux espèces de *Ceuthostoma*.

En dehors de leur aire d'origine, c'est en partie grâce à leur aptitude à évoluer en symbiose avec l'Actinomycète *Frankia*, fixateur d'azote, que les Casuarinaceae ont été introduites avec succès sur les sols dunaires et les stériles miniers (DOMMARGUES *et al.*, 1999). Il a été possible de trouver *in situ* les deux types de mycorhizes et parfois les trois symbiotes (champignon ectomycorhizien, champignon mycorhizien à arbuscules et *Frankia*) sur le même système racinaire de *C. equisetifolia* (BÂ *et al.*, 1987). Cependant, on ignore si cette quadruple symbiose est bénéfique pour la plante hôte. DIEM et GAUTHIER (1982) ont montré que la mycorhization par *G. mosseae* stimule la croissance, la nodulation et la fixation d'azote par *Frankia* sur de jeunes plants de *C. equisetifolia*. Il a été également démontré que des transferts d'azote sont possibles entre la plante fixatrice d'azote *C. cunninghamiana* et la plante non fixatrice d'azote *E. maculata* via le réseau ectomycorhizien (HE *et al.*, 2004).

À notre connaissance, il n'y a pas d'études publiées sur la mycorhization contrôlée des Casuarinaceae en plantation. Les principales informations concernent l'effet bénéfique de la mycorhization contrôlée sur la croissance des Casuarinaceae en serre. Des progrès sont à faire dans ce domaine surtout si on veut que la fixation d'azote des Casuarinaceae fonctionne à son niveau d'efficacité maximal *in situ*.

## DIPTEROCARPACEAE

Les Dipterocarpaceae sont des grands arbres de régions tropicales humides et constituent une source de bois d'œuvre d'une importance économique considérable en Asie du Sud-Est. Par exemple, les Dipterocarpaceae contribuent pour 70 % de la production de bois d'œuvre en Malaisie (LANGENBERGER, 2006). Il existe des forêts à peuplement pur de Dipterocarpaceae où les espèces les plus couramment rencontrées appartiennent aux genres *Dipterocarpus*, *Shorea* et *Hopea*. Ces essences sont associées à des champignons ectomycorhiziens (SINGH, 1966 ; SMITS *et al.*, 1988 ; NATARANJAN *et al.*, 2005 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007) et plus rarement à des champignons mycorhiziens à arbuscules (CHALERMPONGSE, 1987). Le cortège ectomycorhizien associé aux Dipterocarpaceae présente une grande diversité (HONG, 1979 ; WATLING et LEE, 1995 ; YOKOTA, 1996 ; PEAY *et al.*, 2009). Environ 613 espèces fructifient sous les Dipterocarpaceae dont 255 sont ectomycorhiziens (ex. : *S. verrucosum*, *A. hemibapha*, *Lactarius virescens*) et 187 constituent de nouveaux taxons présumés ectomycorhiziens (WATLING et LEE, 1995). Les genres *Amanita* spp., *Russula* spp. et *Phylloporus* spp. sont fréquemment rencontrés en forêt naturelle et en plantation (YOKOTA, 1996). Un inventaire mycologique récent montre que les russules, les bolets, les agarics et les Thelephoraceae sont dominants dans les forêts tropicales humides de Bornéo en Malaisie (PEAY *et al.*, 2009). Mais ce sont les sclérodermes qui fructifient majoritairement dans les pépinières des différentes espèces d'*Hopea* spp. et de *Shorea* spp. (YOKOTA, 1996). Il est probable que la dépendance ectomycorhizienne des Dipterocarpaceae

soit très forte au stade juvénile (SMITS *et al.*, 1988). En effet, de simples observations indiquent qu'en l'absence de symbiotes ectomycorhiziens, les jeunes plants de Dipterocarpaceae ont une croissance initiale très faible qui rappelle les problèmes rencontrés chez les pins dans leur zone d'introduction (SMITS *et al.*, 1988). Ensuite, l'inoculation par des inoculum naturels (ex. : broyat de sporophores, ECM excisées, humus de vieilles plantations) est souvent nécessaire pour assurer une bonne croissance aux jeunes plants de Dipterocarpaceae (LEE et ALEXANDER, 1994). Il est cependant nécessaire d'utiliser des cultures pures de champignons ectomycorhiziens bien identifiés. YAZID *et al.* (1994) ont clairement montré tout le bénéfice que certaines espèces d'*Hopea* pouvaient obtenir de la mycorhization contrôlée avec une souche de *P. tinctorius* introduite en Malaisie. Cette souche s'avère néanmoins peu compétitive vis-à-vis de la mycoflore native, ce qui laisse à penser qu'il faut utiliser des souches fongiques indigènes adaptées aux Dipterocarpaceae et aux conditions environnementales (YAZID *et al.*, 1996). Plus récemment, LEE *et al.* (2008) ont montré que l'inoculation par un champignon théléphoroïde indigène avait un effet bénéfique sur la croissance de boutures d'*Hopea odorata* et de *Shorea leprosula* en pépinière, mais que cet effet s'estompait après 23 mois en plantation malgré la persistance du champignon sur les racines. Des progrès sont à faire dans les domaines de la caractérisation des symbiotes associés et de la mycorhization contrôlée des Dipterocarpaceae.

Les Dipterocarpaceae africaines sont moins diversifiées et connues que les Dipterocarpaceae asiatiques. En Afrique tropicale, il existe les genres *Monotes* et *Marquesia*. *Monotes kerstingii* est la seule Dipterocarpaceae connue en Afrique de l'Ouest, souvent en mélange avec des peuplements d'*Isobertinia* (AUBREVILLE, 1959 ; SANON *et al.*, 1997). Elle est naturellement associée à des champignons ectomycorhiziens et à des champignons mycorhiziens à arbuscules (SANON *et al.*, 1997). Il existe sous cette espèce une grande diversité de champignons ectomycorhiziens dont certains sont communs (ex. : *S. verrucosum*, *L. gymnocarpus*) aux Caesalpinioideae (SANON *et al.*, 1997). En Afrique de l'Est, les deux genres sont représentés et plusieurs espèces à ECM ont été signalées comme *Monotes elegans*, *M. africanus* et *Marquesia macroura* (HÖGBERG, 1982 ; ALEXANDER et HÖGBERG, 1986). Le rôle des champignons ectomycorhiziens sur la croissance des Dipterocarpaceae africaines n'a pas été évalué. Il est donc nécessaire d'étudier la biologie des symbioses (ECM et MA) des Dipterocarpaceae africaines afin de déterminer leur dépendance mycorhizienne et si nécessaire d'intervenir par inoculation dès le stade de la pépinière.

## PHYLLANTACAEAE

Le genre *Uapaca* possède des MA et des ECM (THOEN et BÂ, 1989). Il existe très peu de données sur le rôle de deux types de mycorhizes sur la croissance des *Uapaca*. DIÉDHIYOU *et al.* (2005) ont montré le rôle bénéfique de la symbiose ectomycorhizienne

sur de jeunes plants d'*U. somon* inoculés avec différentes souches de champignons ectomycorhiziens (fig. 52) (*S. dictyosporum* IR 408, *S. verrucosum* IR500, *Pisolithus albus* IR100 et le champignon théléphoroïde XM002). La dépendance ectomycorhizienne relative, calculée selon la formule de PLENCHETTE *et al.* (1983), d'*U. somon* est la plus forte (85 %) parmi les arbres testés, quelle que soit la souche fongique inoculée (fig. 52). Des résultats comparables ont été obtenus sur *U. bojeri*, espèce endémique de Madagascar (RAMANANKIERANA *et al.*, 2007) sur sol désinfecté et sur un sol non désinfecté (tabl. XXXVI et XXXVII). Les MA s'installent plus vite que les ECM et sont dominantes au bout de 6 mois (fig. 53). La double inoculation par *Glomus intraradices*,

**Tableau XXXVI**  
**Croissance, taux de mycorhization et dépendance mycorhizienne relative (DMR) de jeunes plants de *Uapaca bojeri* inoculés par *Glomus intraradices* ou *Scleroderma* sp. Sc1 après 5 mois de culture en conditions contrôlées sur un sol désinfecté**

Traitements	Biomasse aérienne (mg/plant)	Ectomycorhization (%)	Endomycorhization (%)	DMR (%)
Témoin	91,1 a	0 a	0 a	-
<i>Scleroderma</i> sp. Sc1	181,2 b	8,7 b	0 a	47,6 a
<i>G. intraradices</i>	160,1 b	0 a	77,5 b	42,7 a
<i>Scleroderma</i> sp. Sc1 + <i>G. intraradices</i>	360,3 c	11,5 b	82,5 b	70,7 b



© A. Bâ

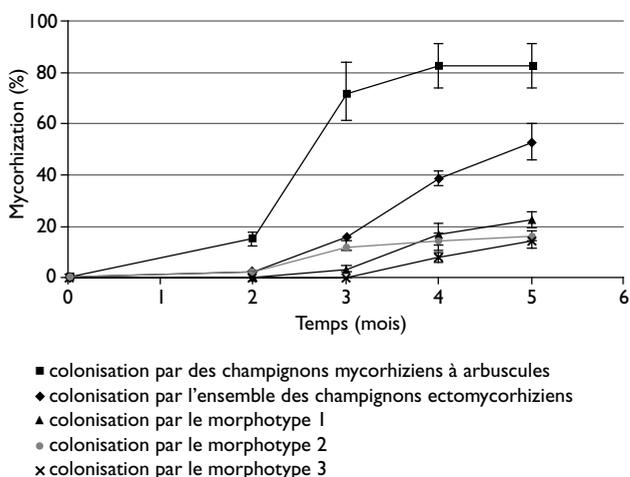
**Figure 52**  
**Effet bénéfique de l'inoculation par *Scleroderma dictyosporum* IR 408, *Scleroderma verrucosum* IR500, *Pisolithus albus* IR100 et le champignon théléphoroïde XM002 sur la croissance de jeunes plants de *Uapaca somon* élevés sur sol désinfecté et sous abri.**

un champignon mycorhizien à arbuscules introduit, et *Scleroderma* sp., un champignon ectomycorhizien natif de Madagascar, a un effet supérieur sur la croissance d' *U. bojeri* par rapport aux inoculations simples avec les deux champignons. Toutefois, ces résultats, obtenus sur des jeunes plants de *Uapaca*, sont à éprouver en plantation.

**Tableau XXXVII**  
**Croissance, taux de mycorhization et dépendance mycorhizienne relative (DMR) de jeunes plants de *Uapaca bojeri* inoculés par *Scleroderma* sp. Sc1 après 5 mois de culture en conditions contrôlées sur un sol désinfecté ou non désinfecté**

Traitements	Biomasse aérienne (mg/plant)	Ectomycorhization (%)	DMR (%)
<b>Sol désinfecté</b>			
Témoin	135 a	0 a	-
<i>Scleroderma</i> sp. Sc1	192 c	62,1 c	29,1 a
<b>Sol non désinfecté</b>			
Control	165 b	18,2 b	-
<i>Scleroderma</i> sp. Sc1	240 d	58,6 c	30,4 a
Traitement sol (ST)	S	NS	
Traitement inoculation (FI)	S	NS	
FI x ST	NS	NS	

Les données d'une même colonne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes d'après l'analyse de variance à un facteur contrôlé; S, significatif ( $p \leq 5\%$ ); NS non significatif ( $p \leq 5\%$ ) (Source : RAMANANKIERANA *et al.*, 2007)



**Figure 53**  
**Séquence d'apparition des différentes composantes fongique du cortège mycorhizien chez les plants de *Uapaca bojeri* en conditions contrôlées.**  
 (Source : RAMANANKIERANA *et al.*, 2007)

## FABACEAE

---

La famille des Fabaceae comprend trois sous-familles : les Caesalpinioideae, les Mimosoideae et les Papilionoideae. En Afrique tropicale, on trouve des ECM majoritairement parmi les Caesalpinioideae.

### Caesalpinioideae

Une revue des connaissances sur le statut symbiotique des Caesalpinioideae arborescentes a été présentée dans le chapitre 3 de cet ouvrage. Le rôle des champignons ectomycorhiziens sur la croissance des Caesalpinioideae arborescentes a fait, par contre, l'objet de beaucoup moins d'attention. Les principales informations sur l'effet des champignons sur le développement des Caesalpinioideae arborescentes concernent des expériences en conditions contrôlées (tabl. XXXVIII). Les premiers essais d'inoculation des Caesalpinioideae ont été réalisés au Nigeria par REDHEAD (1974). L'auteur a d'abord décrit deux morphotypes différenciés par la couleur du manteau fongique (blanc et brun foncé) sur de jeunes plants de *Brachystegia eurycoma*. Il a ensuite entrepris sans succès des essais d'isolement et de culture du mycélium des champignons à partir des ECM. C'est pourquoi il a utilisé des fragments d'ECM comme inoculum pour évaluer l'impact du champignon sur la croissance et la nutrition minérale de jeunes plants de *B. eurycoma* élevés dans un sol pauvre. Quel que soit le champignon, les plants inoculés poussent mieux que les plants non inoculés. La dépendance mycorhizienne relative de *B. eurycoma* est comprise entre 16 % et 25 % chez des plants âgés de 13 mois. Il apparaît que l'espèce *B. eurycoma* est peu dépendante des ECM en dépit des inconvénients liés à l'utilisation de fragments d'ECM comme inoculum.

L'impossibilité d'obtenir des cultures pures de champignons ectomycorhiziens associés aux Caesalpinioideae africaines a été sans doute un obstacle à la mise en place d'expériences de mycorhization contrôlée. Au Sénégal, BÂ et THOEN (1990) ont isolé et mis en culture pour la première fois une collection de champignons ectomycorhiziens associés à *A. africana*. Cette collection a été ensuite enrichie en particulier avec des souches isolées de Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae et Phyllanthaceae du Burkina Faso et de Guinée forestière (SANON *et al.*, 1997 ; RIVIÈRE *et al.*, 2007 ; SANON *et al.*, 2009).

La mycorhization contrôlée de deux provenances d'*A. africana* (Sénégal) et d'une provenance d'*A. quanzensis* (Kenya) a été réalisée sur un sol de savane (Sangalkam, Sénégal) pauvre en NPK biodisponibles et dépourvu de propagules ectomycorhiziennes (BÂ *et al.*, 1999 ; BÂ *et al.*, 2002) (tabl. XXXVIII). Le champignon théléphoroïde XM002 s'est révélé parmi les champignons les plus efficaces sur la croissance des deux espèces d'*Afzelia* en améliorant notamment la biomasse racinaire et la nutrition

**Tableau XXXVIII**  
**Ectomycorhization contrôlée en serre de Caesalpinioideae**  
**natives d'Afrique de l'Ouest et du Centre**

Référence	Essence	Type de sol	Paramètre mesuré	Champignon inoculé	Augmentation de croissance par rapport aux plants non inoculés
REDHEAD (1980)	<i>Brachystegia eurycoma</i>	ND <sup>(1)</sup>	Hauteur à 13 mois Biomasse totale à 13 mois	Ectomycorhizes blanches Ectomycorhizes noires Ectomycorhizes blanches Ectomycorhizes noires	x 1 x 1,07 x 1,18 x 1,34
BÂ (1990)	<i>Afzelia africana</i> (provenance Sénégal)	Sableux désinfecté P ass. <sup>(2)</sup> : 44 ppm	Hauteur à 6 mois Biomasse totale à 6 mois	Champignon théléphoroïde XM 002 <i>Scleroderma dictyosporum</i> <i>Scleroderma verrucosum</i> Sclerodermataceae XM 004	x 1,32 x 1,27 x 1,18 x 1,14
BÂ (1990)	<i>Afzelia africana</i> (provenance Sénégal) P ass. : 44 ppm	Sableux non désinfecté	Hauteur à 6 mois Biomasse totale à 6 mois	Champignon théléphoroïde XM002 <i>Scleroderma dictyosporum</i> <i>Scleroderma verrucosum</i> Sclerodermataceae XM004	x 1,54 x 1,35 x 1,03 x 1,01

Tableau XXXVIII (suite)

Référence	Essence	Type de sol	Paramètre mesuré	Champignon inoculé	Augmentation de croissance par rapport aux plants non inoculés
BÂ <i>et al.</i> (1999)	<i>Afzelia africana</i> (provenance Burkina Faso)	Sableux non désinfecté P ass. : 2,7 ppm	Hauteur à 4 mois	Souche théléphoroïde XM002	x 1,09
				<i>Scleroderma dictyosporum</i>	x 1,07
				<i>Scleroderma</i> sp. 1	x 1,22
				<i>Scleroderma</i> sp. 2	x 1,15
				Souche théléphoroïde XM002	x 1,48
				<i>S. dictyosporum</i>	x 1,27
BÂ <i>et al.</i> (1999)	<i>Afzelia africana</i> (provenance Sénégal)	Sableux non désinfecté P ass. : 2,7 ppm	Biomasse totale à 4 mois	<i>Scleroderma</i> sp. 1	x 1,46
				<i>Scleroderma</i> sp. 2	x 1,25
				Souche théléphoroïde XM002	x 1,00
				<i>Scleroderma dictyosporum</i>	x 0,89
				<i>Scleroderma</i> sp. 1	x 0,99
				<i>Scleroderma</i> sp. 2	x 0,90
BÂ <i>et al.</i> (1999)	<i>Afzelia africana</i> (provenance Sénégal)	Sableux non désinfecté P ass. : 2,7 ppm	Biomasse totale à 4 mois	Champignon théléphoroïde XM002	x 1,28
				<i>Scleroderma dictyosporum</i>	x 0,99
				<i>Scleroderma</i> sp. 1	x 1,10
				<i>Scleroderma</i> sp. 2	x 1,09

Tableau XXXVIII (suite)

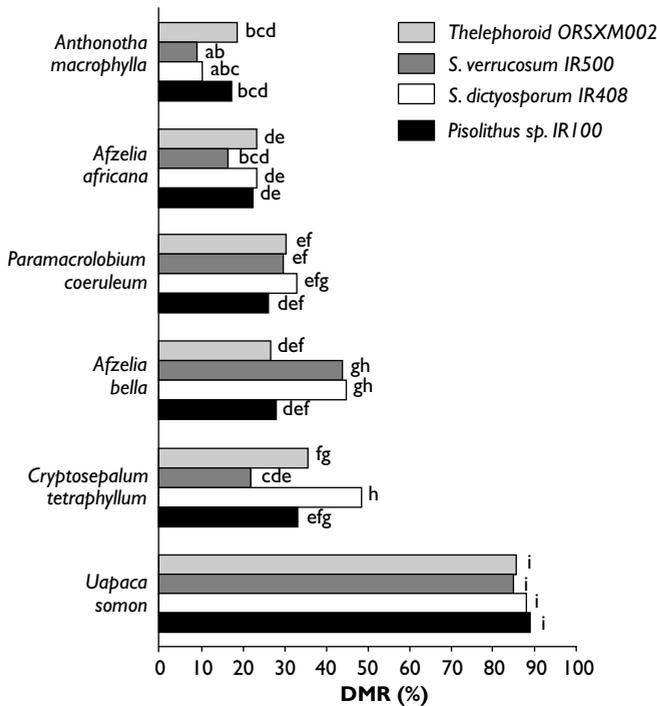
Référence	Essence	Type de sol	Paramètre mesuré	Champignon inoculé	Augmentation de croissance par rapport aux plants non inoculés
Bâ <i>et al.</i> (2002)	<i>Azelia quanzensis</i> (provenance Kenya)	Sableux non désinfecté P ass. : 2,7 ppm	Hauteur à 4 mois	Champignon théléphoroïde XM002 <i>Scleroderma</i> sp. 1	x 1,06  x 1,08
Bâ (résultats non publiés)	<i>Isobertia dakiellii</i> (provenance Burkina Faso)	Sableux non désinfecté P ass. : 2,7 ppm	Biomasse totale à 4 mois	Champignon théléphoroïde XM002 <i>Scleroderma</i> sp. 1	x 1,28  x 0,99
			Hauteur à 4 mois	Champignon théléphoroïde XM002 <i>Scleroderma dictyosporum</i>	x 0,82  x 0,89
			Biomasse totale à 4 mois	Champignon théléphoroïde XM002 <i>Scleroderma dictyosporum</i>	x 1,08  x 1,26

(1) ND : non déterminé.

(2) P ass. : phosphore assimilable.

potassique. Il s'est montré également compétitif et performant sur *A. africana* dans trois sols forestiers pourtant pourvus de propagules ectomycorhiziennes (DIÉDHIU *et al.*, 2005). Si on envisage d'utiliser ce champignon pour l'inoculation contrôlée d'autres essences forestières, il paraît important de déterminer son spectre d'hôtes et son efficacité.

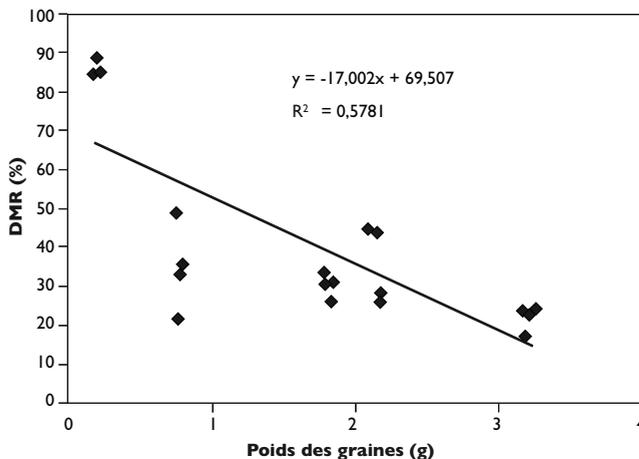
L'une des particularités des Caesalpinioideae des régions tropicales et néotropicales est de posséder des graines de taille et de poids différents (GREEN et NEWBERY, 2001 ; DE GRANDCOURT *et al.*, 2004 ; DIÉDHIU *et al.*, 2005 ; Mc GUIRE, 2007). On sait aussi que la croissance initiale des plants d'*A. africana* dépend des réserves cotylédonnaires (BÂ *et al.*, 1994 b). Une fois les réserves cotylédonnaires épuisées, les plantes mycotrophes prélèvent directement du sol les ressources nécessaires à leur croissance. Des travaux ont d'ailleurs montré que la dépendance mycorhizienne est inversement corrélée avec la taille et la teneur en phosphore des graines (ZANGARO *et al.*, 2000, 2003).



**Figure 54**  
 Dépendance mycorhizienne relative (DMR) de cinq Caesalpinioideae (*Afzelia africana*, *Afzelia bella*, *Anthonotha macrophylla*, *Cryptosepalum tetraphyllum* et *Paramacrolobium coeruleum*) et d'une Phyllanthaceae (*Uapaca somon*) inoculées par *Scleroderma dictyosporum* IR408, *Scleroderma verrucosum* IR500, *Pisolithus albus* IR100 et le champignon théléphoroïde XM002 ( $p \leq 5\%$ ).  
 (Source : DIÉDHIU *et al.*, 2005)

Nous avons testé et confirmé l'hypothèse selon laquelle la taille des graines de cinq Caesalpinioideae (*A. africana*, *A. bella*, *A. macrophylla*, *C. tetraphyllum* et *P. coeruleum*) et d'une Phyllanthaceae (*U. somon*) est négativement corrélée avec leur dépendance mycorhizienne. L'expérience a été conduite au Sénégal sur un sol sableux stérilisé très pauvre en phosphore assimilable (DIÉDHIU *et al.*, 2005). Les champignons testés étaient *S. dictyosporum* IR408, *S. verrucosum* IR500, *P. albus* IR100 et le champignon théléphoroïde XM002 (fig. 54). Les meilleures réponses à l'inoculation ont été obtenues sur les espèces qui possèdent des graines de petites tailles (*U. somon*, *C. tetraphyllum* et *A. bella*) quel que soit le champignon inoculé. Le poids des graines a d'ailleurs été négativement corrélé à la dépendance mycorhizienne relative des arbres (fig. 55).

En résumé, il apparaît que le champignon théléphoroïde XM002 est un des meilleurs candidats pour la mycorhization contrôlée des Caesalpinioideae et des Phyllanthaceae dans différentes conditions expérimentales. Le champignon théléphoroïde XM002 présente, en effet, des avantages comparatifs par rapport aux autres souches : précocité de colonisation, efficacité sur la croissance des essences en particulier sur le système racinaire (ce qui peut atténuer la crise de transplantation), compétitivité dans différents sols forestiers, large spectre d'hôtes, facilité de mise en culture, et stratégies de conservation et de dissémination dans des conditions de forte dessiccation. Cependant, l'expérimentation au champ reste décisive pour éprouver le choix du symbiote théléphoroïde XM002 performant en serre et en pépinière. Ce Basidiomycète ne produit pas de fructification, ce qui limite sa capacité de diffusion *via* les spores. Il est donc nécessaire de l'introduire là où il est absent.



**Figure 55**  
**Corrélation entre la dépendance mycorhizienne relative (DMR)**  
**et le poids des graines de cinq Caesalpinioideae (*Azelia africana*, *Azelia bella*,**  
***Anthothis macrophylla*, *Cryptosepalum tetraphyllum* et *Paramacrolobium coeruleum*)**  
**et d'une Phyllanthaceae (*Uapaca somon*).**  
 (Source : DIÉDHIU *et al.*, 2005)

## Mimosoideae

La sous-famille des Mimosoideae comporte environ 2 800 espèces d'arbres, d'arbustes et d'arbrisseaux des régions tropicales et subtropicales. Elle renferme des essences à usages multiples dont l'intérêt économique et écologique est considérable dans les systèmes agroforestiers traditionnels d'Afrique de l'Ouest. Les espèces qui possèdent des ECM appartiennent à la tribu des Acacieae, au genre *Acacia* et au sous-genre *Phyllodinae*. On peut citer, par exemple, *A. mangium*, originaire d'Australie, à croissance rapide, qui connaît depuis ces vingt dernières années un regain d'intérêt auprès des services forestiers africains qui plantent des milliers d'hectares de sols dégradés pour répondre à la demande en bois et préserver ainsi les forêts naturelles de la pression anthropique (COSSALTER, 1986). *A. mangium* est une des essences exotiques les plus plantées en Afrique de l'Ouest tout particulièrement en Côte d'Ivoire et en Guinée Conakry (GALIANA *et al.*, 1996). *A. mangium* possède, outre des nodules fixateurs d'azote, des ECM et des MA comme la plupart des *Phyllodinae* (LE TACON *et al.*, 1989 ; DUCOUSSO, 1991 ; BÂ *et al.*, 2010). La symbiose fixatrice d'azote d'*A. holosericea* fonctionne à son niveau d'efficacité maximale quand les deux types de mycorhizes sont présents sur les racines (CORNET et DIEM, 1982).

Les acacias africains sont différents des acacias australiens par leur statut mycorhizien (LE TACON *et al.*, 1989 ; DUCOUSSO, 1991). Les acacias africains sont exclusivement associés à des champignons mycorhiziens à arbuscules dont ils dépendent fortement pour leur alimentation phosphatée (COLONNA *et al.*, 1991 ; BÂ et GUISSOU, 1996).

Parmi les acacias australiens, certains sont uniquement à ECM et d'autres à MA (LE TACON *et al.*, 1989). On peut également observer les deux types de mycorhizes sur le même système racinaire chez quelques acacias. Si les champignons mycorhiziens à arbuscules ne sont pas spécifiques (la même souche peut indifféremment être associée à différentes plantes), il n'en va pas de même pour les champignons ectomycorhiziens et les rhizobia. Comme nous l'avons déjà signalé pour les pins et les eucalyptus, le problème de la spécificité revêt une importance comparable chez les acacias australiens. Dans leur aire d'origine, les acacias australiens sont, dans le meilleur des cas, naturellement associés aux trois symbiotes : *Bradyrhizobium*, champignon mycorhizien à arbuscules et champignon ectomycorhizien (WARCUP, 1980). Contrairement aux eucalyptus, peu d'informations sont disponibles sur le cortège mycorhizien des acacias en Australie.

C'est en dehors de leur aire de distribution naturelle que les acacias australiens ont révélé une grande aptitude à s'adapter à une large gamme de sol. Les résultats les plus spectaculaires ont été obtenus sur *A. mangium* en plantation dans des sols dégradés d'Asie (ex. : Indonésie, Malaisie, Thaïlande, Chine) et d'Afrique (ex. : Côte d'Ivoire, Tanzanie, Guinée) en partie grâce à l'inoculation avec des souches sélectionnées de *Bradyrhizobium* (GALIANA *et al.*, 1991 ; GALIANA *et al.*, 1996). Par contre, l'inoculation avec des champignons mycorhiziens à arbuscules sélectionnés n'a pas donné tous les

résultats escomptés à cause probablement de l'existence d'une microflore fongique native dans la zone de plantation (DE LA CRUZ et YANTASATH, 1993). Les données expérimentales sur les ECM des acacias australiens restent très limitées et de simples observations sont encore nécessaires. En Malaisie, *Thelephora ramarioides* fructifie dans des plantations d'*A. mangium* sans pour autant que des ectomycorhizes aient été formellement observées (LEE, 1990). Des ECM *sensu stricto* ont été, cependant, observées sur des racines d'*A. mangium* associées au champignon *Clavaria* sp. aux Philippines (ANINO, 1992) et à *P. albus* au Sénégal (DUCOUSSO, 1991 ; DUPONNOIS et BÂ, 1999 ; DUPONNOIS *et al.*, 2002).

L'association entre acacias australiens et *P. albus* s'est révélée fonctionnelle en particulier dans des sols pauvres en P assimilable (DUPONNOIS et BÂ, 1999 ; DUPONNOIS et PLENCHETTE, 2003) (tabl. XXXIX et XL). Néanmoins, l'effet de l'inoculation peut s'estomper après plusieurs mois de plantation d'*A. crassicarpa* malgré la présence de fructifications du champignon inoculé, *P. microcarpus* (DUCOUSSO *et al.*, 2004 b). Cela pourrait être dû à l'existence d'une microflore native tout aussi efficace que le champignon introduit. La double inoculation par *Bradyrhizobium* sp. et *G. mosseae* a été bénéfique pour *A. holosericea* en pépinière et quelques mois en plantation (CORNET et DIEM, 1982). Cependant, il a été démontré *in vitro* qu'il pouvait exister sur les racines de jeunes plants d'*A. holosericea* une compétition entre micro-organismes, en particulier lorsque l'inoculation par *P. tinctorius* précède l'inoculation par *Bradyrhizobium* sp. (BÂ *et al.*, 1994 a). La formation du manteau fongique supprimerait les poils absorbants et empêcherait donc l'infection par la bactérie.

Le cortège ectomycorhizien *in situ* des acacias australiens, en dehors de leur aire de distribution naturelle, semble se limiter au genre *Pisolithus* (DUCOUSSO, 1991 ; DUPONNOIS *et al.*, 1998). *P. albus* est l'espèce la plus commune sur les acacias et eucalyptus en plantation au Sénégal (MARTIN *et al.*, 2002). Cependant, les acacias australiens peuvent s'associer *in vitro* avec des champignons ectomycorhiziens natifs d'Afrique de l'Ouest (BÂ, 1990 ; BÂ *et al.*, 1994 a ; DUPONNOIS et PLENCHETTE, 2003). En effet, *S. dictyosporum*, associé fongique naturel d'*A. africana*, forme des ECM *in vitro* avec *A. holosericea* (BÂ, 1990). Les associations ainsi formées sont tout à fait fonctionnelles car on a observé des stimulations de croissance sur de jeunes plants d'*A. holosericea* inoculés avec *S. dictyosporum* (tabl. XL). Les sclérodermes africains seraient donc tout aussi efficaces que *P. albus* et probablement plus adaptés au contexte local même s'ils n'ont pas coévolué avec les acacias australiens en zone d'origine.

Par ailleurs, des champignons ectomycorhiziens de zone tempérée comme *Boletus suillus* s'avèrent également performants sur la croissance d'*A. auriculiformis* en serre (OSONUBI *et al.*, 1991). C'est pourquoi le choix du champignon ectomycorhizien approprié pour les acacias australiens doit se faire sur une base aussi large que possible. Une attention toute particulière est à apporter également au choix des provenances des acacias. En effet, il a été démontré que certaines provenances d'*A. mangium* sont plus

**Tableau XXXIX**  
**Dépendance mycorhizienne relative (DMR) de quelques espèces d'acacias australiens introduits en Afrique de l'Ouest et inoculés par *Pisolithus albus* IR100**

Espèces d' <i>Acacia</i>	DMR (%)
<i>A. auriculiformis</i>	45,2
<i>A. eriopoda</i>	20,6
<i>A. holosericea</i>	25,2
<i>A. mangium</i>	20,1
<i>A. platycarpa</i>	31,6

(Source : DUPONNOIS et PLENCHETTE, 2003)

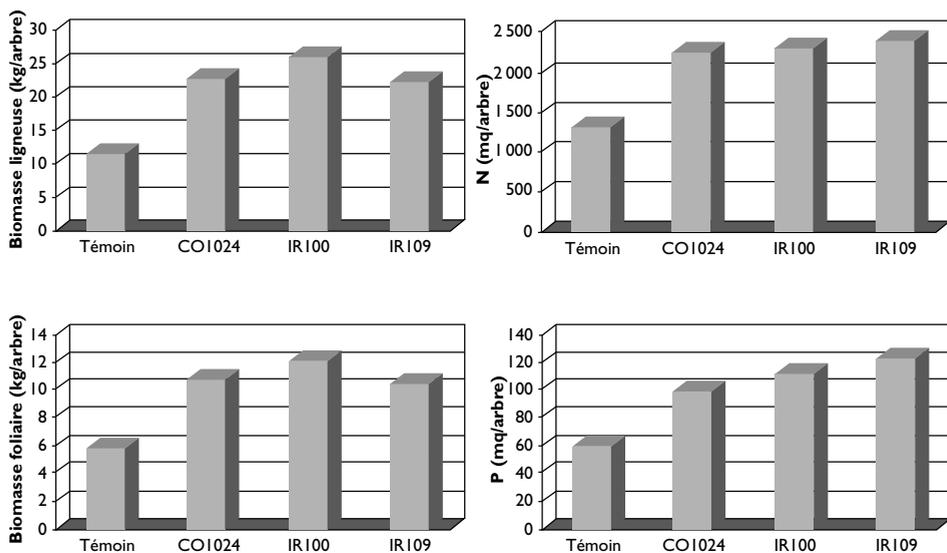
**Tableau XL**  
**Dépendance mycorhizienne relative (DMR) d'*A. holosericea* inoculé par des souches de *Pisolithus* et de *Scleroderma***

Espèces d' <i>Acacia</i>	DMR (%)
<i>Pisolithus</i> sp. SL2	46,3
<i>Pisolithus albus</i> COI007	47,5
<i>Pisolithus albus</i> COI024	41,6
<i>Pisolithus albus</i> COI032	44,9
<i>Pisolithus albus</i> IR100	54,3
<i>Pisolithus tinctorius</i> GEMAS	47,9
<i>Scleroderma dictyosporum</i> IR109	44,6
<i>Scleroderma verrucosum</i> IR500	50,2

(Source : DUPONNOIS et PLENCHETTE, 2003)

dépendantes du phosphore assimilable que d'autres (VADEZ *et al.*, 1995) ou présentent une dépendance mycorhizienne variable en fonction des symbiotes fongiques (DUPONNOIS *et al.*, 2002).

L'inoculation contrôlée d'*A. holosericea* avec la souche *P. albus* IR100 a été bénéfique en pépinière et plantation (fig. 56) (DUPONNOIS *et al.*, 2005, 2007). La crise de transplantation a été atténuée notamment dans les traitements inoculés et la souche de *P. albus* introduite avait bouclé son cycle de reproduction puisque des sporophores ont été observés à proximité des arbres inoculés après 2 années de plantation (fig. 57). L'effet bénéfique de *P. albus* IR100 sur le développement d'*A. holosericea* a été confirmé dans des expériences de mycorhization contrôlée dans plusieurs sites au Sénégal (tabl. XLI et XLII ; fig. 57 et 58).

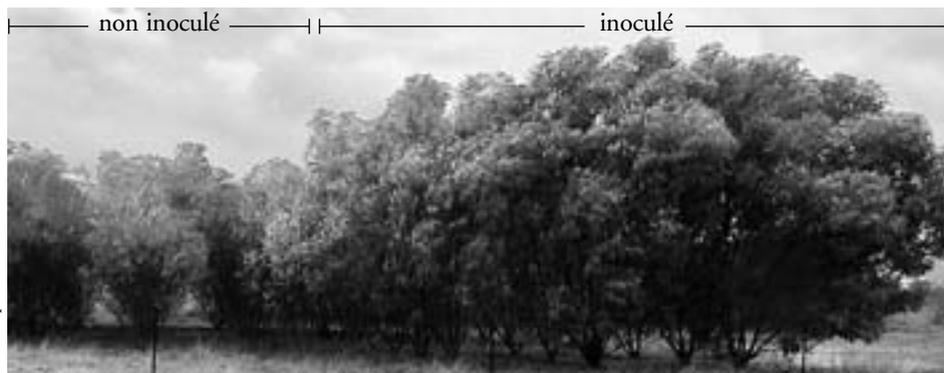


**Figure 56**  
 Effet de l'inoculation ectomycorhizienne par *Pisolithus albus* COI024, *Pisolithus albus* IR100 et *Scleroderma dictyosporum* IR109 sur la croissance et la nutrition minérale d'*Acacia holosericea* après 2 années de plantation au Sénégal.  
 (Source : DUPONNOIS *et al.*, 2005)



© R. Duponnois

**Figure 57**  
 Sporophore de *Pisolithus albus* IR100 inoculé dans une plantation d'*Acacia holosericea* de 2 ans au Sénégal.



**Figure 58**  
Effet de l'inoculation par *Pisolithus albus* IR100 sur la croissance d'*Acacia holosericea* après deux années de plantation.

**Tableau XLI**  
Quelques caractéristiques physico-chimiques des sols de plantations expérimentales de mycorhization contrôlée réalisées au Sénégal

	Site A*	Site B*	
		Site B1	Site B2
<b>Plantations</b>	EC5 EC7 EC13	EC8 EC9 EC10	EC11
pH (H <sub>2</sub> O)	5,1	5,7	5,4
Argile (%)	3,8	8,7	12,5
Limon fin (%)	0,0	6,5	9,9
Limon grossier (%)	0,6	17,6	17,8
Sable fin (%)	52,5	40,8	31,4
Sable grossier (%)	42,4	25,6	27,2
Carbone total (%)	0,21	4,44	7,84
Azote total (%)	0,03	0,39	0,65
Phosphore total (mg kg <sup>-1</sup> )	41	54,7	96,6

Biomasse foliaire (kg/arbre)

\* Site A : village de NGane, à l'ouest de Kaolack ;

Site B : village de Sonkonrong.

(Source : DUPONNOIS *et al.*, 2007)

**Tableau XLII**  
**Diamètre, hauteur et paramètres de croissance des arbres inoculés ou non par *Pisolithus albus* IR100 dans les différentes plantations expérimentales d'*Acacia holosericea* réalisées au Sénégal**

Plantations	Sites	Temps	Paramètres de croissance							
			D <sup>(1)</sup>	H	H est.	PB	BB	BL	TB	BL
EC7	A	30 mois	9,9 a 13,8 b	4,39 a 4,93 b	4,49 a 5,16 b	13,2 a 27,4 b	11,8 a 24,7 b	17,9 a 42,5 b	42,6 a 91,6 b	1,7 a 3,6 b
EC8	B1	18 mois	2,7 a 3,3 b	2,49 a 2,82 b	2,9 a 2,82 a	0,77 a 1,20 b	0,64 a 1,00 b	0,60 a 1,02, b	2,11 a 3,37 b	0,08 a 0,13 b
EC9	B1	18 mois	2,6 a 3,5 b	2,43 a 2,87 b	2,55 a 2,89 b	0,71 a 1,36 b	0,59 a 1,15 b	0,55 a 1,19 b	1,94 a 3,86 b	0,07 a 0,15 b
EC10	B1	18 mois	2,5 a 4,3 b	2,37 a 3,15 b	2,51 a 3,16 b	0,65 a 2,14 b	0,54 a 1,82 b	0,49 a 2,03 b	1,77 a 6,21 b	0,07 a 0,24 b
EC11	B2	18 mois	5,7 a 6,5 b	3,63 a 3,81 b	3,55 a 3,76 b	3,96 a 5,28 b	3,42 a 4,59 b	4,24 a 5,97 b	11,89 a 16,11 b	0,47 a 0,64 b
EC13	A	18 mois	3,1 a 6,6 b	2,60 a 3,81 b	2,75 a 3,78 b	1,04 a 5,46 b	0,88 a 4,75 b	0,86 a 6,21 b	2,91 a 16,68 b	0,11 a 0,66 b

(1) D : Diamètre du tronc (cm) ; H : hauteur (m) ; H est. : hauteur estimée selon les équations allométriques (m) ; PB : biomasse foliaire (kg/arbre) ; BB : biomasse des branches (kg/arbre) ; BL : biomasse ligneuse (kg/arbre) ; TB : biomasse totale (kg/arbre) ; BL : biomasse de la litière (kg/m<sup>2</sup>) ; dans chaque expérience, les données d'une même colonne suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes ( $p \leq 5\%$ ). (Source : DUPONNOIS *et al.*, 2007)

## Papilionoideae

La sous-famille des Papilionoideae comprend environ 12 000 espèces composées essentiellement de plantes agricoles et plus rarement d'arbres et d'arbustes.

Environ 90 % des espèces répertoriées dans cette sous-famille portent des nodules fixateurs d'azote sur leur système racinaire. Elles sont également associées en majorité à des champignons mycorhiziens à arbuscules. On ne connaît que l'espèce *Dalbergia assaica* capable de former des ECM *in situ* (CHALERMPOGSE, 1987). Des ECM ont été obtenues en serre entre *Gliricidia sepium* et *Boletus suillus*, un champignon de zone tempérée (OSONUBI *et al.*, 1991). Dans cette expérience, la dépendance ectomycorhizienne de *G. sepium*, évaluée à environ 69 %, est comparable à celle des pins réputés très dépendants (OSONUBI *et al.*, 1991). *Pericopsis angolensis* est l'unique Papilionoideae native possédant des ECM en Afrique tropicale.

---

## CONCLUSION

En Afrique de l'Ouest, les plantations forestières sont le domaine d'application privilégiée de la mycorhization contrôlée. Elles concernent principalement des essences à croissance rapide, comme les eucalyptus et les pins, pour approvisionner en bois l'industrie de la pâte à papier et répondre à la demande en bois de feu. Ces plantations contribuent ainsi à la préservation des forêts naturelles.

Les pépiniéristes privés et les services forestiers ne prennent pas toujours en compte le statut symbiotique des plants forestiers malgré les bénéfices potentiels de l'inoculation contrôlée sur la croissance des plants en pépinière comme en plantation. La sensibilisation des pépiniéristes est à poursuivre d'autant que les techniques de mycorhization contrôlée débouchent sur la production de plants équilibrés, vigoureux et sains qui permettent de limiter les traitements phytosanitaires et l'emploi des fertilisants.

Les techniques de mycorhization contrôlée supposent d'abord de maîtriser les conditions de germination des semences forestières (ex. : conservation des graines, levée de la dormance). Elles sont encore mal connues dans la plupart des essences ouest-africaines. Citons par exemple le cas des *Uapaca* et de *M. kerstingii* dont on ne maîtrise pas encore la germination des semences récalcitrantes. Des progrès restent à faire dans ce domaine.

Ensuite, les techniques de production de plants en pépinières sont à optimiser en apportant l'associé fongique approprié lorsqu'il est absent tout en économisant l'utilisation d'intrants (ex. : pesticides, engrais). Cependant, la production d'inoculum commercialisé reste un des obstacles majeurs pour la diffusion de la technique de mycorhization contrôlée. Des procédés de fabrication d'inoculum mycélien sont à valoriser puisque la demande en produits ligneux augmente en Afrique de l'Ouest.

Malgré quelques inconvénients (ex. : recyclage de pathogènes), l'utilisation des spores, peu coûteuse, est à promouvoir pour les sclérodermes et les pisolithes car ces champignons produisent de grandes quantités de spores, faciles à conserver et qui germent au contact des racines.

Enfin, le choix du champignon adapté à l'essence et aux conditions pédoclimatiques est primordial pour la réussite des plantations des essences natives et introduites. Le problème de la spécificité se pose lorsqu'on introduit des essences en dehors de leur aire d'origine. On peut envisager au moins deux cas de figure. Dans le premier cas où les symbiotes indigènes ne sont pas compatibles avec la plante introduite (ex. : pins), les résultats obtenus jusqu'ici nous orientent vers le choix des champignons ayant coévolué avec la plante dans l'aire d'origine de celle-ci. Dans le second cas où il est possible de trouver des champignons natifs compatibles avec la plante (ex. : eucalyptus, acacias australiens) mais dont on ignore s'ils sont efficaces en plantation, il est important d'envisager l'introduction de l'associé fongique performant dans l'aire d'origine de l'essence et de le comparer avec les souches locales.

Le problème de la spécificité des souches locales vis-à-vis des essences indigènes (ex. : *A. africana*) ne se pose pas dans les mêmes termes car les souches locales sont déjà en place et ne montrent pas de spécificité d'hôtes. Il s'agit donc de les sélectionner suivant des critères d'efficacité et de compétitivité dans les conditions de pépinière et de plantation. Pour *A. africana*, il est nécessaire de faire des essais d'inoculation dans différents sites de plantation afin d'éprouver les résultats obtenus en pépinières avec la souche locale théléphoroïde XM002.

Une plus grande attention est à apporter aux inoculations multiples avec des champignons ectomycorhiziens, des champignons mycorhiziens à arbuscules et des rhizobiums (*Frankia* pour les Casuarinaceae) dans la mesure où la plupart des légumineuses forestières exotiques ou natives d'Afrique de l'Ouest hébergent ces micro-organismes symbiotiques.

# 6 Les champignons ectomycorhiziens : une source de champignons comestibles

## INTRODUCTION

---

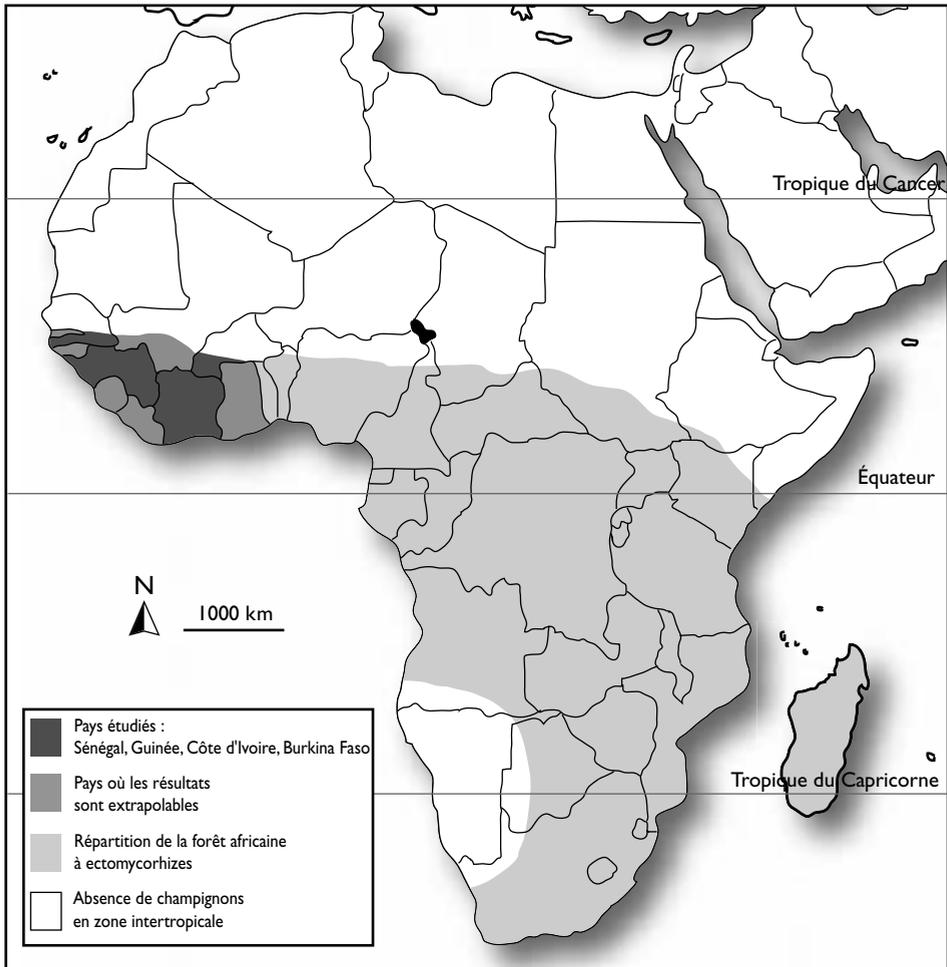
De nombreuses espèces de champignons ectomycorhiziens sont des comestibles de valeur. Parmi celles-ci, la truffe noire du Périgord, le matsutake, les chanterelles et les bolets sont, mondialement, les plus connus des champignons forestiers. Cependant, la plupart de nos informations proviennent des pays tempérés. Très peu de connaissances sont actuellement disponibles sur la comestibilité des champignons tropicaux. Cela est particulièrement vrai en Afrique de l'Ouest, même si une étude sur les champignons comestibles a été récemment entreprise au Bénin (DE KESEL *et al.*, 2001).

Les champignons comestibles sont mieux connus en Afrique centrale et en Afrique de l'Est (PARENT et THOEN, 1978 ; BUYCK, 1994 ; HARKÖNEN *et al.*, 1995). Dans ces régions, leur découverte est beaucoup plus ancienne. En effet, c'est en 1867 que David Livingstone décrit pour la première fois, en Afrique, la consommation de quantités importantes de champignons en Zambie (PIEARCE, 1985). Cet auteur précise que les champignons cités par D. Livingstone étaient des espèces ectomycorhiziennes. D'après une autre synthèse sur les champignons comestibles africains (RAMMELOO et WALLEYN, 1993), 151 références sont citées mais seulement trois concernent l'Afrique de l'Ouest (HEIM, 1936 a, b ; LOCQUIN, 1954). Aucune étude récente traitant des champignons comestibles en Afrique de l'Ouest n'est disponible. Ce manque de références n'est pas dû à une absence de champignons dans cette partie de l'Afrique. En effet, les champignons sont régulièrement mentionnés dans les régimes alimentaires des populations locales, sans plus de précisions sur les espèces, leurs origines, leurs statuts ectomycorhiziens et les méthodes de préparation.

Ce chapitre permettra de comparer les ressources potentielles en champignons ectomycorhiziens aux données récentes sur les champignons comestibles des parties centrale, orientale et australe de l'Afrique. Pour atteindre ces objectifs, deux éléments sont à prendre en compte. Le premier est la disponibilité de données plus abondantes sur les champignons comestibles en Afrique centrale et australe (FAO, 2006) ; le second est basé sur des connaissances acquises depuis plus de vingt ans, sur les champignons ectomycorhiziens en Afrique de l'Ouest (DE KESEL, 2002 ; DUCOUSSO *et al.*, 2003). La synthèse de ces deux éléments permettra de mettre en évidence les possibilités de production de champignons ectomycorhiziens comestibles en Afrique de l'Ouest.

## SITUATION GÉOGRAPHIQUE DE LA ZONE D'ÉTUDE

Ce chapitre ne traitera que de la partie occidentale de l'Afrique de l'Ouest, entre 5 et 10° nord et 3 et 16° est. Ces limites incluent le sud du Sénégal et du Burkina Faso, la Côte d'Ivoire et la Guinée, pays pour lesquels des informations sont disponibles. Nos conclusions seront ensuite extrapolées aux pays voisins, comme le Bénin et le Nigeria, pour les parties de ces pays ayant un climat et une végétation similaires (fig. 59). En effet, même si quelques spécificités existent au sein de la flore ectomycorhizienne



**Figure 59**  
**Pays étudiés et zones où les observations présentées peuvent être extrapolées.**  
(Source : DUCOUSSO *et al.*, 2003)

ouest-africaine, nous n'avons jusqu'à présent aucune indication quant à l'existence de différences majeures qui la sépareraient du reste de la flore ectomycorhizienne d'Afrique centrale. Toutefois, il convient d'être très prudent et de ne pas considérer qu'une espèce est comestible dans tous les pays où elle a été répertoriée si les informations concernant sa comestibilité n'ont été vérifiées que dans un seul pays.

## PRINCIPAUX TYPES FORESTIERS CONCERNÉS

---

La zone d'étude couvre d'ouest en est le sud du Sénégal, la Guinée, la Côte d'Ivoire et le sud du Burkina Faso. Dans cette zone, nous avons considéré quatre types de forêts dominées par des arbres à ECM. Le premier type est la forêt tropicale dense (fig. 60 A, p. IX du cahier couleurs). Elle est caractérisée par une pluviométrie annuelle comprise entre 2 000 et 6 000 mm, une humidité maximale tout au long de l'année et une saison sèche quasi inexistante, favorable à l'abondance des épiphytes. Le deuxième type est la forêt soudanienne claire semi-décidue (fig. 60 B). Ce type de forêt est souvent dominé par une seule espèce formant des peuplements purs comme c'est le cas d'*Isobertinia doka* au nord de la Côte d'Ivoire. Dans ces régions, la pluviométrie annuelle varie de 800 à 2 000 mm et les épiphytes deviennent rares. Le troisième type de forêt est constitué par les galeries forestières (fig. 60 C). Ces formations particulières se développent le long des cours d'eau temporaires ou permanents, principalement dans la zone soudanienne de l'Afrique de l'Ouest. Elles sont dominées principalement par les *Uapaca*, les *Afzelia* et quelques autres genres de la tribu des Amherstieae. Le quatrième type de boisement est formé par les plantations (fig. 60 D). Elles sont observées à peu près partout, étant facilement reconnaissables, essentiellement du fait de leur caractère généralement monospécifique. Quelques arbres comme les eucalyptus, les acacias australiens et les pins exotiques ont un statut mycorhizien de type ectotrophe et sont maintenant très répandus en Afrique de l'Ouest.

## ARBRES ECTOTROPHES DANS LES RÉGIONS ÉTUDIÉES

---

Les trois premiers types de forêt décrits ci-dessus sont des formations naturelles d'Afrique de l'Ouest. Les arbres ectomycorhiziens de ces forêts appartiennent à trois familles botaniques : Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae et Phyllanthaceae (voir tabl. XIII du chapitre 3). Parmi les Caesalpinioideae, deux tribus, les Amherstieae et les Detarieae, ont des espèces à ECM. La première possède un nombre relativement important de

genres et d'espèces en Afrique de l'Ouest tandis que la seconde n'est représentée que par un seul genre, *Azizelia*. Le genre *Uapaca*, longtemps classé parmi les Euphorbiaceae, est maintenant rattaché aux Phyllanthaceae. Au moins six espèces de *Uapaca* sont présentes en Afrique de l'Ouest. Les Monotoideae constituent la tribu africaine des Dipterocarpaceae. Une seule espèce du genre *Monotes* a été décrite en Afrique de l'Ouest. D'après la FAO (PANDEY, 1997), les plantations de *Pinus*, d'*Eucalyptus*, d'*Acacia* et de *Casuararina*, genres connus pour leur capacité à former des ECM, couvrent plus de 100 000 ha en Afrique de l'Ouest. Cela ne représente que 0,1 % de la surface du Burkina Faso, de la Côte d'Ivoire et du Sénégal réunis. Une liste des espèces utilisées en plantations en Afrique de l'Ouest, pour lesquelles des ECM ont été décrites, est présentée dans le tableau XLIII.

**Tableau XLIII**  
**Liste des espèces d'arbres ectomycorhiziens introduites en Afrique de l'Ouest**  
**avec mention du pays d'introduction et des références bibliographiques**  
**ayant rapporté leur statut ectotrophe en plantations**

Espèce	Famille	Pays/Auteurs
<i>Casuarina equisetifolia</i>	Casuarinaceae	Sénégal (BA <i>et al.</i> , 1987)
<i>Cinnamomum zelanicum</i>	Lauraceae	Guinée (THOEN et DUCOUSSO, 1989 a)
<i>Eucalyptus apodophyla</i>	Myrtaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991)
<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	Myrtaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991) Guinée (THOEN et DUCOUSSO, 1989 a) Burkina Faso (THOEN <i>et al.</i> , 2001) Côte d'Ivoire (LESUEUR et DUCOUSSO, 1995)
<i>Eucalyptus citriodora</i>	Myrtaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991)
<i>Eucalyptus grandis</i>	Myrtaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991)
<i>Eucalyptus pentaleuca</i>	Myrtaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991)
<i>Eucalyptus tereticornis</i>	Myrtaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991)
<i>Melaleuca leucodendron</i>	Myrtaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991)
<i>Acacia auriculiformis</i>	Mimosaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991) Côte d'Ivoire (LESUEUR et DUCOUSSO, 1995)
<i>Acacia holosericea</i>	Mimosaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991) Côte d'Ivoire (LESUEUR et DUCOUSSO, 1995)
<i>Acacia mangium</i>	Mimosaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991) Côte d'Ivoire (LESUEUR et DUCOUSSO, 1995)
<i>Acacia trachycarpa</i>	Mimosaceae	Sénégal (DUCOUSSO, 1991)
<i>Pinus caribaea</i>	Pinaceae	Sénégal (KABRÉ, 1982) Guinée (DUCOUSSO, 1991)
<i>Pinus patula</i>	Pinaceae	Guinée (DUCOUSSO, 1991)

(Source : DUCOUSSO *et al.*, 2003)

## COMESTIBILITÉ : UN CONCEPT COMPLEXE

---

Une approche négative du concept de comestibilité peut aider à sa meilleure compréhension. Un champignon peut être considéré comme non comestible lorsque, notamment, sa consistance est trop dure ou trop visqueuse. Certains champignons trop durs comme *Ganoderma lucidum* (JORDAN et WHEELER, 1998) et quelques autres Polyporaceae sont utilisés comme remèdes en médecine traditionnelle notamment (GÉRAULT et THOEN, 1992). Les champignons sont également considérés comme non comestibles lorsqu'ils présentent un caractère toxique. La toxicité peut se manifester par des désordres physiologiques plus ou moins importants, principalement d'ordre digestif, métabolique ou neurologique. Bien évidemment, les champignons mortels ne sont jamais considérés comme comestibles et, le plus souvent, les espèces proches sont également rejetées. Les champignons ayant des fructifications de petite taille ainsi que les champignons fructifiant rarement ou très peu sont également négligés du fait de la difficulté de leur récolte.

Dans une approche positive, les deux principales qualités d'un champignon comestible résident dans son caractère charnu et dans son goût. Une consistance plus ou moins visqueuse peut être appréciée ici et totalement rejetée ailleurs. Il en est de même pour le goût. Par exemple, au nord de la Côte d'Ivoire, une russule amère est plus appréciée qu'une espèce similaire plus douce. De même, en Indonésie, les sclérodermes récoltés dans les plantations d'*Eucalyptus* sont commercialisés, alors qu'en Afrique, les espèces de ce genre ne sont pas connues pour être consommées. La comestibilité d'une espèce de champignon est un caractère variable d'un lieu à un autre en fonction des coutumes locales. En conséquence, la comestibilité ne peut être constatée qu'*a posteriori*.

## CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS COMESTIBLES

---

### Champignons associés à des arbres ouest-africains

Dans le chapitre 3, nous avons fait une revue bibliographique sur la diversité des champignons ectomycorhiziens ouest-africains et de leurs plantes hôtes. Parmi les 159 sporophores identifiés, les deux tiers n'ont pu être identifiés jusqu'au niveau de l'espèce et de nouvelles espèces ont été décrites (voir chapitre 3, tabl. XVI). Il est certain que ces récoltes sont encore incomplètes mais elles illustrent déjà le manque de données sur les macromycètes en Afrique de l'Ouest et le besoin de développer la mycologie dans cette partie de l'Afrique.

La mention des champignons dans le régime alimentaire des populations locales est une indication de l'importance de cette ressource. Toutefois, notre manque de connaissance sur les champignons ectomycorhiziens effectivement consommés ne permet pas de les identifier et, de fait, réduit considérablement les possibilités de développement de ces ressources dites non ligneuses.

Parmi les espèces trouvées en Afrique de l'Ouest, *Cantharellus rufopunctatus*, *C. pseudofriesii*, *Lactarius gymnocarpus*, *L. grymnocarpoides* (VERBEKEN, 1997), *Phlebopus sudanicus* et *Tubosaeta brunneosetosa* sont mentionnés comme comestibles en Afrique centrale et australe (fig. 61, p. X du cahier couleurs) (PARENT et THOEN, 1978) même si cela doit encore être confirmé. Toutefois, la liste des champignons ectomycorhiziens comestibles n'est certainement pas restreinte à ces six espèces. D'après les données d'Afrique centrale et australe, il est très probable que d'autres espèces ectomycorhiziennes, notamment dans les genres *Amanita*, *Cantharellus* et *Russula*, soient comestibles. En dépit de la petite taille de ses fructifications qui rend difficile sa cueillette en quantité suffisante, *Cantharellus floridulus* est consommé au Ghana (fig. 62, p. XI du cahier couleurs). Des russules blanches sont également consommées en Côte d'Ivoire.

### Champignons associés à des arbres exotiques

Les espèces d'arbres originaires d'Australie comme les *Eucalyptus*, les *Acacia* et les *Casuarina* ont rarement fait l'objet d'une inoculation volontaire par des champignons ectomycorhiziens dans notre zone d'étude. Elles contractent des ECM avec des pisolithes probablement introduits et qui fructifient dans leur voisinage. Leurs associations ectomycorhiziennes éventuelles sont généralement spontanées et totalement incontrôlées. Les champignons ectomycorhiziens associés à ces espèces auraient donc été introduits fortuitement à partir de leur aire d'origine en Australie. Leur diversité est de ce fait très limitée. Les eucalyptus ont été trouvés en symbiose avec *Pisolithus* sp., *Scleroderma capense*, *S. verrucosum* et *Phlebopus sudanicus*. Ces deux derniers champignons pourraient être natifs de la zone d'étude.

Seul *Pisolithus* sp. est mentionné comme espèce ectomycorhizienne fructifiant sous les acacias (fig. 63, p. XI du cahier couleurs). Cependant, il existe quelques champignons (ex. : *Scleroderma dictyosporum*, *Scleroderma verrucosum*) des forêts naturelles d'*Azalia africana* compatibles et efficaces sur des acacias australiens cultivés en serre (BÂ *et al.*, 1994 a ; DUPONNOIS et PLENCHETTE, 2003).

*C. equisetifolia* a été trouvé en symbiose avec *Pisolithus* sp. et *Phlebopus sudanicus* au Sénégal (BÂ *et al.*, 1987 ; DUCOUSSO, 1991).

En Corse (France), les jeunes fructifications de *Pisolithus* sp. sont consommées sous la dénomination de « truffe de Corse ». Les fructifications plus matures sont utilisées

pour la teinture de la laine et des tissus. Aucun de ces usages n'est mentionné en Afrique. Les *P. sudanicus* récoltés dans les plantations littorales du sud du Sénégal sont vendus localement dans les restaurants touristiques.

À Madagascar, *Cantharellus eucalyptorum* ined. et des russules rouges récoltés dans des plantations d'*Eucalyptus robusta* font l'objet d'un commerce important (DUCOUSSO *et al.*, 2003). Les eucalyptus et les acacias partagent certains partenaires ectomycorhiziens. Il est donc envisageable d'utiliser les mêmes souches dans des essais d'inoculation contrôlée. Les possibilités d'utiliser ces arbres comme support pour la production contrôlée de champignons comestibles doivent être explorées.

Le succès de l'introduction des pins caribéens en plantation a été possible grâce à leur inoculation, comme cela a été le cas en Guinée au début du XX<sup>e</sup> siècle (CHEVALIER, 1947). Depuis lors, la litière des plantations âgées est parfaitement bien établie et utilisée pour l'inoculation des pépinières. La diversité des champignons ectomycorhiziens est donc sensiblement plus importante que sous les espèces australiennes, même si, comme pour ce dernier cas, l'introduction des champignons n'a absolument pas été contrôlée. Ainsi, toutes sortes de champignons ont été introduites indistinctement, comprenant aussi bien des espèces toxiques, mortelles, comestibles ou pathogènes. La présence, sous les pins, de champignons très toxiques comme l'amanite phalloïde (PEGLER et PIEARCE, 1980) incite à la plus grande prudence. Les populations locales le savent parfaitement et récoltent très rarement sous les pins, malgré l'abondance de champignons comestibles comme *Suillus granulatus* (fig. 64, p. XI du cahier couleurs). Cette espèce, vendue sous forme de conserve en Europe et en Amérique du Nord, est totalement négligée par les populations ouest-africaines. Il en est de même pour *Phallus (Dictyophora) indusiatus* qui est commercialisée en Asie (CHANG et MILES, 1989) et des quatre autres espèces *Amanita* sp., *Corditubera* sp., *Scleroderma cepa* et *Strobilomyces luteolus*, trouvées sous les pins en Guinée (DUCOUSSO, 1991).

Dans le sud de la France, les possibilités d'assurer la protection de *Lactarius deliciosus* en association avec des pins ont été explorées avec succès (GUERIN-LAGUETTE, 1998). Cet exemple, développé en zone tempérée, pourrait être adapté en Afrique.

Des essais d'inoculation contrôlée sur *Acacia mangium* ont été mis en place en Afrique à des fins de recherche. Effectués sur de petites surfaces, ils n'ont pas été conçus pour la production de champignons comestibles. Toutefois, les potentialités des eucalyptus, des acacias australiens et des pins tropicaux comme support pour la production de champignons comestibles méritent une attention toute particulière, afin d'accroître l'intérêt des populations pour ces plantations en Afrique de l'Ouest.

## QUELQUES CAS PARTICULIERS DE CHAMPIGNONS COMESTIBLES

---

### ***Phlebopus sudanicus* (Har. & Pat.) Heinem.**

Cette espèce ubiquiste, trouvée aussi bien sous les espèces locales qu'introduites (fig. 65, p. XII du cahier couleurs), est sujette à des interprétations contradictoires quant à sa comestibilité. HARIOT et PATOUILLARD (1909) indiquent qu'elle est appréciée des populations indigènes alors que PEGLER et RAYNER (1969) puis MORRIS (1990) signalent qu'elle est plutôt toxique.

Une partie de la réponse réside probablement dans l'ambiguïté de la description de cette espèce. En effet, comme le montre la figure 65, de très importantes variations morphologiques existent entre trois spécimens récoltés au Sénégal. Cela nécessite une révision du genre *Phlebopus* avant de se prononcer sur le caractère comestible de ces espèces. Au Sénégal, les Européens consomment régulièrement et sans problème *P. sudanicus* qui est très apprécié. L'existence de variétés, voire d'espèces toxiques au sein du genre *Phlebopus* n'est toutefois pas à écarter. Apparemment, les populations sénégalaises ne consomment pas *P. sudanicus* et ne semblent pas disposer d'informations sur sa comestibilité et sa diversité.

### ***Amanita bingensis* (Beeli) R. Heim**

Cette amanite trouvée dans les forêts soudaniennes claires semi-décidues fait également l'objet d'interprétations contradictoires quant à sa comestibilité et il est clair qu'une précision univoque de la description des amanites jaunes est indispensable. En effet, d'après MORRIS (1990), les amanites jaunes identifiées comme *A. bingensis* sont considérées comme comestibles en Afrique centrale tandis que HEIM (1940) et Dolacinski (comm. pers.) signalent que ce champignon est toxique, voire mortel. Les propos de Morris méritent d'être vérifiés et précisés avant de statuer sur la comestibilité de certaines amanites jaunes.

### ***Gyrodon intermedius* ined.**

Ce champignon trouvé au Sénégal, exclusivement dans les galeries forestières, est servi dans quelques restaurants touristiques comme un bolet local (fig. 66, p. XII du cahier couleurs). Il est très apprécié par les Européens et, à ce jour, il s'agit de la première mention du caractère comestible d'une espèce de *Gyrodon* en Afrique. Aucune information sur la consommation de cette espèce n'a été relevée auprès des populations sénégalaises vivant à proximité de ces galeries forestières.

## CONCLUSION

---

Les champignons ectomycorhiziens comestibles constituent une richesse potentielle en Afrique de l'Ouest, où ils ne font pas l'objet d'un commerce important comme c'est le cas en Afrique centrale, orientale et australe. Nos connaissances sur ces champignons sont encore très insuffisantes. L'intervention de mycologues pour caractériser la ressource est indispensable, afin d'en assurer le développement ultérieur.

La production de champignons ectomycorhiziens ne peut être assurée qu'en forêt dans des sites très peu ou pas dégradés. Des recherches permettant d'allier une gestion forestière durable à la production de champignons comestibles devraient être entreprises en Afrique de l'Ouest, comme c'est le cas aux États-Unis depuis une quinzaine d'années. Les possibilités qu'une approche de ce type permette de réduire, au moins localement, la dégradation des forêts d'Afrique de l'Ouest sont à explorer.

Les plantations peuvent être utilisées comme support pour la production de champignons comestibles. Les techniques d'inoculation et de suivi des souches sont relativement bien maîtrisées dans les régions tempérées et également, dans une certaine mesure, dans les régions tropicales (BRUNCK *et al.*, 1990). Bien sûr, de nouvelles souches adaptées aux conditions écologiques de l'Afrique de l'Ouest devront être sélectionnées. Sous certaines conditions, l'introduction de champignons sélectionnés à l'origine de la plantation permet de générer des revenus annuels qui peuvent rapidement dépasser ceux du bois, comme c'est le cas dans le sud de la France, avec l'association du chêne-vert et de la truffe du Périgord. Tout compte fait, l'utilisation des champignons ectomycorhiziens comestibles pour promouvoir le développement durable des forêts tropicales et des plantations ne devrait pas être négligée par les forestiers.

# Conclusion générale

Cet ouvrage présente les principaux résultats obtenus sur la symbiose ectomycorhizienne en Afrique de l'Ouest en particulier dans trois pays ouest-africains (Burkina Faso, Guinée et Sénégal) où la majeure partie des travaux a été effectuée par les équipes de l'IRD (ex-Orstom) et leurs partenaires (Ucad, Isra, Inera et Irag). L'ensemble des travaux menés dans le domaine des symbioses ectomycorhiziennes depuis plus de vingt ans dans cette partie du globe a permis de montrer de manière indéniable, la grande diversité et richesse des symbiotes fongiques ectomycorhiziens et leur rôle prépondérant dans le développement des arbres de ces régions. Les connaissances concernant l'écologie et la diversité de ces champignons sont loin d'être exhaustives, mais il apparaît que ces composantes fongiques de la microflore tellurique ont une importance considérable dans les processus biologiques régissant la structuration et l'évolution spatio-temporelle des écosystèmes forestiers ainsi que dans le fonctionnement du sol assurant le maintien des ressources en nutriment pour la strate épigée. Toutefois, malgré les nombreuses démonstrations de l'effet bénéfique de l'inoculation ectomycorhizienne sur la croissance des essences ligneuses (natives ou exotiques) lors de la phase d'élevage en pépinière ou en serre, force est de constater que cette pratique est généralement ignorée des itinéraires sylvicoles généralement suivis dans ces pays. Par exemple, il serait pourtant très facile d'inoculer des plants avec des spores de champignons ectomycorhiziens comme les pisolithes et les sclérodermes *via* les eaux d'arrosage. Dans un contexte de changements climatiques globaux, de déforestation galopante, il devient urgent de vulgariser ces techniques auprès des utilisateurs afin d'améliorer sensiblement les performances des plantations expérimentales, généralement très faibles en milieu tropical du fait principalement des conditions climatiques (ex. : sécheresse) limitant le développement des jeunes plants.

Les connaissances acquises sur la symbiose ectomycorhizienne ont permis également d'élargir le champ d'étude des relations entre la plante hôte et la diversité génétique et fonctionnelle de la microflore tellurique (ex. : concept de complexe trophique). Ainsi, il est maintenant parfaitement établi que la dégradation du couvert forestier entraîne un profond bouleversement des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sols (ex. : érosion, baisse de la fertilité) qui limite significativement les processus de renouvellement naturel des formations forestières. Parmi les dysfonctionnements biologiques enregistrés dans ces écosystèmes, la structure et les fonctions des communautés microbiennes des sols sont généralement profondément altérées. Les communautés de champignons ectomycorhiziens se trouvent fortement

modifiées tant au niveau de leur richesse spécifique que de leur abondance. Dans ces milieux dégradés où la couverture forestière est très diffuse, la microflore fongique ectomycorhizienne est intimement associée aux arbres ectotrophes qui subsistent sous forme d'îlots (« patches »). Ces îlots forestiers facilitent le développement des jeunes plantules d'essences ectotrophes et en conséquence la régénération naturelle de l'espèce considérée. Dans un système forestier dégradé, la baisse de production de biomasse épigée est corrélée à une diminution de la vitalité des racines nourricières conduisant à une altération de la structure du cortège ectomycorhizien associé. Des études récentes ont montré que la pérennité de ces poches riches en symbiotes ectomycorhiziens pouvait aussi être assurée par des espèces herbacées ou arbustives pionnières. Or, il n'existe que peu d'informations concernant le statut ectomycorhizien des arbustes hébergés dans ce type de formations forestières en Afrique de l'Ouest. Des espèces arbustives ectotrophes pourraient agir en tant que vecteur de propagation des symbiotes fongiques, susceptible de promouvoir le potentiel des sols en propagules ectomycorhiziennes et ainsi faciliter les processus de régénération naturelle des arbres ectotrophes dans ces régions. Cet exemple montre que des méthodes d'intervention peuvent être identifiées pour réhabiliter ces écosystèmes, mais qu'il est nécessaire d'accroître nos connaissances sur ce sujet et de considérer la symbiose ectomycorhizienne comme un élément clé à prendre en compte dans les opérations de protection, valorisation et conservation des ressources forestières en Afrique de l'Ouest.

Les activités de recherche sur les symbioses ectomycorhiziennes en Afrique de l'Ouest ont comporté un important volet de formation par la recherche. En effet, de nombreux chercheurs ouest-africains (Burkina Faso, Mauritanie, Guinée, Mali, Bénin, Niger, Sénégal) ont été formés dans le domaine des symbioses ectomycorhiziennes en étroite collaboration avec les équipes de l'IRD et plus particulièrement au sein du Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes à Montpellier (France) et du Laboratoire commun de microbiologie à Dakar (Sénégal). Il existe une communauté de chercheurs travaillant dans le domaine des ECM en Afrique de l'Ouest qu'il convient de mobiliser pour faire face aux nouveaux défis sur la gestion et la valorisation de la symbiose ectomycorhizienne tout en préservant la biodiversité dans le contexte des changements climatiques.

# Bibliographie

- ABDEL-FATTAH G. M., MOHAMEDIN A. H., 2000 – Interactions between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) and *Streptomyces coelicolor* and their effects on sorghum plants grown in soil amended with chitin of brown scales. *Biology and Fertility of Soils*, 32 : 401-409.
- ABUZINADAH R. A., READ D. J., 1986 – The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilization of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 103 : 481-493.
- ABUZINADAH R. A., READ D. J., 1989 a – The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. IV. The utilization of peptides by birch (*Betula pendula* L.) infected with different mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 112 : 55-60.
- ABUZINADAH R. A., READ D. J., 1989 b – The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. V. Nitrogen transfer in birch (*Betula pendula*) grown in association with mycorrhizal and non-mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 112 : 61-68.
- ADAM J. G., 1971 – *Flore descriptive des monts Nimba (Côte d'Ivoire, Liberia, Guinée)*. 6 tomes, Paris, CNRS.
- AGERER R., 1987-1996 – *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Einhorn-Verlag Eduard Dietenberger, Schwäbisch Gmünd.
- AGERER R., 1991 – « Characterization of ectomycorrhizae ». In Norris J. R., Read D. J., Varma A. K. (eds.) : *Methods in Microbiology Techniques for the Study of Mycorrhiza*, London, Academic Press : 25-73.
- AGERER R., 1995 – « Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas : an attempt towards a natural classification ». In Varma A., Hock B. (eds.) : *Mycorrhiza*, Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag : 686-733.
- AGERER R., 2006 – Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycological Progress*, 5 : 67-107.
- AGGANGAN N. S., DELL B., MALAJCZUK N., DELACRUZ, R., 1996 – Soil fumigation and phosphorus supply affect the formation of *Pisolithus-Eucalyptus urophylla* ectomycorrhizas in two acid Philippine soils. *Plant and Soil*, 180 : 259-266.
- ALEXANDER I. J., 1983 – « The significance of ectomycorrhizas in the nitrogen cycle ». In Lee J. A., McNeill S., Rorison I. H. (eds.) : *Nitrogen as an Ecological Factor*, Oxford, Blackwell : 69-94.
- ALEXANDER I. J., 1987 – « Ectomycorrhizas in indigenous lowland tropical forest and woodland ». In Sylvia D. M., Hung L. L., Graham J. H. (eds.) : *Mycorrhizae in the Next Decade*, NACOM 7, IFAS, Univ. of Florida, Gainesville, May 3-8 : 15.
- ALEXANDER I. J., HÖGBERG, P., 1986 – Ectomycorrhizas of tropical angiosperm trees. *New Phytologist*, 102 : 541-549.
- ALEXANDER I. J., NORANI A., LEE, S. S., 1992 – The role of mycorrhizas in the regeneration of some Malaysian forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 335 : 379-388.
- ALEXANDER I. J., LEE, S. S., 2005 – « Mycorrhizas and ecosystem processes in tropical rain forest: implications for diversity ». In Burslem D. F. R. P., Pinard M. A., Hartley S. E. (eds.) : *Biotic interactions in the Tropics: their role in the maintenance of species diversity*, UK, Cambridge University Press : 165-203.
- ALI N. A., JACKSON R. M., 1989 – Stimulation of germination of spores of some ectomycorrhizal fungi by other micro-organisms. *Mycological Research*, 93 : 182-186.

- ALLEN E. B., ALLEN M. F., 1981 – *The Leguminosae. A source of Book of Characteristics, Uses and Nodulation*. London, Basingstoke, Macmillan.
- ALLEN E. B., ALLEN M. F., HELM D. J., TRAPPE J.-M., MOLINA R., RINCON E., 1995 – Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil*, 170 : 47-62.
- ALLSOPP N., STOCK, W. D., 1992 – Mycorrhizas, seed size and seedling establishment in low nutrient environment. In Read D. J., Fitter D. H., Alexander I. J. (eds.) : *Mycorrhizas in ecosystems*, UK, Wallingford, CAB International : 59-64.
- ALTSCHUL S. E., GISH W., MILLER W., MYERS E. W., LIPMAN D. J., 1990 – Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215 : 403-410.
- AMARANTHUS M. P., PERRY D. A., 1994 – The functioning of ectomycorrhizal fungi in the field: linkages in space and time. *Plant and Soil*, 159 : 133-140.
- ANDERSON I. C., CHAMBERS S. M., CAIRNEY J. W., 1999 – Intra- and interspecific variation in patterns of organic and inorganic nitrogen utilization by three Australian *Pisolithus* species. *Mycological Research*, 103 : 1579-1587.
- ANINO E. O., 1992 – Natural ectomycorrhiza of *Acacia mangium*. *Nitrogen Fixing Tree Research Reports*, 10 : 96.
- ARNEBRANT K., EK H., FINLAY R. D., SÖDERSTRÖM B., 1993 – Nitrogen translocation between *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. seedlings inoculated with *Frankia* sp. and *Pinus contorta* Dougl. ex Loud seedlings connected by a common ectomycorrhizal mycelium. *New Phytologist*, 124 : 213-242.
- ARTURSSON V., 2005 – *Bacterial-fungal interactions highlighted using microbiomics: potential application for plant growth enhancement*. PhD thesis, Univ. of Uppsala, Sweden.
- ASAI T., 1934 – Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. *Japanese Journal of Botany*, 7 : 107-150.
- ASHKANNEJHAD S., HORTON T. R., 2006 – Ectomycorrhizal ecology under primary succession on coastal sand dunes: interactions involving *Pinus contorta*, suilloid fungi and deer. *New Phytologist*, 169 : 345-354.
- ASSIBETSE K., GUEYE M., THIOULOUSE J., DUPONNOIS R., 2005 – Soil bacterial diversity responses to root colonization by an ectomycorrhizal fungus are not root-growth dependent. *Microbial Ecology*, 50 : 350-359.
- AUBRÉVILLE A., 1950 – *Flore forestière soudano-guinéenne A.-O. F., Cameroun-A.-E. F.* Paris, Orstom.
- AUBRÉVILLE A., 1957 – Échos du Congo belge. *Bois et Forêts des Tropiques*, 51 : 28-39.
- AUBRÉVILLE A., 1959 – *La flore forestière de la Côte d'Ivoire*. Nogent-sur-Marne, publication CTFT n° 15 (3 volumes).
- AZCÓN R., RUBIO R., BAREA J. M., 1991 – Selective interactions between different species of mycorrhizal fungi and *Rhizobium meliloti* strains, and their effects on growth, N<sub>2</sub>-fixation (<sup>15</sup>N) and nutrition of *Medicago sativa* L. *New Phytologist*, 117 : 399-404.
- AZCÓN R., BAREA J. M., 1997 – Mycorrhizal dependency of a representative plant species in mediterranean shrublands (*Lavandula spica* L.) as a key factor to its use for revegetation strategies in desertification-threatened areas. *Applied Soil Ecology*, 7 : 83-92.
- B**À A. M., 1986 – « Premiers résultats sur l'infection ectomycorhizienne chez deux essences forestières du sud du Sénégal : *Azelia africana* Sm. et *Uapaca guineensis* Mull. Arg. ». In: *Les arbres fixateurs d'azote et l'amélioration biologique de la fertilité du sol*, CRDI/NFTA/IFS/Orstom, Dakar 17-25 mars : 243-255.
- BÀ A. M., 1990 – *Contribution à l'étude de la symbiose ectomycorhizienne chez deux essences forestières d'Afrique intertropicale : Azelia africana et Uapaca guineensis*. Thèse doct., Univ. Montpellier-II, 193 p.
- BÀ A. M., BALAJI B., PICHÉ Y., 1994 a – Effect of time of inoculation on *in vitro* ectomycorrhizal colonization and nodule initiation in *Acacia holosericea* seedlings. *Mycorrhiza*, 4 : 109-119.
- BÀ A. M., BUYCK B., DESCHÈRES P., EYSSARTIER G., IFOLNO F. G., DUCOUSO M., WEY J., GIRAUD E., FONTANA A., DIALLO M. A. K., DREYFUS B., 2000 – Diversity and use of ectomycorrhizal fungi in Guinea tropical rain forest. In Garbaye J., Lugtenberg B., Sørensen J. (eds.) : *Selection strategies for plant-beneficial microorganisms*, Nancy, 3-5 avril.

- BÂ A. M., DIÉDHIU A. G., PRIN Y., GALLIANA A., DUPONNOIS R., 2010 – Management of ectomycorrhizal symbionts associated to useful exotic tree species to improve reforestation performances in tropical Africa. *Annals of Forest Sciences*, 67 : 301-310.
- BÂ A. M., GARBAYE J., DEXHEIMER J., 1991 – Influence of fungal propagules during the early stage of the time sequence of ectomycorrhizal colonization on *Afzelia africana* Sm. seedlings. *Canadian Journal of Botany*, 66 : 2442-2447.
- BÂ A. M., GARBAYE J., DEXHEIMER J., 1994 b – The influence of culture conditions on mycorrhiza formation between the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus* sp. and *Afzelia africana* seedlings. *Mycorrhiza*, 4 : 121-129.
- BÂ A. M., GARBAYE J., MARTIN F., DEXHEIMER J., 1994 c – Root soluble carbohydrate of *Afzelia africana* Sm. seedlings and modifications of mycorrhizal establishment in response to the cotyledon excision. *Mycorrhiza*, 4 : 269-275.
- BÂ A. M., GUISSOU T., 1996 – Rock phosphate and mycorrhizas effects on growth and nutrient uptake of *Faidherbia albida* (Del.) in an alkaline sandy soil. *Agroforestry Systems*, 34 : 129-137.
- BÂ A. M., SANON K. B., DUPONNOIS R., DEXHEIMER J., 1999 – Growth responses of *Afzelia africana* Sm. seedlings to ectomycorrhizal inoculation in nutrient-deficient soil. *Mycorrhiza*, 9 : 91-95.
- BÂ A. M., SANON K. B., DUPONNOIS R., 2002 – Influence of ectomycorrhizal inoculation on *Afzelia quanzensis* Welw. seedlings in a nutrient-deficient soil. *Forest Ecology and Management*, 161 : 215-219.
- BÂ A. M., SOUGOUFARA B., THOEN D., 1987 – « The triple symbiosis of *Casuarina equisetifolia* in Senegal ». In Sylvia D. M., Hung L. L., Graham J. H. (eds.) : *Mycorrhizae in the next decade*, USA, Gainesville, Univ. of Florida : 121.
- BÂ A. M., THOEN D., 1990 – First syntheses of ectomycorrhizas between *Afzelia africana* Sm. (Caesalpinioideae) and native fungi from West Africa. *New Phytologist*, 103 : 441-448.
- BABANA A. H., ANTOUN H., 2005 – Biological system for improving the availability of Tilemsi phosphate rock for wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivated in Mali. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 72 : 147-157.
- BACKÉUS I., PETERSSON B., STRÖMQUIST L., RUFFO C., 2006 – Tree communities and structural dynamics in Miombo (*Brachystegia-Julbermadia*) woodland, Tanzania. *Forest Ecology and Management*, 230 : 179-185.
- BAGYARAJ D. J., MENGE J. A., 1978 – Interaction between a VA mycorrhiza and *Azotobacter* and their effects on the rhizosphere microflora and plant growth. *New Phytologist*, 80 : 567-573.
- BAKSHI B. K., 1966 – Mycorrhiza in eucalyptus in India. *Indian Forester*, 92 : 19-20.
- BANDOU E., LEBAILLY F., MULLER F., DULORMNE M., TORIBIO A., CHABROL J., COURTECUISSIE R., PLENCHETTE C., PRIN Y., DUPONNOIS R., THIAO M., SYLLA S., DREYFUS B., BÂ A. M., 2006 – The ectomycorrhizal fungus *Scleroderma bermudense* alleviates salt stress in seagrape (*Coccoloba uvifera* L.) seedlings. *Mycorrhiza*, 16 : 559-565.
- BAREA J. M., ANDRADE G., BIANCIOTTO V., DOWLING D., LOHRKE S., BONFANTE P., O'GARA F., AZCÓN-AGUILAR C., 1998 – Impact on arbuscular mycorrhiza formation of *Pseudomonas* strains used as inoculants for biocontrol of soil-borne fungal plant pathogens. *Applied and Environmental Microbiology*, 64 : 2304-2307.
- BEDDIARD D., 1987 – *Les possibilités d'association symbiotique de l'aune glutineux dans divers sols de l'est de la France*. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Nancy-1, 156 p.
- BEELI M., 1935 – Genres *Aminata* et *Volvaria*. *Flore Iconographique des Champignons du Congo*, 1 (17) : 5-45.
- BÉGUIRISTAIN T., LAPEYRIE F., 1997 – Host plant stimulates hypaphorine accumulation in *Pisolithus tinctorius* hyphae during ectomycorrhizal infection while excreted fungal hypaphorine controls root hair development. *New Phytologist*, 136 : 525-532.
- BENDING G. D., POOLE E. J., WHIPPS J. M., READ D. J., 2002 – Characterisation of bacteria from *Pinus sylvestris-Suillus luteus* mycorrhizas and their effects on root-fungus interactions and plant growth. *FEMS Microbiology and Ecology*, 39 : 219-227.

- BENDING G. D., READ D. J., 1997 – Lignin and soluble phenolic degradation by ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, 101 : 1348-1354.
- BÉREAU M., GAZEL M., GARBAYE J., 1997 – Les symbioses mycorrhiziennes des arbres de la forêt tropicale humide de Guyane française. *Canadian Journal of Botany*, 75 : 711-716.
- BERHAULT J., 1967 – *Flore du Sénégal*. Dakar, Édition Clairafrique, 485 p.
- BERTAUX J., SCHMID M., CHEMIDLIN PRÉVOST-BOURRE N., CHURIN J. L., HARTMANN A., GARBAYE J., FREY-KLETT P., 2003 – *In situ* identification of intracellular bacteria related to *Paenibacillus* spp. in the mycelium of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N. *Applied and Environmental Microbiology*, 69 : 4243-4248.
- BERTAUX J., SCHMID M., HUTZLER P., HARTMANN A., GARBAYE J., FREY-KLETT P., 2005 – Occurrence and distribution of endobacteria in the plant-associated mycelium of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N. *Environmental Microbiology*, 7 : 1786-1795.
- BIANCIOFFO V., BANDI C., MINERDI D., SIRONI M., TICHY H. V., BONFANTE P., 1996 – An obligately endosymbiotic mycorrhizal fungus itself harbors obligately intracellular bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 62, 3005-3010.
- BIANCIOFFO V., LUMINI E., BONFANTE P., VANDAMME P., 2003 – *Candidatus, Glomeribacter gigasporarum* gen. nov., sp. nov., an endosymbiont of arbuscular mycorrhizal fungi. *International Journal of Systematic and Evolution in Microbiology*: 53, 121-124.
- BLAKE S., FAY J. M., 1997 – Seed production by *Gilbertiodendron dewevrei* in the Nouabalé-Ndoki National Park, Congo, and its implications for large mammals. *Journal of Tropical Ecology*, 14 : 885-891.
- BLAUDEZ, D., BOTTON B., CHALOT M., 2000 – Cadmium uptake and subcellular compartmentation in the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *Microbiology*, 146 : 1109-1117.
- BONFANTE-FASOLO P., SCANNERINI S., 1977 – A cytological study of the vesicular-arbuscular mycorrhiza in *Ornithogalum umbellatum* L. *Allionia*, 22: 5-21.
- BOOTH M. G., 2004 – Mycorrhizal networks mediate overstorey-understorey competition in a temperate forest. *Ecology Letters*, 7 : 538-546.
- BOUDARGA K., LAPEYRIE F., DEXHEIMER J., 1990 – A technique for dual vesicular-arbuscular endomycorrhizal/ectomycorrhizal infection of *Eucalyptus* *in vitro*. *New Phytologist*, 114 : 73-76.
- BOUCIM H., PLASSARD C., 2003 – Juvenile nitrogen uptake capacities and root architecture of two open-pollinated families of *Picea abies*. Effect of nitrogen source and ectomycorrhizal symbiosis. *Journal of Plant Physiology*, 160 : 1211-1218.
- BOWEN G. D., 1973 – « Mineral nutrition of ectomycorrhizae ». In Marks G. C., Kozłowski T. T. (eds.) : *Ectomycorrhizae, their ecology and physiology*, New York and London, Academic Press : 151-205.
- BOWEN G. D., BEVEGE D. I., MOSSE B., 1975 – « Phosphate physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizas ». In Sanders F. E., Mosse B., Tinker P. B. (eds.) : *Endomycorrhizas*, London, Academic Press : 241-260.
- BRADLEY R., BURT A. J., READ D. J., 1981 – Mycorrhizal infection and resistance to heavy metal toxicity in *Calluna vulgaris*. *Nature*, 292 : 335-337.
- BREARLEY F. Q., SCHOLES J. D., SEE L. S., 2005 – Nitrogen nutrition and isotopic discrimination in tropical ectomycorrhizal fungi. *Research in Microbiology*, 156 : 184-190.
- BROWNLEE C., DUDDRIDGE J. A., MALIBARI A., READ D. J., 1983 – The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter-plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant and Soil*, 71 : 433-443.
- BRUNCK F., COLONNA J.-P., DOMMERGUES Y. R., DUCOUSSO M., GALIANA A., PRIN Y., ROEDERER Y., SOUGOUFARA B., 1990 – La maîtrise de l'inoculation des arbres avec leurs symbioses racinaires. Synthèse d'une sélection d'essais au champ en zone tropicale. *Bois et Forêts des Tropiques*, 223 : 24-42.

- BRUNDRETT M. C., 2002 – Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154 : 275-304.
- BRUNDRETT M. C., 2009 – Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 320 : 37-77.
- BRUNDRETT M. C., ASHWATH, N., JASPER D. A., 1996 a – Mycorrhizas in the Kakadu region of tropical Australia. II. Propagules of mycorrhizal fungi in disturbed habitats. *Plant and Soil*, 184 : 173-184.
- BRUNDRETT M. C., BOUGHER N., DELL B., GROVE T., MALAJCZUK, N., 1996 b – *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. Monograph, Ed. ACIAR, 374 p.
- BRUNS T. D., BIDARTONDO M. I., TAYLOR D. L., 2002 – Host specificity in ectomycorrhizal communities: what do the exceptions tell us? *Integrative and Comparative Biology*, 42 : 352-359.
- BRUNS T. D., SZARO T. M., GARDES M., CULLINGS K. W., PAN J. J., TAYLOR D. L., HORTON T. R., KRETZER A., GARBELOTTO M., LI Y., 1998 – A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis. *Molecular Ecology*, 7 : 257-272.
- BUDI S. W., VAN TUINEN D., MARTINOTTI G., GIANINAZZI S., 1999 – Isolation from the *Sorghum bicolor* mycorrhizosphere of a bacterium compatible with arbuscular mycorrhiza development and antagonistic towards soilborne fungal-pathogens. *Applied and Environmental Microbiology*, 65 : 5148- 5150.
- BUÉE M., REICH M., MURAT C., MORIN E., NILSSON R. H., UROZ S., MARTIN F., 2009 – 454 pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytologist*, 184 : 449-456.
- BUÉE M., VAIRELLES D., GARBAYE J., 2005 – Year-round monitoring of diversity and potential metabolic activity of the ectomycorrhizal community (*Fagus sylvatica*) in a beech forest subjected to two thinning regimes. *Mycorrhiza*, 15 : 235-245.
- BURGESS T., DELL B., MALAJCZUK N., 1994 – Variation in mycorrhizal development and growth stimulation by 20 *Pisolithus* isolates inoculated onto *Eucalyptus grandis*. *New Phytologist*, 127 : 731-739.
- BURGESS T., MALAJCZUK N., DELL B., 1995 – Variation in *Pisolithus* based on basidiome and basidiospore morphology, culture characteristics and analysis of polypeptides using ID-SDS-PAGE. *Mycological Research*, 99 : 1-13.
- BUSCOT F., WIPP D., DI BATTISTA C., MUNCH J. C., BOTTON B., MARTIN F., 1994 – DNA polymorphism in morels: PCR/RFLP analysis of the ribosomal DNA spacers and microsatellite primed PCR. *Mycological Research*, 100 : 63-71.
- BUYCK B., 1993 – *Russula* I (Russulaceae). *Flore illustrée des Champignons d'Afrique centrale*, 15, 335-408.
- BUYCK B., 1994 – *Ubwoba: les champignons comestibles de l'ouest du Burundi*. Bruxelles, Agcd, Publication agricole n° 34, 123 p.
- BUYCK B., THOEN D., WALTING R., 1996 – Ectomycorrhizal fungi of the Guinea-Congo region. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 104 : 313-333.
- CAIRNEY J. W. G., 1999 – Intraspecific physiological variation: implications for understanding functional diversity in ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 9 : 125-135.
- CALVARUSO C., TURPAULT M. P., LECLERC E., FREY-KLETT P., 2007 – Impact of ectomycorrhizosphere on the functional diversity of soil bacterial and fungal communities from a forest stand in relation to nutrient mobilization processes. *Microbial Ecology*, 54 : 567-577.
- CARAVACA F., BAREA J. M., PALENZUELA FIGUEROA D., ALGUACIL M. M., ROLDAN A., 2002 – Establishment of shrub species in a degraded semi-arid site after inoculation with native or allocthonous arbuscular mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology*, 22 : 103-111.
- CASTELLANO M. A., BOUGHER N. L., 1994 – Consideration of the taxonomy and biodiversity of Australian ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 159 : 37-46.

- CHALERMPONGSE A., 1987 – « Mycorrhizal survey of dry deciduous and semi-evergreen dipterocarp forest ecosystems in Thailand ». In Kostermans A. C. J. H. (ed.) : *Proceedings of the Third Round Table Conference on Dipterocarps*, East Kalimantan, Mulawarman University : 81-103.
- CHAMBERS S. M., SHARPLES J. M., CAIRNEY J. W. G., 1998 – Towards a molecular identification of the *Pisonia* mycobiont. *Mycorrhiza*, 7 : 319-321.
- CHANG S. T., MILES P. G., 1989 – *Edible mushrooms and their cultivation*. USA, Florida, Boca Raton, Ed. Crc Press, 345 p.
- CHEN D. M., BASTIAS B. A., TAYLOR A. F. S., CAIRNEY J. W. G., 2007 – Identification of laccase-like genes in ectomycorrhizal basidiomycetes and transcriptional regulation by nitrogen in *Piloderma byssinum*. *New Phytologist*, 157 : 547-554.
- CHEN Y. L., BRUNDRETT M. C., DELL B., 2000 a – Effects of ectomycorrhizas and vesicular-arbuscular mycorrhizas, alone or in competition, on root colonization and growth of *Eucalyptus globulus* and *E. urophylla*. *New Phytologist*, 146 : 545-556.
- CHEN Y. L., GONG M. Q., XU D. P., ZHONG C. L., WANG F. Z., CHEN Y., 2000 b – Screening and inoculant efficacy of Australian ectomycorrhizal fungi on *Eucalyptus urophylla* in field. *Forest Research*, 13 : 569-576.
- CHEN Y. L., KANG L. H., DELL B., 2006 a – Inoculation of *Eucalyptus urophylla* with spores of *Scleroderma* in a nursery in south China: Comparison of field soil and potting mix. *Forest Ecology and Management*, 222 : 439-449.
- CHEN Y. L., KANG L. H., MALAJCZUK N., DELL B., 2006 b – Selecting ectomycorrhizal fungi for inoculating plantations in south China: effect of *Scleroderma* on colonization and growth of exotic *Eucalyptus globules*, *E. urophylla*, *Pinus elliottii* and *P. radiata*. *Mycorrhiza*, 16 : 251-259.
- CHEVALIER A., 1947 – Causes qui ont permis l'établissement et le maintien sans soin d'une biocénose d'arbres exotiques au jardin botanique de Dalaba. Paris, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 224 : 1315-1318.
- CHILVERS G. A., 1973 – Host range of some eucalypt mycorrhizal fungi. *Australian Journal of Botany*, 21 : 103-111.
- CHILVERS G. A., DOUGLASS P. A., LAPEYRIE F. F., 1986 – A paper-sandwich technique for rapid synthesis of ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 103 : 397-402.
- CHILVERS G. A., LAPEYRIE F. F., HORAN D. P., 1987 – Ectomycorrhizal vs endomycorrhizal fungi within the same root system. *New Phytologist*, 107 : 441-448.
- CHU-CHOU M., 1979 – Mycorrhizal fungi of *Pinus radiata* in New Zealand. *Soil Biology and Biochemistry*, 11 : 557-562.
- CHU-CHOU M., GRACE L. J., 1981 – Mycorrhizal fungi of *Pseudotsuga menziesii* in the North Island of New Zealand. *Soil Biology and Biochemistry*, 13 : 247-249.
- CHU-CHOU M., GRACE L. J., 1982 – Mycorrhizal fungi of *Eucalyptus* in the North Island of New Zealand. *Soil Biology and Biochemistry*, 14 : 133-137.
- CHU-CHOU M., GRACE L. J., 1983 – Hypogeous fungi associated with some forest trees in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 21 : 183-190.
- COLEY-SMITH J. R., 1985 – Methods for the production and use of *Sclerotium cepivorum* in field germination studies. *Plant Pathology*, 39 : 58-69.
- COLONNA J. P., THOEN D., DUCOUSSO M., BAJI S., 1991 – Comparative effects of *Glomus mosseae* and P fertilizer on foliar mineral composition of *Acacia senegal* seedlings inoculated with *Rhizobium*. *Mycorrhiza*, 1 : 35-38.
- COLPAERT J. V., VAN LAERE A., 1996 – A comparison of the extracellular enzyme activities of two ectomycorrhizal and a leaf-saprotrophic basidiomycete colonizing beech leaf litter. *New Phytologist*, 133 : 133-141.
- CONN C., DIGHTON J., 2000 – Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 32 : 489-496.
- CONNELL J. H., LOWMAN M., 1989 – Low-diversity tropical rainforests: some possible mechanisms for their existence. *American Naturalist*, 134 : 88-119.

- CORBY H. D. L., 1974 – Systematic implications of nodulation among Rhodesian Legumes. *Kirkia*, 9 : 301-329.
- CORDELL C. E., 1997 – Mycorrhizal fungi: beneficial tools for mineland reclamation and Christmas trees. Ed. U.S. Forest Service, *Gen. Tech. Rep.* PNW, 389 : 91-92.
- CORNER E. J. H., HEINEMANN P., 1967 – Clavaires et *Thelephora*. *Flore iconographique des champignons du Congo* : 309-322, pl. 50-51.
- CORNET F., DIEM H. G., 1982 – Étude comparative de l'efficacité des souches de *Rhizobium* d'*Acacia* isolées de sols du Sénégal et effet de la double symbiose *Rhizobium-Glomus mosseae* sur la croissance de *Acacia holosericea* et *A. raddiana*. *Bois et Forêts des Tropiques*, 198 : 3-15.
- COSSALTER C., 1986 – « Introducing Australian Acacias in dry, tropical Africa ». In Turnbull J. W. (ed.) : *Australian acacias in developing countries*. Proceedings of an International workshop at the Forestry Training Center, Gympie Australia, ACIAR, Canberra : 118-122.
- COURTECUISE R., 1991 – Protocole pour la récolte, la description et la conservation des champignons agaricoïdes. *Bulletin de la Société de Mycologie Nord*, 48 : 3-15.
- COURTY P. E., PRITSCH, K., SCHLOTTER M., HARTMANN A., GARBAYE J., 2005 – Activity profiling of ectomycorrhiza communities in two forest soils using multiple enzymatic tests. *New Phytologist*, 174 : 240-243.
- CROMER D. A. N., 1935 – The significance of the mycorrhiza of *Pinus radiata*. *Bulletin Forest Bureau Australia*, 16 : 1-19.
- DAHLBERG A., 2001 – Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytologist*, 150 : 555-562.
- DAVET P., 1996 – *Vie microbienne du sol et production végétale*. Paris, Inra, 383 p.
- DAVIS R. M., FUCIK J. E., 1986 – Effect of girdling sour orange (*Citrus aurantium*) seedlings on mycorrhizal development. *HortScience*, 21 : 302-304.
- DAYANANDAN S., ASHTON P. S., WILLIAMS S. M., PRIMACK R. B., 1999 – Phylogeny of the tropical tree family Dipterocarpaceae based on nucleotide sequences of the chloroplast *rbcl* gene. *American Journal of Botany*, 86 : 1182-1190.
- DE ALWIS D. P., ABEYNAYAKE K., 1980 – « A survey of mycorrhizae in some forest trees of Sri Lanka ». In Mikola P. (ed.) : *Tropical Mycorrhiza Research*, Oxford, Clarendon Press : 146-153.
- DE FARIA S. M., LEWIS G. P., SPRENT J. I., SUTHERLAND J. M., 1989 – Occurrence of nodulation in the Leguminosae. *New Phytologist*, 111 : 607-619.
- DE GRANDCOURT A., EPRON D., MONTPIED P., LOUISANNA E., BÉREAU M., GARBAYE J., GUEHL J. M., 2004 – Contrasting responses to mycorrhizal inoculation and phosphorus availability in seedlings of two tropical rainforest tree species. *New Phytologist*, 161 : 865-875.
- DE KESEL A., YOROU S. N., SINSIN B., CODJIA J. T. C., 2001 – Étude de la productivité des champignons comestibles de la forêt classée de Wari-Marou (Bénin). La biodiversité botanique et l'expertise belge, 19-20 octobre, National Botanic Garden of Belgium, Meise.
- DE LA CRUZ R. E., YANTASATH K., 1993 – « Symbiotic associations ». In Kamis A., Taylor D. (eds.) : *Acacia mangium, growing and utilization*, Winrock International and The Food and Agriculture Organization of the United Nations, Bangkok, Thailand : 101-111.
- DE MENDONÇA BELLEI M., GARBAYE J., GIL M., 1992 – Mycorrhizal succession in Young *Eucalyptus viminalis* plantations in Santa Catarina (southern Brasil). *Forest Ecology and Management*, 54 : 205-213.
- DE OLIVEIRA V. L., 1988 – *Interactions entre les micro-organismes du sol et l'établissement de la symbiose ectomycorrhizienne chez le hêtre (Fagus sylvatica L.) avec Hebeloma crustuliniforme (Bull. ex Saint-Amans) Qué. et Paxillus involutus (Batsch ex Fr.)*. Thèse doct., Univ. Nancy-I, France.
- DE OLIVEIRA V. L., SCHMIDT V. D. B., BELLEI M. M., 1997 – Patterns of arbuscular and ecto-mycorrhizal colonization of *Eucalyptus dunnii* in southern Brazil. *Annals of Forest Sciences*, 54 : 473-481.

- DEACON J. W., FLEMING L. V., 1992 – « Interactions of ectomycorrhizal fungi ». In Allen M. F. (ed.) : *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*, New York, Chapman and Hall : 249-300.
- DEACON J. W., DONALDSON S. J., LAST F. T., 1983 – Sequences and interactions of mycorrhizal fungi on birch. *Plant and Soil*, 71 : 257-262.
- DEBAUD J. C., GAY G., 1987 – *In vitro* fruiting under controlled conditions of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* associated with *Pinus pinaster*. *New Phytologist*, 105 : 429-435.
- DE KESEL A., CODJIA J. T. C., YOROU S.N., 2002 – *Guide des champignons comestibles du Bénin*. Cotonou, République du Bénin, Jardin botanique national de Belgique et Centre international d'écodéveloppement intégré, CECODI, Impr. Coco-Multimedia, 275 p.
- DELL B., MALAJCZUK N., 1997 – Inoculation of eucalypts with Australian ectomycorrhizal fungi to increase productivity of plantations in Asia. *Revue Forestière Française*, 49 : 174-184.
- DELL B., MALAJCZUK N., BOUGHER N. L., THOMSON G., 1994 – Development and function of *Pisolithus* and *Scleroderma* ectomycorrhizas formed *in vitro* with *Allocasuarina*, *Casuarina* and *Eucalyptus*. *Mycorrhiza*, 5 : 129-138.
- DELL B., MALAJCZUK N., DUNSTAN W. A., 2002 – Persistence of some Australian *Pisolithus* species introduced into eucalypt plantations in China. *Forest Ecology and Management*, 169 : 271-281.
- DELWAULLE J.-C., 1978 – Plantations forestières en Afrique tropicale sèche. Techniques et espèces à utiliser : la pépinière. *Bois et Forêts des Tropiques*, 182 : 3-17.
- DELWAULLE J.-C., DIANGANA D., GARBAYE J., 1987 – Augmentation de la production du Pin des Caraïbes dans la région côtière du Congo par l'introduction du champignon ectomycorhizien *Pisolithus tinctorius*. *Revue Forestière Française*, 39 (5) : 409-417.
- DELWAULLE J.-C., GARBAYE J., OKOMBI G., 1982 – Stimulation de la croissance initiale de *Pinus caribaea* Morelet dans une plantation du Congo par le contrôle de la mycorrhization. *Bois et Forêts des Tropiques*, 196 : 25-32.
- DEN BAKKER H. C., ZUCCARELLO G. C., KUYPER T. W., NOORDELOOS M. E., 2004 – Evolution and host specificity in the ectomycorrhizal genus *Leccinum*. *New Phytologist*, 163 : 201-215.
- DIÉDHIYOU A. G., 2001 – *Compétitivité et efficacité du champignon ectomycorhizien Thelephora sp. ORSXM002 associé à Afzelia africana Sm. dans des sols forestiers du Sénégal*. DEA de biologie végétale, Ucad, 57 p.
- DIÉDHIYOU A. G., 2005 – *Champignons ectomycorhiziens des forêts tropicales d'Afrique de l'Ouest : étude de la compétitivité et analyse de la diversité génétique*. Thèse, École nationale supérieure agronomique (Ensa) de Montpellier, 186 p.
- DIÉDHIYOU A. G., DUPOUEY J. L., BUÉE M., DAMBRINE E., LAÛT L., GARBAYE J., 2010 a – The functional structure of ectomycorrhizal communities in an oak forest in central France witnesses ancient Gallo-Roman farming practices. *Soil Biology and Biochemistry*, 42 : 860-862.
- DIÉDHIYOU A. G., GUÈYE O., DIABATÉ, M., PRIN Y., DUPONNOIS R., DREYFUS B., BÂ A. M., 2005 – Contrasting responses to ectomycorrhizal inoculation in seedlings of six tropical African tree species. *Mycorrhiza*, 16 : 11-17.
- DIÉDHIYOU A. G., SELOSSE M.-A., GALIANA A., DIABATÉ M., DREYFUS B., BÂ A. M., DE FARIA S. M., BÉNA G., 2010 b – Multi-host ectomycorrhizal fungi are predominant in a Guinean tropical rainforest and shared between canopy trees and seedlings. *Environmental Microbiology*, 2 (8) : 2219-2232.
- DIÉDHIYOU A. G., VERPILOT F., GUÈYE O., DREYFUS B., DUPONNOIS R., BÂ A. M., 2004 – Do concentrations of glucose and fungal inoculum influence the competitiveness of two early-stage ectomycorrhizal fungi in *Afzelia africana* seedlings? *Forest Ecology and Management*, 203 : 187-194.
- DIEM H. G., DOMMERGUES Y., 1983 – The isolation of *Frankia* from nodules of *Casuarina*. *Canadian Journal of Botany*, 61 : 2822-2825.
- DIEM H. G., GAUTHIER D., 1982 – Effet de l'infection endomycorhizienne (*Glomus mosseae*) sur la nodulation et la croissance de *Casuarina equisetifolia*. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 294 : 215-218.

- DIGHTON J., COLEMAN D. C., 1992 – Phosphorus relations of roots and mycorrhizas of *Rhododendron maximum* L. in the southern Appalachians, NC. *Mycorrhiza*, 1 : 175-184.
- DIGHTON J., MASON P. A., 1985 – « Mycorrhizal dynamics during forest tree development ». In Moore D., Casselton L. A., Wood D. A., Frankland J. C. (eds.) : *Developmental biology of higher fungi*, London, Cambridge University Press : 117-139.
- DIGHTON J., MASON P. A., POSKITT J. M., 1990 – Field use of <sup>32</sup>P to measure phosphate uptake by birch mycorrhizas. *New Phytologist*, 116 : 635-661.
- DIGHTON J., POSKITT J. M., BROWN T. K., 1993 – Phosphate influx into ectomycorrhizal and saprotrophic fungal hyphae in relation to phosphate supply; a potential method for selection of efficient mycorrhizal species. *Mycological Research*, 97 : 355-358.
- DISSING H., LANGE M., 1963 – Gasteromycetales I. *Flore iconographique des champignons du Congo* : 215-232.
- DISSING H., LANGE M., 1964 – Gasteromycetales II. *Flore iconographique des champignons du Congo* : 233-252.
- DITENGOU F. A., LAPEYRIE F., 2000 – Hypaphorine from the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* counteracts activities of indole-3-acetic acid and ethylene but not symbiotic auxins in eucalypt seedlings. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 13 : 151-158.
- DITENGOU F. A., BÉGUIRISTAIN T., LAPEYRIE F., 2000 – Root hair elongation is inhibited by hypaphorine, the indole alkaloid from the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius*, and restored by indole-3-acetic acid. *Planta*, 211 : 722-728.
- DOMINIK T., 1969 – Key to ectotrophic mycorrhizae. *Folia Forestalia Polonica*, 15 (serie A) : 309-320.
- DOMMERMUES R., DIEM H. G., DIVIES C., 1979 – Microbiological process for controlling the productivity of cultivated plants. *US Pat* N° 4.155.737, May 22.
- DOMMERMUES Y. R., DUHOUX E., DIEM H. G., 1999 – *Les arbres fixateurs d'azote : caractéristiques fondamentales et rôle dans l'aménagement des écosystèmes méditerranéens et tropicaux*. Montpellier, Rome, Cirad/Espaces 34/FAO/IRD, 499 p.
- DOS SANTOS V. L., MUCHOVEG, R. M., BORGES A. C., NEVES J. C. L., KASUYA M. C. M., 2002 – Vesicular-arbuscular/ectomycorrhiza succession in seedlings of *Eucalyptus* spp. *Brazilian Journal of Microbiology*, 32 : 81-86.
- DOUMBIA F., 1966 – Étude des forêts de Basse-Casamance au sud de Ziguinchor. *Annales de la Faculté des Sciences de Dakar*, 19 : 61-100.
- DUCOUSSO M., 1991 – *Importance des symbioses racinaires pour l'utilisation des acacias en Afrique de l'Ouest*. Thèse, Univ. Lyon-I, Nogent-sur-Marne, Dakar, Cirad/Isra, 205 p.
- DUCOUSSO M., BÂ A. M., THOEN D., 2003 – Les champignons ectomycorhiziens des forêts naturelles et des plantations d'Afrique de l'Ouest : une source de champignons comestibles. *Bois et Forêts des Tropiques*, 275 : 51-64.
- DUCOUSSO M., BÉNA G., BOURGEOIS C., BUYCK B., EYSSARTIER G., VINCELETTE M., RABÉVOHITRA R., RANDRIHASIPARA L., DREYFUS B., PRIN Y., 2004 a – The last common ancestor of Sarcolaenaceae and Asian dipterocarp trees was ectomycorrhizal before the India-Madagascar separation, about 88 million years. *Molecular Ecology*, 13 : 231-236.
- DUCOUSSO M., GALIANA A., CHAIX G., PRIN Y., 2004 b – Relative infectivity of two *Pisolithus* spp. strains inoculated to the nitrogen-fixing legume tree *Acacia crassiparpa* A. Cunn. ex Benth. in a field experiment in Madagascar. *European Journal of Soil Biology*, 40 : 105-111.
- DUCOUSSO M., RAMANANKIERANA H., DUPONNOIS R., RABÉVOHITRA R., RANDRIHASIPARA VINCELETTE M., DREYFUS B., PRIN Y., 2008 – Mycorrhizal status of native trees and shrubs from eastern Madagascar littoral forests with special emphasis on one new ectomycorrhizal endemic family, the Asteropeiaceae. *New Phytologist*, 178 : 233-238.
- DUDDRIDGE J. A., MALIBARI A., READ D. J., 1980 – Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature*, 287 : 834-836.

- DUHOUE E., RINAUDO G., DIEM H. G., AUGUY F., FERNANDEZ D., BOGUSZ D., FRANCHE C., DOMMERGUES Y. R., 2001 – Angiosperm *Gymnostoma* trees produce root nodules colonised by arbuscular mycorrhizal fungi related to *Glomus*. *New Phytologist*, 149 : 115-125.
- DUHOUE E., NICOLE M., 2004 – *Atlas de biologie végétale, associations et interactions chez les plantes*. Paris, Dunod-IRD, 176 p.
- DUNSTAN W. A., MALAJCZUK N., DELL B., 1998 – Effects of bacteria on mycorrhizal development and growth of container grown *Eucalyptus diversicolor* F. Muell. seedlings. *Plant and Soil*, 201 : 241-249.
- DUPLESSIS S., TAGU D., MARTIN F., 2002 – « Living together underground: a molecular glimpse of the ectomycorrhizal symbiosis ». In Osiewacz H. (ed.) : *Molecular biology of fungal development*, New York, Dekker, Dekker, Mycology series : 297-323.
- DUPONNOIS R., 1992 – Les bactéries auxiliaires de la mycorrhization du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) par *Laccaria laccata* souche S238. Thèse doct., Univ. Nancy-I, 240 p.
- DUPONNOIS R., ASSIGBETSE K., RAMANANKIERANA H., KISA M., THIOULOUSE J., LEPAGE M., 2006 – Litter-forager termite mounds enhance the ectomycorrhizal symbiosis between *Acacia holosericea* A. Cunn. ex G. Don and *Scleroderma dictyosporum* isolates. *FEMS Microbiology Ecology*, 56 : 292-303.
- DUPONNOIS R., BÂ A. M., 1999 – Growth stimulation of *Acacia mangium* Willd. by *Pisolithus* sp. in some Senegalese soils. *Forest Ecology and Management*, 119 : 209-215.
- DUPONNOIS R., DIÉDHIU S., CHOTTE J. L., SY M. O., 2003 – Relative importance of the endomycorrhizal and/or ectomycorrhizal associations in *Allocauarina* and *Casuarina* genera. *Canadian Journal of Microbiology*, 49 : 281-288.
- DUPONNOIS R., FOUNOUNE H., BÂ A. M., DUCOUSO M., 1998 – « Ectomycorrhizal symbiosis of an introduced tree species *Acacia holosericea* in Senegal: effect on the plant growth and against the root-knot nematodes ». In: *Strategies of microbial inoculation for a sustainable agriculture*, EOCD meeting, August 17-19.
- DUPONNOIS R., FOUNOUNE H., LESUEUR D., 2002 – Influence of the controlled dual ectomycorrhizal and rhizobal symbiosis on the growth of *Acacia mangium* provenances, the indigenous symbiotic microflora and the structure of plant parasitic nematode communities. *Geoderma*, 109 : 85-102.
- DUPONNOIS R., FOUNOUNE H., MASSE D., PONTANIER R., 2005 – Inoculation of *Acacia holosericea* with ectomycorrhizal fungi in a semi-arid site in Senegal: growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity after 2 years plantation. *Forest Ecology and Management*, 207 : 351-362.
- DUPONNOIS R., GARBAYE J., 1990 – Some mechanisms involved in growth stimulation of ectomycorrhizal fungi by bacteria. *Canadian Journal of Botany*, 68 : 2148-2152.
- DUPONNOIS R., GARBAYE J., 1991 a – Mycorrhization helper bacteria associated with the Douglas fir-*Laccaria laccata* symbiosis: effects in vitro and in glasshouse conditions. *Annales des Sciences Forestières*, 48 : 239-251.
- DUPONNOIS R., GARBAYE J., 1991 b – Techniques for controlled synthesis of the Douglas-fir-*Laccaria laccata* ectomycorrhizal symbiosis. *Annales des Sciences Forestières*, 48 : 641-650.
- DUPONNOIS R., GARBAYE J., BOUCHARD D., CHURIN J. L., 1993 – The fungus-specificity of mycorrhization helper bacteria (MHBs) used as an alternative to soil fumigation for ectomycorrhizal inoculation of bare-root Douglas-fir planting stocks with *Laccaria laccata*. *Plant and Soil*, 157 : 257-262.
- DUPONNOIS R., LESUEUR D., 2004 – Sporocarps of *Pisolithus albus* as an ecological niche for fluorescent pseudomonads involved in *Acacia mangium* Wild-*Pisolithus albus* ectomycorrhizal symbiosis. *Canadian Journal of Microbiology*, 50 : 691-696.
- DUPONNOIS R., PLENCHETTE C., 2003 – A mycorrhiza helper bacterium (MHB) enhances ectomycorrhizal and endomycorrhizal symbiosis of Australian *Acacia* species. *Mycorrhiza*, 13 : 85-91.

- DUPONNOIS R., PLENCHETTE C., PRIN Y., DUCOUSSO M., KISA M., BÂ A. M., GALIANA A., 2007 – Use of mycorrhizal inoculation to improve reafforestation process with Australian *Acacia* in Sahelian ecozones. *Ecological engineering*, 29 : 105-112.
- EGERTON-WARBURTON L., ALLEN M. F., 2001 – Endo- and ectomycorrhizas in *Quercus agrifolia* Nee. (Fagaceae): patterns of root colonization and effects on seedling growth. *Mycorrhiza*, 11 : 283-290.
- EKBLAD A., HUSS-DANELL K., 1995 – Nitrogen fixation by *Alnus incana* and nitrogen transfer from *A. incana* to *Pinus sylvestris* influenced by macronutrients and ectomycorrhiza. *New Phytologist*, 131 : 453-459.
- FAO, 2006 – Champignons comestibles sauvages : vue d'ensemble sur leurs utilisations et leur importance pour les populations. *Produits forestiers non ligneux*, n° 17, 157 p.
- FAO, 2009 – *Situation des forêts du monde*. Éditions FAO, 145 p.
- FASSI B., 1957 – Ectomycorhize chez le *Gnetum africanum* Welw. due à *Scleroderma* sp. *Bulletin de la Société Mycologique de France*, 73 : 280-285.
- FASSI B., 1960 – « The distribution of ectotrophic mycorrhizae in the litter and upper soil layer of *Gilbertiodendron dewevrei* (Caesalpinaceae) forest in the Congo ». In: *Mykorrhizae*, Internationales Mykorrhizas symposium, Ed. DEU : 297-302.
- FASSI B., FONTANA A., 1961 – Micorhize ectotrofica di *Julbernardia seretii*, Caesalpinaceae del Congo. *Allionia*, 7 : 131-157.
- FASSI B., FONTANA A., 1962 – Micorhize ectotrofica di *Brachystegia laurentii* e di alcune altre di Caesalpinaceae minori del Congo. *Allionia*, 8 : 121-131.
- FESTER T., MAIER W., STRACK D., 1999 – Accumulation of secondary compounds in barley and wheat roots in response to inoculation with an arbuscular mycorrhizal fungus and co-inoculation with rhizosphere bacteria. *Mycorrhiza*, 8 : 241-246.
- FINLAY R. D., EK H., ODHAM G., SÖDERSTRÖM B., 1988 – Mycelial uptake, translocation and assimilation of nitrogen from <sup>15</sup>N-labelled ammonium by *Pinus sylvestris* plants infected with four different ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 110 : 59-66.
- FINLAY R. D., FROSTEGARD A., SONNERFELDT A. M., 1992 – Utilization of organic and inorganic nitrogen sources by ectomycorrhizal fungi in pure culture and in symbiosis with *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. *New Phytologist*, 120 : 105-115.
- FINLAY R. D., READ D. J., 1986 – The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. I. Translocation of <sup>14</sup>C-labelled carbon between plants interconnected by a common mycelium. *New Phytologist*, 103 : 143-156.
- FITTER A. H., MOYERSON B., 1996 – Evolutionary trends in root-microbe symbioses. *Philosophical Transactions Royal Society of London*, B 351 : 1367-1375.
- FLEMING L. V., 1983 – Succession of mycorrhizal fungi on birch: infection of seedlings planted around mature trees. *Plant and Soil*, 71 : 263-267.
- FLEMING L. V., 1985 – Experimental study of sequences of ectomycorrhizal fungi on birch (*Betula* sp.) seedling root systems. *Soil Biology and Biochemistry*, 17 : 591-600.
- FLEMING L. V., DEACON J. W., LAST F. T., 1985 – « Ectomycorrhizal succession in a Scottish birch wood ». In Gianinazzi-Pearson V. (ed.) : *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*, Dijon, Inra : 259-264.
- FORTIN J. A., PICHÉ Y., LALONDE M., 1980 – Technique for the observation of early morphological changes during ectomycorrhiza formation. *Canadian Journal of Botany*, 58 : 361-365.
- FORTIN J. A., PLENCHETTE C., PICHÉ Y., 2008 – *Les mycorhizes, la nouvelle révolution verte*. Éditions Multimondes et Quae, 131 p.
- FOUNOUNE H., DUPONNOIS R., BÂ A. M., SALL S., BRANGET I., LORQUIN J., NEYRA M., CHOTTE J. L., 2002 a – Mycorrhiza Helper Bacteria stimulate ectomycorrhizal symbiosis of *Acacia holosericea* with *Pisolithus alba*. *New Phytologist*, 153 : 81-89.

- FOUNOUNE H., DUPONNOIS R., MEYER J. M., CHOTTE J. L., NEYRA M., 2002 b – Interactions between ectomycorrhizal symbiosis and fluorescent Pseudomonads on *Acacia holosericea*: isolation of Mycorrhization Helper Bacteria (MHB) from a Soudano-Sahelian soil. *FEMS Microbiology and Ecology*, 41 : 37-46.
- FOX F. M., 1986 – Ultrastructure and infectivity of sclerotium-like bodies of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma sacchariolum* on birch (*Betula* spp.). *Transactions of the British Mycological Society*, 87 : 359-369.
- FRAGA-BEDDIAR A., LE TACON F., 1990 – Interactions between VA mycorrhizal fungi and *Frankia* associated with alder (*Alnus glutinosa*). *Symbiosis*, 9 : 247-258.
- FRANCE R. C., REID C. P. P., 1983 – Interactions of nitrogen and carbon in the physiology of ectomycorrhizae. *Canadian Journal of Botany*, 61 : 964-984.
- FREY-KLETT P., CHAVATTE M., CLAUSSE M. L., COURRIER S., LE ROUX C., RAAIJMAKERS J., MARTINOTTI M. G., PIERRAT J. C., GARBAYE J., 2005 – Ectomycorrhizal symbiosis affects functional diversity of rhizosphere fluorescent pseudomonads. *New Phytologist*, 165 : 317-328.
- FREY-KLETT P., GARBAYE J., TARKKA M., 2007 – The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytologist*, 176 : 22-36.
- FRIES N., 1978 – Basidiospore germination in some mycorrhiza-forming Hymenomycetes. *Transactions of the British Mycological Society*, 70 : 319-324.
- FRIES N., 1983 – Spore germination, homing reaction and intersterility groups in *Laccaria laccata* (Agaricales). *Mycologia*, 75 : 221-227.
- FRIES N., SERCK-HANSEN K., HÄLL DIMBERG L., THEANDER O., 1987 – Abietic acid, an activator of basidiospore germination in ectomycorrhizal species of the genus *Suillus* (Boletaceae). *Experimental Mycology*, 11 : 360-363.
- GALLIANA A., N'GUESSAN KANGA A., GNAHOUA G. M., BALLE P., DUPUY B., DOMENACH A. M., MALLET B., 1996 – Fixation de l'azote chez *Acacia mangium* en plantation. *Bois et Forêts des Tropiques*, 249 : 51-62.
- GALLIANA A., TIBOK A., DUHOUX E., 1991 – *In vitro* propagation of the nitrogen-fixing tree-legume *Acacia mangium* Willd. *Plant and Soil*, 135 : 151-159.
- GAMALERO E., TROTTA A., MASSA N., COPETTA A., MARTINOTTI M. G., BERTA G., 2004 – Impact of two fluorescent pseudomonads and an arbuscular mycorrhizal fungus on tomato plant growth, root architecture and P acquisition. *Mycorrhiza*, 14 : 185-192.
- GARBAYE J., 1991 – « Utilisation des mycorhizes en sylviculture ». In : *Les mycorhizes des arbres et plantes cultivées. Technique et documentation*, Paris, Lavoisier : 197-250.
- GARBAYE J., 1994 – Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 128 : 197-210.
- GARBAYE J., BOWEN G. D., 1989 – Ectomycorrhizal infection of *Pinus radiata* by *Rhizopogon luteolus* is stimulated by microorganisms naturally present in the mantle of ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 112 : 383-388.
- GARBAYE J., DELWAULLE J. C., DIANGANA D., 1988 – Growth response of Eucalypts in the Congo to ectomycorrhizal inoculation. *Forest Ecology and Management*, 24 : 151-157.
- GARBAYE J., DUPONNOIS R., 1992 – Specificity and function of Mycorrhization Helper Bacteria (MHB) associated with the *Pseudotsuga menziesii*-*Laccaria laccata* symbiosis. *Symbiosis*, 14 : 335-344.
- GARBAYE J., GUEHL J. M., 1997 – Les rôles des ectomycorhizes dans l'utilisation de l'eau par les arbres forestiers. *Revue Forestière Française*, 49 : 110-120.
- GARBAYE J., MENEZ, J., WILHELM M. E., 1986 – Les mycorhizes des jeunes chênes dans les pépinières et les régénérations naturelles du nord-est de la France. *Acta Oecologia*, 7 : 87-96.
- GARBAYE J., WILHELM M. E., 1985 – Influence de la mycorrhization acquise en pépinière sur la mycorrhization de jeunes plantations de chêne. *Oecologia Plantarum*, 5 : 151-161.
- GARDES M., BRUNS T. D., 1993 – ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes. Application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2 : 113-118.

- GARDES M., BRUNS T. D., 1996 – « ITS-RFLP matching for identification of fungi ». In Clapp J. P. (ed.) : *Methods in Molecular Biology, Species Diagnostics Protocols: Pcr and Other Nucleic Acid Methods*, New Jersey, Totowa, Humana Press Inc., 50 : 177-186.
- GARDES M., WHITE T. J., FORTIN J. A., BRUNS T. D., TAYLOR J. W., 1991 – Identification of indigenous and introduced symbiotic in ectomycorrhizae by amplification of the nuclear and mitochondrial ribosomal DNA. *Canadian Journal of Botany*, 69 : 180-190.
- GE X. Z., BI G. C., 1989 – *Forest mycorrhiza and application*. Beijing, China Forestry : 1-305.
- GÉRAULT A., THOEN D., 1992 – Les champignons dans les pharmacopées traditionnelles de l'Afrique de l'Ouest. *Revue de Médecine et de Pharmacopée Africaine*, 1 : 45-53.
- GIFFARD P. L., 1974 – « L'arbre dans le paysage sénégalais ». In: *Sylviculture en Zone Tropicale Sèche*, Dakar, Éd. CTFT, 413 p.
- GIOLLANT M., GUILLOT J., DAMEZ M., DUSSEY M., DIDIER P., DIDIER E., 1993 – Characterization of a lectin from *Lactarius deterrimus*. Research on the possible involvement of the fungal lectin in recognition between mushroom and spruce during the early-stages of mycorrhizae formation. *Plant Physiology*, 101 : 413-522.
- GRAVES J. D., WATKINS N. K., FITTER A. H., ROBINSON D., SCRIMGEOUR C., 1997 – Intraspecific transfer of carbon between plants linked by a common mycorrhizal network. *Plant and Soil*, 192 : 153-159.
- GREEN J. J., NEWBERY D. M., 2001 – Light and seed size affect establishment of grove-forming ectomycorrhizal rain forest tree species. *New Phytologist*, 151 : 271-289.
- GRENVILLE D. J., PETERSON R. L., PICHÉ Y., 1985 a – The development, structure and histochemistry of sclerotia of ectomycorrhizal fungi. I. *Pisolithus tinctorius*. *Canadian Journal of Botany*, 63 : 1402-1411.
- GRENVILLE D. J., PETERSON R. L., PICHÉ Y., 1985 b – Sclerotia as viable sources of mycelia for an establishment of ectomycorrhizae. *Canadian Journal of Microbiology*, 31 : 1085-1088.
- GROSS N. D., TORTI S. D., FEENER D. H., COLEY P. D., 2000 – Monodominance in an African rain forest: is reduced herbivory important? *Biotropica*, 32 : 430-439.
- GUERIN-LAGUETTE A., 1998 – *Les lactaires à lait rouge : mycorhization contrôlée des pins et caractérisation moléculaire. Application à l'étude de la compétence écologique et de la compétitivité d'isolats de Lactarius deliciosus*. Thèse doct., École nationale supérieure d'agronomie, Montpellier, 116 p.
- GUILLOT J., 1997 – Les bases de la spécificité des champignons ectomycorhiziens vis-à-vis de leur hôte. *Revue Forestière Française*, XLIX : 57-66.
- GUINKO S., 1984 – *Végétation de la Haute Volta*. Tome I, thèse doct., Univ. Bordeaux-III, 394 p.
- H**ACSKAYLO E., 1953 – Pure culture synthesis of pine mycorrhizae in terralite. *Mycologia*, 45 : 971-975.
- HAGERMAN S. M., JONES M. D., BRADFIELD G. E., SAKAKIBARA S., 1999 – Ectomycorrhizal colonization of *Picea engelmannii* x *Picea glauca* seedlings planted across cut blocks of different sizes. *Canadian Journal of Forest Research*, 29 : 1856-1870.
- HARIOT P., PATOUILLARD N., 1909 – Collections recueillies au Congo français par M.-A. Chevalier. Les champignons de la région Chari-Tchad. Paris, *Bulletin du muséum d'histoire naturelle* : 84-91.
- HARKÖNEN M., SAARIMAKI T., MWASUMBI L., 1995 – Edible mushrooms of Tanzania. Ed. Stenroos S., *Karstenia*, 35 (suppl.) : 1-92.
- HART T. B., 1995 – Seed, seedling and sub-canopy survival in monodominant and mixed forests of the Ituru forest, Africa. *Journal of Tropical Ecology*, 11 : 443-459.
- HART T. B., HART J. A., MURPHY P. G., 1989 – Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *American Naturalist*, 133 : 613-633.
- HAUG, I., WEISS, M., HOMEIER J., OBERWINKLER F., KOTTKE I., 2004 – Russulaceae and Thelephoraceae form ectomycorrhizas with members of the Nyctaginaceae (Caryophyllales) in the tropical mountain rain forest of southern Ecuador. *New Phytologist*, 165 : 923-936.

- HE X. H., CRITCHLEY C., NG H., BLEDSOE C., 2004 – Reciprocal N (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>)-N<sup>15</sup> or (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>)-N<sup>15</sup> transfer between non N<sub>2</sub>-fixing *Eucalyptus maculata* and N<sub>2</sub>-fixing *Casuarina cunninghamiana* linked by the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus* sp. *New Phytologist*, 163 : 629-640.
- HEDH J., SAMSON P., ERLAND S., TUNLID A., 2008 – Multiple gene genealogies and species recognition in the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *Mycological Research*, 112 : 965-975.
- HEIM R., 1936 a – Aperçu sur les champignons toxiques et comestibles des colonies françaises. *Pathologie Exotique Vétérinaire et Comparée*, 3: 1-31.
- HEIM R., 1936 b – Observations sur la flore mycologique malgache. III. Trois bolets gigantesques d'Afrique et de Madagascar. *Revue de Mycologie*, 1 : 1-18.
- HEIM R., 1940 – Une amanite mortelle de l'Afrique tropicale. *Revue de Mycologie*, 5 : 22-28.
- HEIM R., 1955 – Les Lactaires d'Afrique inter-tropicale (Congo belge et Afrique noire française). *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat Bruxelles*, 25 : 1-91.
- HEIM R., 1970 – Particularités remarquables des Russules tropicales Pelliculariae lilliputiennes : Les complexes *annulata* et *radicans*. *Bulletin de la Société Mycologique de France*, 86 : 59-77.
- HEINEMANN P., 1954 – Boletineae. *Flore iconographique des champignons du Congo*, 3 : 50-80, pl. 9-12.
- HEINEMANN P., 1959 – Cantharellineae. *Flore iconographique des champignons du Congo*, 8 : 153- 165, pl. 26-28.
- HEINEMANN P., 1966 – Hygrophoraceae, *Laccaria* et Boletineae II (compléments). *Flore iconographique des champignons du Congo*, 15 : 279-308, pl. 47-49.
- HENKEL T. W., 2003 – Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (Caesalpi- niaceae) from Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 19 : 417-437.
- HENKEL T. W., TERBORGH J., VILGALYS R., 2002 – Ectomycorrhizal fungi and their leguminous hosts in the Pakaraima Mountains of Guyana. *Mycological Research*, 106 : 515-531.
- HENNINGS P., 1895 – Fungi austro-africani. *Hedwigia*, 34 : 325-327
- HIBBETT D. S., GILBERT L. -B., DONOGHUE M. J., 2001 – Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbiosis in basidiomycetes. *Nature*, 407 : 506-508.
- HILBERT J. L., COSTA G., MARTIN F., 1991 – Ectomycorrhizin synthesis and polypeptide changes during the early stage of eucalypt mycorrhizal development. *Plant physiology*, 97 : 977-984.
- HILBERT J., MARTIN F., 1988 – Regulation of gene expression in ectomycorrhizas. I. Protein changes and the presence of ectomycorrhiza-specific polypeptides in the *Pisolithus-Eucalyptus* symbiosis. *New Phytologist*, 110 : 339-346.
- HÖGBERG P., 1982 –Mycorrhizal associations in some woodland and forest trees and shrubs in Tanzania. *New Phytologist*, 92 : 407-415.
- HÖGBERG P., 1986 – Soil nutrient availability, root symbioses and tree species composition in tropical Africa: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 2 : 359-372.
- HÖGBERG P., ALEXANDER I. J., 1995 – Role of root symbioses in African woodland and forest: evidence from <sup>15</sup>N abundance and foliar analysis. *Journal of Ecology*, 83 : 217-224.
- HÖGBERG P., NYLUND J. E., 1981 – Ectomycorrhizae in coastal Miombo woodland of Tanzania. *Plant and Soil*, 63 : 283-289.
- HÖGBERG P., PEARCE G. D., 1986 – Mycorrhizas in Zambian trees in relation to host taxonomy, vegetation type and successional patterns. *Journal of Ecology*, 74 : 775-785.
- HONG L. T., 1979 – A note on Dipterocarp mycorrhizal fungi. *Malaysian Forester*, 42 : 280-283.
- HORTON T. R., BRUNS T. D., 1998 – Multiple-host fungi are the most frequent and abundant ectomycorrhizal types in a mixed stand of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and bishop pine (*Pinus muricata*). *New Phytologist*, 139 : 331-339.
- HORTON T. R., BRUNS T. D., PARKER V. T., 1999 – Ectomycorrhizal fungi associated with *Arctostaphylos* contribute to *Pseudotsuga menziesii* establishment. *Canadian Journal of Botany*, 77 : 93-102.

IMOLEHIN E. D., GROGAN R. G., 1980 – Effect of oxygen, carbon dioxide and ethylene on growth, sclerotial production, germination and infection by *Sclerotinia minor*. *Phytopathology*, 70 : 1158-1161.

INGLEBY K., MUNRO R. C., NOOR M., MASON P. A., CLEARWATER M. J., 1998 – Ectomycorrhizal populations and growth of *Shorea parvifolia* (Dipterocarpaceae) seedlings regenerating under three different forest canopies following logging. *Forest Ecology and Management*, 111 : 171-179.

ISHIDA T. A., NARA K., HOGETSU T., 2007 – Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New Phytologist*, 174 : 430-440.

JACOBSON K. M., MILLER O. K. JR., TURNER B. J., 1993 – « Randomly amplified polymorphic DNA markers are superior to somatic incompatibility tests for discriminating genotypes in natural populations of the ectomycorrhizal fungus *Suillus granulatus* ». In : USA, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90 : 9159-9163.

JANOS D. P., 1983 – « Tropical mycorrhizae, nutrients cycles and plant growth ». In Sutton S. L., Whitmore T. C., Chadwick A. C. (eds.) : *Tropical Rain Forest*, Oxford, Blackwell : 327-345.

JENIK J., MENSAH K. O. A., 1967 – Root system of tropical trees. I. Ectotrophic mycorrhizae of *Azzeria africana* Sm. *Preslia*, 39 : 59-65.

JONES M. D., DURALL D. M., CAIRNEY J. W. G., 2003 – Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytologist*, 157 : 399-422.

JORDAN P., WHEELER S., 1998 – *The ultimate mushroom book*. Londres, Anness Publishing Limited, 256 p.

JOSSERAND J., 1952 – *La description des champignons supérieurs*. Paris, Éd. Le chevalier, 340 p.

KABRÉ A., 1982 – *Mycorhization de Pinus caribaea (morelet) var. hondurensis dans différents sols du Sénégal*. Thèse doct. de 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Nancy-I, France.

KEENEY D. R., 1980 – Prediction of soil nitrogen availability in forest ecosystems: a literature review. *Forest Science*, 26 : 159-171.

KELLER G., 1996 – Utilization of inorganic and organic nitrogen sources by high-subalpine ectomycorrhizal fungi of *Pinus cembra* in pure culture. *Mycological Research*, 100 : 989-998.

KHASA P. D., VALLEE G., BOUSQUET J., 1994 – Biological considerations in the utilization of *Racosperma auriculiforme* and *Racosperma mangium* in tropical countries with emphasis on Zaïre. *Journal of Tropical Forest Science*, 6 : 422-443.

KIM S. J., HIREMATH S. T., PODILA G. K., 1999 – Cloning and identification of symbiosis-regulated genes from the ectomycorrhizal *Laccaria bicolor*. *Mycological Research*, 103 : 168-172.

KITAJIMA K., 2002 – Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three *Bignoniaceae* species. *Functional Ecology*, 16 : 433-444.

KÖLJALG U., TAMMI H., TIMONEN S., AGERER R., SEN R., 2002 – ITS rDNA nucleotide sequence-based phylogenetic analysis of *Tomentellopsis* species from boreal and temperate forests, and the identification of pink-type ectomycorrhizas. *Mycological Progress*, 1 : 81-92.

KOPE B. R., FORTIN J. A., 1990 – Germination and comparative morphology of basidiospores of *Pisolithus arhizus*. *Mycologia*, 82 : 350-357.

KOTTKE I., OBERWINKLER F., 1987 – The cellular structure of the Hartig net: coenocytic and transfer cell-like organization. *Nordic Journal of Botany*, 7 : 85-95.

KRETZER A., LI Y. N., SZARO T., BRUNS T. D., 1996 – Internal transcribed spacer sequences from 38 recognized species of *Suillus sensu lato*: phylogenetic and taxonomic implications. *Mycologia*, 88 : 776-785.

LAGRANGE H., JAY-ALLGMAND C., LAPEYRIE F., 2001 – Rutin the phenolglycoside from eucalyptus root exudates stimulates *Pisolithus* hyphal growth at picomolar concentration. *New Phytologist*, 149 : 349-355.

- LAIHO O., 1970 – *Paxillus involutus* as a mycorrhizal symbiont of forest trees. *Acta Forestalia Fennica*, 106 : 1-72.
- LALONDE M., CALVERT H. E., PINE S., 1981 – « Isolation and use of *Frankia* strains in actinorrhizae formation ». In Gibson A. H., Newton W. E. (eds.) : *Current Perspectives in Nitrogen Fixation*, Canberra, Australian Academy of Science : 296-299.
- LAMB, R. J., RICHARDS B. N., 1974 – Inoculation of pines with mycorrhizal fungi in natural soils. II. Effects of density and time of application of inoculum and phosphorus amendment on seedling yield. *Soil Biology and Biochemistry*, 6 : 173-177.
- LAMHAMEDI M. S., FORTIN J. A., 1991 – Genetic variations of ectomycorrhizal fungi: extrametrical phase of *Pisolithus* sp. *Canadian Journal of Botany*, 69 : 1927-1934.
- LAMOTTE M., ROY R., 2003 – *Le peuplement animal du mont Nimba (Guinée, Côte d'Ivoire, Libéria)*. Paris, Muséum national d'histoire naturelle, 724 p.
- LANDERWEERT R., HOFFLAND E., FINLAY R. D., KUYPER T. W., VAN BREEMEN N., 2001 – Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology and Evolution*, 16 : 248-254.
- LANGENBERGER G., 2006 – Habitat distribution of dipterocarp species in the Leyte Cordillera: an indicator for species, site suitability in local reforestation programs. *Annals of Forest Science*, 63 : 149-156
- LAPEYRIE F. F., CHILVERS G. A., 1985 – An endomycorrhiza-ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth by *Eucalyptus dumosa* seedlings planted in a calcareous soil. *New Phytologist*, 100 : 93-104.
- LAPEYRIE F., CHILVERS G. A., BHEM C. A., 1987 – Oxalic acid synthesis by the mycorrhizal fungus *Paxillus involutus* (Batsch. ex Fr.) Fr. *New Phytologist*, 106 : 139-146.
- LAPEYRIE F., RANGER J., VAIRELLE D., 1991 – Phosphate-solubilizing activity of ectomycorrhizal fungi *in vitro*. *Canadian Journal of Botany*, 69 : 342-346.
- LEAKE J. R., 1994 – The biology of myco-heterotrophic (saprophytic) plants. *New Phytologist*, 127 : 171-216.
- LEAKE J. R., DONNELLY D. P., SAUNDERS E. M., BODDY L., READ D. J., 2001 – Rates and quantities of carbon flux to ectomycorrhizal mycelium following <sup>14</sup>C pulse labeling of *Pinus sylvestris* seedlings: effects of litter patches and interaction with a wood-decomposer fungus. *Tree Physiology*, 21 : 71-82.
- LEAKE J. R., JOHNSON D., DONNELLY D., MUCKLE G., BODDY L., READ D., 2004 – Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany*, 82 : 1016-1045.
- LE QUÉRÉ A., SCHUTZENDUBEL A., RAJASHEKAR B., CANBACK B., HEDH, J., ERLAND S., JOHANSSON T., TUNLID A., 2004 – Divergence in gene expression related to variation in host specificity of an ectomycorrhizal fungus. *Molecular Ecology*, 13 : 3809-3819.
- LE TACON F., GARBAYE J., BÂ A. M., BEDDIAR A. F., DIAGNE O., DIEM H. G., 1989 – « L'importance des symbioses racinaires pour les arbres forestiers en zone tropicale sèche et en zone tropicale humide ». In: *Trees for Development in Sub-Saharan Africa*, Kenya, Nairobi, Éd. ICRAF HQ : 302-318.
- LE TACON F., JUNG, G., MUGNIER J., MICHELOT P., MAUPERIN C., 1984 – Efficiency in a forest nursery of an ectomycorrhizal fungus inoculum produced in a fermentor and entrapped in polymeric gels. *Canadian Journal of Botany*, 63 : 1664-1668.
- LE TACON F., MOUSAIN D., GARBAYE J., BOUCHARD D., CHURIN J. L., ARGILLIER C., AMIRAULT J. M., GÉNÉRÉ B., 1997 – Mycorrhizes, pépinières et plantations forestières en France. *Revue Forestière Française*, XLIX : 131-154.
- LE TACON F., SKINNER F. A., MOSSE B., 1983 – Spore germination and hyphal growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus mosseae* (Gerdemann and Trappe) under reduced oxygen and increased carbon dioxide concentrations. *Canadian Journal of Microbiology*, 29 : 1280-1285.
- LEE S. S., 1990 – « The association of *Thelephora ramarioides* Reid with *Acacia mangium* Willd ». In: *Proceedings of the 3<sup>rd</sup> International Conference on Plant Protection in the Tropics*, Genting Highlands, MAPPS, Vol. IV : 171-173.

- LEE S. S., ALEXANDER I. J., 1994 – The response of seedlings of two dipterocarp species to nutrient additions and ectomycorrhizal infection. *Plant and Soil*, 163 : 299-306.
- LEE S. S., PATAHAYAH, M., CHONG W. S., LAPEYRIE F., 2008 – Successful ectomycorrhizal inoculation of two dipterocarp species with a locally isolated fungus in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 20 : 237-247.
- LEI J., 1988 – *Étude expérimentale des systèmes symbiotiques mycorrhiziens de quelques essences ligneuses. Application pratique à la mycorrhization de vitroplants*. Thèse doct., Univ. Nancy-I.
- LEI J., LAPEYRIE F., MALAJCZUK N., DEXHEIMER J., 1990 – Infectivity of pine and eucalypt isolates of *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker, Couch on roots of *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake *in vitro*. II. Ultrastructural and biochemical changes at the early stage of mycorrhiza formation. *New Phytologist*, 116 : 115-122.
- LERAT S., GAUCI R., CATFORD J. G., VIERHEILIG H., PICHÉ Y., LAPOINTE L., 2002 – <sup>14</sup>C transfer between the spring ephemeral *Erythronium americanum* and sugar maple saplings *via* arbuscular mycorrhizal fungi in natural stands. *Oecologia*, 132 : 181-187.
- LESUEUR D., DUCOUSSO M., 1995 – *Étude des associations symbiotiques dans les essais agroforestiers réalisés dans les stations d'Oumé et de Korbogo en Côte d'Ivoire*. Rapport de mission Fed-Acp-Rpr 269, 23 p.
- LEVISOHN I., 1957 – Antagonistic effects of *Alternaria tenuis* on certain root-fungi of forest trees. *Nature*, 186 : 987-988.
- LILLESKOV E. A., BRUNS T. D., 2003 – Root colonization dynamics of two ectomycorrhizal fungi of contrasting life history strategies are mediated by addition of organic nutrient patches. *New Phytologist*, 159 : 141-151.
- LIM L. L., FINERAN B. A., COLE A. L. J., 1983 – Ultra-structure of intrahyphal hyphae of *Glomus fasciculatum* (Thaxter) Gerdemann and Trappe in roots of white clover (*Trifolium repens* L.). *New Phytologist*, 95 : 231-239.
- LINDERMAN R. G., 1988 – Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora. The mycorrhizosphere effect. *Phytopathology*, 78 : 366-371.
- LINDHAUER M. G., 1985 – Influence of K nutrition and drought on water relation and growth of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Zeitung Pflanzenernähr. Bodenk.*, 148 : 654-669.
- LITTKE W. R., BLEDSOE C. S., NADKARNI N. M., EDMONDS R. L., 1980 – Technique for rapid mycorrhizal colonization of container-grown Douglas-fir by *Hebeloma crustuliniforme*. *Soil Biology and Biochemistry*, 12 : 575-578.
- LOCQUIN M., 1954 – Une chanterelle comestible de la Côte d'Ivoire : *Hygrophoropsis manganotii* sp. nov. *Journal d'Agriculture et de Botanique Tropicale Appliquée*, 1 : 359-361.
- MAEDA M.**, 1954 – The meaning of mycorrhiza in regard to systematic botany. *Kumamoto Journal of Science Ser. B.*, 3 : 57-84.
- MAGGIA L., BOUSQUET J., 1994 – Molecular Phylogeny of the Actinorhizal Hamamelidae and Relationships with Host Promiscuity towards *Frankia*. *Molecular Ecology*, 3 : 459-467.
- MALAISSÉ F., 1973 – Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo), le projet Miombo. *Annales de l'Université d'Abidjan*, 6 : 227-250.
- MALAJCZUK N., LAPEYRIE F., GARBAYE J., 1990 – Infectivity of pine and eucalypt isolates of *Pisolithus tinctorius* on roots of *Eucalyptus urophylla* *in vitro*. I. Mycorrhiza formation in model systems. *New phytologist*, 114 : 627-361.
- MALAJCZUK N., LINDERMAN R. J., KOUGH, J., TRAPPE J.-M., 1981 – Presence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Eucalyptus* spp. and *Acacia* sp. and their absence in *Banksia* sp. after inoculation with *Glomus fasciculatus*. *New Phytologist*, 87 : 567-572.
- MALAJCZUK N., MOLINA R., TRAPPE J.-M., 1982 – Ectomycorrhiza formation in Eucalyptus. I. Pure culture synthesis, host specificity and mycorrhizal compatibility with *Pinus radiata*. *New Phytologist*, 91 : 467-482.
- MALLOCH D. W., PIROZYNSKI A. K., RAVEN P. H., 1980 – « Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (A Review) ». In : USA, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 77 : 2113-2118.

- MAMATHA G., BAGYARAJ D. J., JAGANATH S., 2002 – Inoculation of field-established mulberry and papaya with arbuscular mycorrhizal fungi and a mycorrhizal helper bacterium. *Mycorrhiza*, 12 : 313-316.
- MARMEISSE R., GUIDOT A., GAY G., LAMBILLIOTTE R., SENTENAC, H., COMBIER J. P., MELAYAH D., FRAISSINET-TACHET L., DEBAUD J. C., 2004 – *Hebeloma cylindrosporium*: a model species to study ectomycorrhizal symbiosis from gene to ecosystem. *New Phytologist*, 163 : 481-498.
- MARSHALL P. E., KOZLOWSKI T. T., 1976 – Importance of photosynthetic cotyledons for early growth of woody angiosperms. *Physiology Plantarum*, 37 : 336-340.
- MARTIN B., 1987 – *Amélioration génétique des eucalyptus tropicaux. Contribution majeure à la foresterie clonale*. Thèse doct., Univ. Paris-VI, 218 p.
- MARTIN F., DELARUELLE C., IVORY M., 1998 a – Genetic variability in intergenic spacers of ribosomal DNA in *Pisolithus* isolates associated with pine, eucalyptus and *Azalia* in lowland Kenyan forests. *New Phytologist*, 139 : 341-352.
- MARTIN F., DIEZ J., DELL B., DELARUELLE C., 2002 – Phylogeography of the ectomycorrhizal *Pisolithus* species as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *New Phytologist*, 153 : 345-357.
- MARTIN F., DUPLESSIS S., DITENGOU F., LAGRANGE H., VOIBLET C., LAPEYRIE F., 2001 – Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signals and communication genes. *New Phytologist*, 151 : 145-154.
- MARTIN F., KOHLER A., MURAT C., BALESTRINI R., COUTINHO P. M., JAILLON O., MONTANINI B., MORIN E., NOEL B., PERCUDANI R., PORCEL B., RUBINI A., AMICUCCI A., AMSELEM J., ANTHOUARD V., ARCIONI S., ARTIGUENAVE F., AURY J. M., BALLARIO P., BOLCHI A., BRENN A., BRUN A., BUÉE M., CANTAREL B., CHEVALIER G., COULOUX A., SILVA C. D., DENOEU D., DUPLESSIS S., GHIGNONE S., HILSELBERGER B., IOTTI M., MARÇAIS B., MELLO A., MIRANDA M., PACIONI G., QUESNEVILLE H., RICCIONI C., RUOTOLO R., SPLIVALLO R., STOCCHI V., TISSERANT E., VISCOMI A. R., ZAMBONELLI A., ZAMPIERI E., HENRISSAT B., LEBRUN M. H., PAOLOCCI F., BONFANTE P., OTTONELLO S., WINCKER P., 2008 – The genome of *Laccaria bicolor* provides insights into mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 452 : 88-92.
- MARTIN F., SELOSSE M.-A., DI BATTISTA C., GHERBI H., DELARUELLE C., VAIRELLES D., BOUCHARD D., LE TACON F., 1998 b – Molecular markers in ecology of ectomycorrhizal fungi. *Genetic Selection and Evolution*, 30 : 333-355.
- MARTIN F., ZAIYOU M., LE TACON F., RYGIWICZ P., 1991 – Strain specific differences in ribosomal DNA from the ectomycorrhizal fungi *Laccaria bicolor* (Maire) Orton and *Laccaria laccata* (Scop ex Fr.) Br. *Annals of Forest Sciences*, 48 : 297-305.
- MARX D. H., 1969 – The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathology*, 59 : 153-163.
- MARX D. H., 1977 – Tree host range and world distribution of the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius*. *Canadian Journal of Microbiology*, 23 : 217-223.
- MARX D. H., 1980 – Variability in ectomycorrhizal development and growth among isolates of *Pisolithus tinctorius* as affected by source, age, and re-isolation. *Canadian Journal of Forest Research*, 11 : 168-174.
- MARX D. H., BRYAN W. C., 1975 – Growth and ectomycorrhizal development of loblolly pine seedlings in fumigated soil infested with the fungal symbiont *Pisolithus tinctorius*. *Forest Science*, 21 : 245-254.
- MARX D. H., HATCH A. B., MENDICINO J. F., 1977 – High soil fertility decreases sucrose content and susceptibility of loblolly pine to ectomycorrhizal infection by *Pisolithus tinctorius*. *Canadian Journal of Botany*, 55 : 1569-1573.
- MARX D. H., HEDIN A., TOE S. F. P., 1985 – Field performance of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* seedlings with specific ectomycorrhizae and fertilizer after three years on a Savanna site in Liberia. *Forest Ecology and Management*, 13 : 1-25.
- MARX D. H., ROSS E. W., 1970 – Aseptic synthesis of ectomycorrhizae on *Pinus taeda* by basidiospores of *Thelephora terrestris*. *Canadian Journal of Botany*, 48 : 197-198.

- MARX D. H., RUEHLE J. L., CORDELL C. E., 1991 – Methods for studying nursery and field response of trees to specific ectomycorrhiza. In Norris J. R., Read D. J. et Varma A. K. (eds.) : *Methods in microbiology*, London, Academic Press, Vol. 23 : 383-411.
- MARX D. H., ZAK B., 1965 – Effect of pH on mycorrhizal formation of slash pine in aseptic culture. *Forest Science*, 11: 66-75.
- MASON P. A., WILSON J., LAST F. T., WALKER C. C., 1983 – The concept of succession in relation to the spread of sheathing mycorrhizal fungi on inoculated tree seedlings growing in unsterile soils. *Plant and Soil*, 71 : 247-256.
- MASSICOTTE H. B., MOLINA R., LUOMA D. L., SMITH J. E., 1994 – Biology of the ectomycorrhizal genus *Rhizopogon*. II. Patterns of host-fungus specificity following spore inoculation of diverse hosts grown in mono- and dualcultures. *New Phytologist*, 126 : 677-690.
- MAUPERIN C. H., MORTIER F., GARBAYE J., LE TACON F., CARR G., 1987 – Viability of an ectomycorrhizal inoculum produced in a liquid medium and entrapped in a calcium alginate gel. *Canadian Journal of Botany*, 65 : 2329-2336.
- MAYO K., DAVIS R. E., MOTTA J., 1986 – Stimulation of germination of spores of *Glomus versiforme* by spore-associated bacteria. *Mycologia*, 78 : 426-431.
- MAYOR J. R., HENKEL T. W., 2005 – Ectomycorrhizal influence on leaf litter decomposition within a monodominant *Dicymbe corymbosa* forest in Guyana. *New Phytologist*, 169 : 579-588.
- MCGUIRE K. L., 2007 – Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. *Ecology*, 88 : 567-574.
- MCKENDRICK S. L., LEAKE J. R., READ D. J., 2000 a – Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections. *New Phytologist*, 145 : 539-548.
- MCKENDRICK S. L., LEAKE J. R., TAYLOR D. L., READ D. J., 2000 b – Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* Châtel and characterization of its mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 145 : 523-537.
- MELIN E., 1921 – Über die Mycorrhizapilze von *Pinus sylvestris* L. und *Picea abies* (L.) Karst. (vorläufige Mitteilungen). *Svensk Botanisk Tidskrift*, 15 : 142-203.
- MEYER J. R., LINDERMAN R. G., 1986 – Selective influence on populations of rhizosphere or rhizosphere bacteria and actinomycetes by mycorrhizas formed by *Glomus fasciculatum*. *Soil Biology and Biochemistry*, 18 : 191-196.
- MIKOLA P., 1948 – On the physiology and ecology of *Cenococcum graniforme*. *Communications Instituti Forestalis Fenniae*, 36 : 1-104.
- MIKOLA P., 1970 – Mycorrhizal inoculation in afforestation. *International Review of Forestry Research* : 123-196.
- MINERDI D., FANI R., BONFANTE P., 2002 – Identification and evolutionary analysis of putative cytoplasmic McpA-like protein in a bacterial strain living in symbiosis with a mycorrhizal fungus. *Journal of Molecular Evolution*, 54 : 815-824.
- MOGGE B., LOFERER C., AGERER R., HUTZLER P., HARTMANN A., 2000 – Bacterial community structure and colonization patterns of *Fagus sylvatica* L. ectomycorrhizospheres as determined by fluorescence *in situ* hybridization and confocal laser scanning microscopy. *Mycorrhiza*, 9 : 271-278.
- MOLINA R., MASSICOTTE H., TRAPPE J.-M., 1992 – « Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications ». In Allen M. F. (ed.) : *Mycorrhizal functioning : an integrative plant-fungal process*, New York, Chapman and Hall : 357-423.
- MOLINA R., TRAPPE J.-M., 1994 – Biology of the ectomycorrhizal genus *Rhizopogon*. I. Host associations, host-specificity and pure culture syntheses. *New Phytologist*, 126 : 653-675.
- MOMOH Z. O., GBADEGESIN R. A., 1980 – « Field performance of *Pisolithus tinctorius* as a mycorrhizal fungus of pines in Nigeria ». In : Mikola P. (ed.) : *Tropical Mycorrhiza Research*, Oxford, Clarendon Press : 72-79.

- MORRIS B., 1990 – An annotated check-list of the macrofungi of Malawi. *Kirkia*, 13 : 323-364.
- MORTIER F., LE TACON F., GARBAYE J., 1988 – Effect of inoculum type and inoculation dose on ectomycorrhizal development, root necrosis and growth of Douglas-fir seedlings inoculated with *Laccaria laccata* in a nursery. *Annales des Sciences Forestières*, 45 : 301-310.
- MOSSE B., 1962 – The establishment of vesicular-arbuscular mycorrhiza under aseptic conditions. *Journal of General Microbiology*, 27 : 509-520.
- MOUSAIN D., 1989 – *Étude de la nutrition phosphatée de symbiotes ectomycorhiziens*. Thèse doct. d'État, Univ. Montpellier-II, 279 p.
- MOYERSON B., 2006 – *Pakaraimaea dipterocarpacea* is ectomycorrhizal, indicating an ancient Gondwanaland origin for the ectomycorrhizal habit in Dipterocarpaceae. *New Phytologist*, 172 : 753-762.
- MOYERSON B., ALEXANDER I. J., FITTER A. H., 1998 – Phosphorus nutrition of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal tree seedlings from a lowland tropical rain forest in Korup National Park, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 14 : 47-61.
- MOYERSON B., BECKER P., ALEXANDER I. J., 2001 – Are ectomycorrhizas more abundant than arbuscular mycorrhizas in tropical heath forests? *New Phytologist*, 150 : 591-599.
- MOYERSON B., FITTER A. H., 1999 – Presence of arbuscular mycorrhizas in typically ectomycorrhizal host species from Cameroon and New Zealand. *Mycorrhiza*, 8 : 247-253.
- MULLIGAN D. R., PATRICK J. W., 1985 – Phosphorus and carbon budgets of *Eucalyptus pilularis* Smith seedlings during their cotyledonary phase of growth. *Australian Journal of Plant Physiology*, 12 : 535-548.
- MUNYANZIZA E., KUYPER T. W., 1995 – Ectomycorrhizal synthesis on seedlings of *Azela quanzensis* Welw. using various types of inoculum. *Mycorrhiza*, 5 : 283-287.
- NARA K., 2004 – Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist*, 169 : 169-178.
- NATARANJAN K., SENTHILARASU G., KUMARESAN V., RIVIÈRE T., 2005 – Diversity in ectomycorrhizal fungi of a dipterocarp forest in Western Ghats. *Current Science*, 88 : 1893-1895.
- NEHLS U., HAMPP R., 2000 – Carbon allocation in ectomycorrhizas. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 57 : 95-100.
- NEWBERY D. M., ALEXANDER I. J., ROTHER J. A., 2000 – Does proximity to conspecific adults influence the establishment of ectomycorrhizal tree species in an African rain forest? *New Phytologist*, 147 : 401-409.
- NEWBERY D. M., ALEXANDER I. J., THOMAS D. W., GARTLAN J. S., 1988 – Ectomycorrhizal rain-forest legumes and soil phosphorus in Korup National Park, Cameroon. *New Phytologist*, 109 : 433-455.
- NEWMAN E. I., EASON W. R., 1993 – Rates of phosphorus transfer within and between ryegrass (*Lolium perenne*) plants. *Functional Ecology*, 7 : 242-248.
- NEWTON A. C., HAIGH, J. M., 1998 – Diversity of ectomycorrhizal fungi in Britain: a test of the species-area relationships and the role of host specificity. *New Phytologist*, 138 : 619-627.
- NICHOLAS K. B., NICHOLAS H. B. J., DEERFIELD D. W., 1997 – Genedoc: analysis and visualization of genetic variation. *The European Molecular Biology Network Newsletter*, 4 : 14.
- NURMIAHO-LASSILA E. L., TIMONEN S., HAAHTELA K., SEN R., 1997 – Bacterial colonization patterns of intact *Pinus sylvestris* mycorrhizospheres in dry pine forest soil: an electron microscopy study. *Canadian Journal of Microbiology*, 43 : 1017-1035.
- OFOSU-ASIEDU A., MIKOLA P., 1980 – « Field performance of *Pinus caribaea* inoculated with pure cultures of four mycorrhizal fungi ». In : *Tropical Mycorrhiza Research*, Oxford University Press : 82-87.
- ONGUENE N. A., 2000 – Diversity and Dynamics of Mycorrhizal Associations in Tropical Rain Forests with different Disturbance Regimes in South Cameroon. *Tropenbos-Cameroon Series*, 3, 167 p.

- ONGUENE N. A., KUYPER T. W., 2001 – Mycorrhizal associations in the rain forest of South Cameroon. *Forest Ecology and Management*, 140 : 277-287.
- ONGUENE N. A., KUYPER T. W., 2002 – Importance of the ectomycorrhizal network for seedling survival and ectomycorrhiza formation in rain forests of south Cameroon. *Mycorrhiza*, 12: 13-17.
- ONWELUZO J. C., MORAKINYO A. O., 1997 – Effect of pre-dehulling treatments on the composition of seeds of the legume *Azofia africana* and its potential use in pastries. *Plant Foods for Human Nutrition*, 50, 203-210.
- OSONUBI O., MULONGOY K., AWOTOYE O. O., ATAYESE M. O., OKALI U. U., 1991 – Effects of ectomycorrhizal and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on drought tolerance of four leguminous woody seedlings. *Plant and Soil*, 136 : 131-143.
- P**ANDEY D., 1997 – *Hardwood plantations in the tropics and subtropics. Tropical forest plantation areas*. Rome, Food and Agriculture Organisation of the United Nations, 58 p.
- PARENT G., THOEN D., 1978 – Food value of edible mushrooms from Upper-Shaba region. *Economic Botany*, 31 : 436-445.
- PARKER S. R., 1997 – AutoAssembler sequence assembly software. *Methods Molecular Biology*, 70 : 107-117.
- PAULA M. A., URQUIAGA S., SIJQUEIRA J. O., 1992 – Synergistic effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and diazotrophic bacteria on nutrition and growth of sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Biology and Fertility of Soils*, 14 : 61-66.
- PEAY K., KENNEDY P. G., DAVIES S. J., TAN S., BRUNS T., 2009 – Potential link between plant and fungal distributions in a dipterocarp rain-forest: community and phylogenetic structure of tropical ectomycorrhizal fungi across a plant and soil ecotone. *New Phytologist*, 185 : 525-538.
- PEGLER D. N., PEARCE G. D., 1980 – The edible mushrooms of Zambia. *Kew Bulletin*, 35 : 475-491.
- PEGLER D. N., RAYNER R. W., 1969 – A contribution to the Agaric flora of Kenya. *Kew Bulletin*, 23 : 347-412.
- PERRET X., STAHELIN C., BROUGHTON W. J., 2000 – Molecular basis of symbiotic promiscuity. *Microbiology and Molecular Biology Review*, 64 : 180-201.
- PERRY D. A., BELL T., AMARANTHUS M. P., 1992 – « Mycorrhizal fungi in mixed-species forests and other tales of positive feedback, redundancy, and stability ». In Robertson P. A. (ed.) : *The Ecology of Mixed Species Stands of Trees*, Oxford, Blackwell Scientific : 151-179.
- PEYRONEL B., FASSI B., 1957 – Micorrize ectotrofiche in una Caesalpiniacea del Congo Belga. *Atti Accademia delle Scienze di Torino*, 91 : 569-576.
- PEYRONEL B., FASSI B., 1960 – Nuovi casi de simbiosi ectomicorrizica in Leguminose della famiglia delle Caesalpiniacea. *Atti Accademia delle Scienze di Torino*, 94 : 36-38.
- PEARCE G. D., 1985 – Livingstone and fungi in tropical Africa. *Bulletin British Mycological Society*, 19 : 39-50.
- PLOSSARD C., GUÉRIN-LAGUETTE A., VÉRY A. A., CASARIN V., THIBAUD J. B., 2002 – Local measurements of nitrate and potassium fluxes along roots of maritime pine. Effects of ectomycorrhizal symbiosis. *Plant, Cell and Environment*, 25 : 75-84.
- PLOSSARD C., SCHEROMM P., LAMAS H., 1986 – « Nitrate assimilation by maritime pine and ectomycorrhizal fungi in pure culture ». In Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. (eds.) : *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*, Paris, Inra : 383-388.
- PLENCHETTE C., FORTIN J. A., FURLAN V., 1983 – Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant and Soil*, 70 : 199-209.
- POOLE E. J., BENDING, G. D., WHIPPS J. M., READ D. J., 2001 – Bacteria associated with *Pinus sylvestris-Lactarius rufus* ectomycorrhizas and their effects on mycorrhiza formation *in vitro*. *New Phytologist*, 151 : 743-751.
- PRYOR L. D., 1956 – Chlorosis lack of vigour in seedlings of Renantherous species of Eucalyptus causes by lack of mycorrhiza. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 81 : 91-96.

- RAMANANKIERANA N., DUCOUSSO M., RAKOTOARIMANGA N., PRIN Y., THIOULOUSE J., RANDRIANJOHANY E., RAMAROSON L., KISA M., GALIANA A., DUPONNOIS R., 2007 – Arbuscular mycorrhizas and ectomycorrhizas of *Uapaca bojeri* L. (Euphorbiaceae): sporophore diversity patterns of root colonization and effects on seedling growth and soil microbial catabolic diversity. *Mycorrhiza*, 17 : 195-208.
- RAMBELLI A., 1973 – « The rhizosphere of mycorrhizae ». In Marks G. C., Kozłowski T. T. (eds.): *Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology*, New York, Academic Press : 229-343.
- RAMMELOO J., WALLEYN R., 1993 – The edible fungi of Africa south of the Sahara: a literature survey. National Botanic Garden of Belgium, *Scripta Botanica Belgica*, 5 : 62 p.
- RAO N. S. S., TILAK K. V. B. R., SINGH C. S., 1985 – Effect of combined inoculation of *Azospirillum brasilense* and vesicular-arbuscular mycorrhiza on pearl millet (*Pennisetum americanum*). *Plant and Soil*, 84: 283-286.
- READ D. J., 1991 – Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47 : 376-389.
- READ D. J., 1992 – « The mycorrhizal mycelium ». In Allen M. F. (ed.) : *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*, London, Chapman and Hall : 102-133.
- READ D. J., 1997 – The ties that bind. *Nature*, 388 : 517-518.
- READ D. J., KIANMEHR H., MALIBARI A., 1977 – The biology of mycorrhiza in *Helianthemum* Mill. *New Phytologist*, 78 : 305-312.
- READ D. J., PEREZ-MORENO J., 2003 – Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems, a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157 : 475-492.
- REDELLE P., BOWEN G. D., ROBSON A. D., 1986 – Nodulation of Casuarinaceae in relationship to host species and soil properties. *Australian Journal of Botany*, 34 : 435-444.
- REDELLE P., DIEM H. G., DOMMERGUES Y. R., 1991 – « Use of actinorrhizal plants in arid and semi-arid environments ». In Skujins J. (ed.) : *Semi-arid lands and deserts. Soil Resources and Reclamation*, New York, Marcel Dekker : 469-485.
- REDELLE P., SPAIN A. V., HOPKINS M., 1997 – Dispersal of spores of mycorrhizal fungi in scats of native mammals in tropical forests of north-eastern Australia. *Biotropica*, 29 : 184-192.
- REDECKER D., SZARO T. M., BOWMAN R. J., BRUNS T. D., 2001 – Small genets of *Lactarius xanthogalactus*, *Russula cremoricolor* and *Amanita francheti* in late-stage ectomycorrhizal successions. *Molecular Ecology*, 10 : 1025-1034.
- REDHEAD J. F., 1968 a – Mycorrhizal associations in some Nigerian forest trees. *Transactions of the British Mycological Society*, 51 : 377-387.
- REDHEAD J. F., 1968 b – *Inocybe* sp. associated with ectotrophic mycorrhiza on *Azelia bella* in Nigeria. *Commonwealth Forestry Review*, 47 : 63-65.
- REDHEAD J. F., 1974 – *Aspects of the biology of mycorrhizal associations occurring on tree species in Nigeria*. Ph. D. thesis, Univ. of Ibadan, Nigeria.
- REDHEAD J. F., 1977 – Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: species of the Endogonaceae and their distribution. *Transactions of the British Mycological Society*, 69 : 275-280.
- REDHEAD J. F., 1979 – « Soil mycorrhiza in relation to soil fertility and productivity ». In Mongi H. M., Huxley P. A. (ed.) : *Soils Research in Agroforestry*, Tech., David Spurgeon, ICRAF : 175-204.
- REDHEAD J. F., 1980 – « Mycorrhiza in natural tropical forest ». In Mikola P. (ed.) : *Tropical Mycorrhiza Research*, Oxford, Clarendon Press : 127-142.
- REID C. P. P., KIDD F. A., EKWEBELAM S. A., 1983 – Nitrogen nutrition, photosynthesis and carbon allocation in ectomycorrhizal pine. *Plant and Soil*, 71 : 415-432.
- REQUENA N., JIMENEZ I., TORO M., BAREA J. M., 1997 – Interactions between plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR), arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium* spp. in the rhizosphere of *Anthyllis cytisoides*, a model legume for revegetation in mediterranean semi-arid ecosystems. *New Phytologist*, 136 : 667-677.
- REYNOLDS E. S., 1963 – The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *Journal of the Cell Biology*, 17 : 208-212.

- RIEDACKER A., 1974 – Un nouvel outil pour l'étude des racines de la rhizosphère : le minirhizotron. *Annales des Sciences Forestières*, 31 : 129-134.
- RIEDACKER A., 1978 – Étude de la déviation des racines horizontales ou obliques issues de boutures de peuplier qui rencontrent un obstacle : applications pour la conception des conteneurs. *Annales des Sciences Forestières*, 35 : 1-18
- RINCÓN A., PRIHA O., SOTTA B., BONNET M., LE TACON F., 2003 – Comparative effects of auxin transport inhibitors on rhizogenesis and mycorrhizal establishment of spruce seedlings inoculated with *Laccaria bicolor*. *Tree Physiology*, 23 : 785-791.
- RIVIÈRE T., DIEDHIOU A. G., DIABATE M., SENTHILARASU G., NATARAJAN K., VERBEKEN A., BUYCK B., DREYFUS B., BENA G., BÂ A. M., 2007 – Genetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes from African and Indian tropical forests. *Mycorrhiza*, 17 : 415-428.
- ROZYCKI H., KAMPERT E., STRZELCZYK E., LI C. Y., PERRY, D. A., 1994 – Effect of different soil bacteria on mycorrhizae formation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) *in vitro* studies. *Folia Forest Polonia*, 36 : 92-102
- RYGIEWICZ P. T., BLEDSOE C. S., ZASOSKI R. J., 1984 – Effects of ectomycorrhizae and solution pH on  $^{15}\text{N}$  ammonium uptake by coniferous seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 14 : 885-892.
- S**AFIR G. R., BOYER J. S., GERDEMANN J. W., 1971 – Mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. *Science*, 172 : 581-583.
- SAIKI R. K., GELFAND D. H., STOFFEL S., SCHARF S. J., HIGUCHI R., HORN G. T., MULLIS K. B., ERLICH H. A., 1988 – Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science*, 239 : 487-491.
- SANON K. B., 1999 – *Symbiose mycorrhizienne chez quelques Césalpiniacées et Euphorbiacées des forêts du sud-ouest du Burkina Faso. Étude morphologique et cytologique, mycorrhization contrôlée et étude de la diversité génétique de sclérodermes*. Thèse doct., Univ. Nancy-I, 122 p.
- SANON K. B., BÂ A. M., DELARUELLE C., DUPONNOIS R., MARTIN F., 2009 – Morphological and molecular analyses in *Scleroderma* species associated with some Caesalpiniaceae, Dipterocarpaceae and Phyllanthaceae trees in southern Burkina Faso. *Mycorrhiza*, 19 : 571-584.
- SANON K. B., BÂ A. M., DEXHEIMER J., 1997 – Mycorrhizal status of some fungi fruiting beneath indigenous trees in Burkina Faso. *Forest Ecology and Management*, 98 : 61-69.
- SCHNEIDER A., SAMBOU K., 1982 – « Flore et végétation du parc national de Basse-Casamance ». In : *Recherche scientifique dans les parcs nationaux du Sénégal*, mémoire de l'Institut fondamental d'Afrique noire (Ifan), 92 : 117-121.
- SCHNELL R., 1986 – *Flore et végétation de l'Afrique tropicale*. Édition Gauthier-Villars, 468 p.
- SCHREY, S. D., SCHELLHAMMER M., ECKE M., HAMPP R., TARKKA M. T., 2005 – Mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces* AcH 505 induces differential gene expression in the ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria*. *New Phytologist*, 168 : 205-216.
- SCHÜSSLER A., MOLLENHAUER D., SCHNEPF E., KLUGE M., 1994 – *Geosiphon pyriforme*, an endosymbiotic association of fungus and cyanobacteria: the spore structure resembles that of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Botanica Acta*, 107 : 36-45.
- SCOTLAND R. W., OLNSTEAD R. G., BENNETT J. R., 2003 – Phylogeny Reconstruction: The Role of Morphology. *Systematic biology*, 52 (4) : 539-548.
- SEIFERT K. A., 2008 – Integrating DNA barcoding into mycological sciences. *Persoonia*, 21 : 162-166.
- SELOSSE M.-A., 2000 – *La symbiose. Structures et fonctions, rôles écologiques et évolutifs*. Paris, Vuibert, 154 p.
- SELOSSE M.-A., BOUCHARD D., MARTIN F., LE TACON F., 2000 – Survival after outplanting and effect of two *Laccaria bicolor* strains inoculated on Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mir.) Franco]. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 : 360-371.
- SELOSSE M.-A., MARTIN F., BOUCHARD D., LE TACON F., 1999 – Structure and dynamics of experimentally introduced and naturally occurring *Laccaria* sp. discrete genotypes in a Douglas-fir plantation. *Applied Environment and Microbiology* 65 : 2006-2014.

- SELOSSE M.-A., RICHARD F., HE X., SIMARD S. W., 2006 – Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology and Evolution*, 21 : 621-628.
- SELOSSE M.-A., WEISS M., JANY, J.-L., TILLIER A., 2002 – Communities and populations of sebacinoïd basidiomycetes associated with the achlorophyllous orchid *Neottia nidus-avis* and neighboring tree ectomycorrhizae. *Molecular Ecology*, 11 : 1831-1844.
- SIMARD S. W., DURALL D. M., 2004 – Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany*, 82 : 1140-1165.
- SIMARD S. W., JONES M. D., DURALL D. M., 2002 – « Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants ». In van der Heijden M. G. A., Sanders I. (eds.) : *Mycorrhizal ecology*, Berlin, Spinger-Verlag, 157 : 33-74.
- SIMARD S. W., JONES M. D., DURALL D. M., PERRY, D. A., MYROLD D. D., MOLINA R., 1997 a – Reciprocal transfer of carbon isotopes between ectomycorrhizal *Betula papyrifera* and *Pseudotsuga menziesii*. *New Phytologist*, 137 : 529-542.
- SIMARD S. W., PERRY D. A., JONES M. D., MYROLD D. D., DURALL D. M., MOLINA R., 1997 b – Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 388 : 579-582.
- SIMS K. P., SEN R., WATLING R., JEFFRIES P., 1999 – Species and population structures of *Pisolithus* and *Scleroderma* identified by combined phenotypic and genomic marker analysis. *Mycological Research*, 103 : 449-458.
- SINGH K. G., 1966 – Ectotrophic mycorrhiza in equatorial rain forests. *Malayan Forester*, 39 : 13-19.
- SKINNER M. F., BOWEN G. D., 1974 – The uptake and translocation of phosphate by mycelia J strands of pin mycorrhizas. *Soil Biology and Biochemistry*, 6 : 53-56.
- SMIT E., VEENMAN C., BAAR J., 2003 – Molecular analysis of ectomycorrhizal basidiomycete communities in a *Pinus sylvestris* L. stand reveals long-term increased diversity after removal of litter and humus layers. *FEMS Microbiology Ecology*, 45 : 49-57.
- SMITH S., READ J., 2008 – *Mycorrhizal Symbiosis*. Ed. Hardcover, 800 p.
- SMITS W., LEPPE D., NOOR M., 1988 – « Metode inokulasi untuk persemaian Dipterocarpaceae (Inoculation method for the Dipterocarpaceae Nursery) ». In Priakusmana S. and Tangketasik J. (eds.) : *Special Edition 5*, Balai Penelitian Kehutanan, Samarinda, Indonesia, 33 p.
- STENDELL E. R., HORTON T. R., BRUNS T. D., 1999 – Early effects of prescribed fire on the structure of the ectomycorrhizal fungus community in a Sierra Nevada ponderosa pine forest. *Mycological Research*, 103 : 1353-1359.
- SWOFFORD D. L., 2001 – PAUP: phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Ver. 4.0, Massachusetts, Sinauer Associates.
- T**AGU D., RAMPANT P. F., LAPEYRIE F., FREY-KLETT P., VION P., VILLAR M., 2001 – Variation in the ability to form ectomycorrhizas in the F1 progeny of an interspecific poplar (*Populus* spp.) cross. *Mycorrhiza*, 10 : 237-240.
- TAMBE BECHEM E. E., ALEXANDER I., 2009 – Inoculum production and inoculation of *Gnetum africanum* rooted cuttings using a range mycorrhizal fungi. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 3 : 23-32.
- TAYLOR A. F. S., ALEXANDER I., 2005 – The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist*, 19 : 102-112.
- TAYLOR A. F. S., MARTIN F., READ D. J., 2000 – « Fungal diversity in ectomycorrhizal communities of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and Beech (*Fagus sylvatica* L.) along North-South transects in Europe ». In Schulze E. D. (ed.) : *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems*, Heidelberg, Springer-Verlag, Ecological studies series, 142 : 344-365.
- TAYLOR D. L., BRUNS T. D., 1997 – « Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two non-photosynthetic orchids ». In : USA, *Proceedings of National Academic Sciences*, 94 : 4510-4515.
- TAYLOR D. L., BRUNS T. D., 1999 – Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: minimal overlap between the mature forest and resistant propagule communities. *Molecular Ecology*, 8 : 1837-1850.

- TAYLOR D. L., BRUNS T. D., LEAKE J. R., READ D. J., 2002 – « Mycorrhizal specificity and function in myco-heterotrophic plants ». In van der Heijden M. G. A., Sanders I. R. (eds.) : *The ecology of mycorrhizas*, Berlin, Springer-Verlag, 157 : 375-414.
- TEDERSOO L., KÖLJALG U., HALLENBERG N., LARSSON K. H., 2003 – Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytologist*, 159 : 153-165.
- TEDERSOO L., MAY T. W., SMITH M. E., 2010 – Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20 : 217-263.
- TEDERSOO L., NARA K., 2010 – General latitudinal gradient of biodiversity is reversed in ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 185 : 351-354.
- TEDERSOO L., SUVI T., BEAVER K., KÖLJALG U., 2007 – Ectomycorrhizal fungi of the Seychelles: diversity patterns and hosts shift from the native *Vateriopsis seychellarum* (Dipterocarpaceae) and *Intsia bijuga* (Caesalpinioideae) to the introduced *Eucalyptus robusta* (Myrtaceae), but not *Pinus caribea* (Pinaceae). *New Phytologist*, 175 : 321-333.
- TEDERSOO L., SUVI T., JAORUS T., OSTONEN I., POLME S., 2009 – Revisiting ectomycorrhizal fungi of the genus *Alnus*: differential host specificity, diversity and determinants of the fungal community. *New Phytologist*, 182 : 727-735.
- TEDERSOO L., SUVI T., LARSSON E., KÖLJALG U., 2006 – Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in a wooded meadow. *Mycological Research*, 110 : 734-748.
- THAPAR H. S., SINGH B., BAKSHI B. K., 1967 – Mycorrhizae in *Eucalyptus*. *Indian Forester*, 93 : 756-759.
- THIÈS E., 1995 – *Principaux ligneux forestiers de la Guinée*. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit, 253.
- THOEN D., 1993 – « Looking for ectomycorrhizal trees and ectomycorrhizal fungi in tropical Africa ». In: *Aspects of tropical mycology*, Cambridge University Press : 193-205.
- THOEN D., ABOUROUH, M., DUCOUSSO M., 2001 – « Ectomycorrhizal fungi associated with *Eucalyptus* in Africa and Madagascar ». In : Third International Conference on Mycorrhizas, 8-13 juillet, Adelaide, Australie.
- THOEN D., BÂ A. M., 1987 – « Observations on the fungi and the ectomycorrhizae of *Afzelia africana* and *Uapaca guineensis* in southern Senegal ». In Sylvia D. M., Hung L. L., Graham J. H. (eds.) : *Mycorrhizae in the Next Decade*, NACOM 7, IFAS, Univ. of Florida, Gainesville, May 3-8 : 132.
- THOEN D., BÂ A. M., 1989 – Ectomycorrhizas and putative ectomycorrhizal fungi of *Afzelia africana* Sm. and *Uapaca guineensis* Müll. Arg. in southern Senegal. *New Phytologist*, 113 : 549-559.
- THOEN D., DUCOUSSO M., 1989 a – Champignons et ectomycorhizes du Fouta-Djalou. *Bois et Forêts des Tropiques*, 221 : 45-63.
- THOEN D., DUCOUSSO M., 1989 b – Mycorrhizal habit and sclerogenesis of *Phlebopus sudanicus* (Gyrodontaceae) in Senegal. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 28 : 519-521.
- THOEN D., SOUGOUFARA B., DOMMERGUES Y. R., 1990 – *In vitro* mycorrhization of *Casuarina* and *Alloccasuarina* species by *Pisolithus* isolates. *Canadian Journal of Botany*, 68 : 2537-2542.
- THOMPSON D. J., GIBSON T. J., PLEWNIK F., JEANMORGIN E., HAGGINS D. G., 1997 – The clustal x windows, interface: flexible, strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 25 : 4876-4882.
- THOMPSON D. J., HIGGINS D. G., GIBSON T. J., 1994 – CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22 : 4673-4680.
- TINKER P. B., JONES M. D., DURALL D. M., 1992 – « A functional comparison of ecto- and endomycorrhizas ». In Read D. J., Lewis D. H., Fitter A. H., Alexander I. J. (eds.) : *Mycorrhizas in ecosystems*, Wallingford, CAB International : 303-310.

- TOMMERUP, I. C., ABBOTT L. K., 1981 – Prolonged survival and viability of VA mycorrhizal hyphae after root death. *Soil Biology and Biochemistry*, 13 : 431-433.
- TORO M., AZCÓN R., BAREA J. M., 1997 – Improvement of arbuscular mycorrhiza development by inoculation of soil with phosphate-solubilizing rhizobacteria to improve rock phosphate bioavailability ( $^{32}\text{P}$ ) and nutrient cycling. *Applied and Environmental Microbiology*, 63 : 4408-4412.
- TORTI S. D., COLEY P. D., 1999 – Tropical monodominance: a preliminary test of the ectomycorrhizal hypothesis. *Biotropica*, 31 : 220-228.
- TORTI S. D., COLEY P. D., KURSAR T. A., 2001 – Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *American Naturalist*, 157 : 141-153.
- TOWNSEND B. B., WILLETTS H. J., 1954 – The development of sclerotia of certain fungi. *Transactions of the British Mycological Society*, 37 : 213-220.
- TRAPPE J.-M., 1962 – Fungus associates of ectotrophic mycorrhiza. *Botanical Review*, 28 : 538-606.
- TRAPPE J.-M., 1969 – Studies on *Cenococcum graniforme*. I. An efficient method for isolation from sclerotia. *Canadian Journal of Botany*, 47 : 1389-1390.
- TRAPPE J., 1977 – Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. *Annual Review of Phytopathology*, 15 : 203-222.
- TRAPPE J.-M., STRAND R. F., 1969 – Mycorrhizal deficiency in a Douglas-fir region nursery. *Forest Science*, 15 : 381-389.
- VÁDEZ V., LIM G., DURAND P., DIEM H. G., 1995 – Comparative growth and symbiotic performance of four *Acacia mangium* provenances from Papua New Guinea in response to the supply of phosphorus at various concentrations. *Biology and Fertility of Soils*, 19 : 60-64.
- VALENTINE R. C., 1961 – Contrast enhancement in the electron microscopy of viruses. *Advances in Virus Research*, 8 : 287-318.
- VALENTINI A., POMPANON F., TABERLET P., 2008 – DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology and Evolution*, 24 : 110-117.
- VAN DEN BERGHEN C., 1984 – Observations sur la végétation du massif forestier des Kalounayes (Casamance, Sénégal méridional). *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, 117 : 359-381.
- VAN DER HEIJDEN E. W., 2001 – Differential benefits of arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal infection of *Salix repens*. *Mycorrhiza*, 10 : 185-193.
- VAN DER HEIJDEN M. G. A., BOLLER T., WIEMKEN A., SANDERS, I. R., 1998 – Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, 76 : 2082-2091.
- VAN DER HEIJDEN M. G. A., HORTON T. R., 2009 – Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal network for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 97 : 1139-1150.
- VASILIAUSKAS R., MENKIS A., FINLAY R. D., STENLID J., 2007 – Wood-decay fungi in fine living roots of conifer seedlings. *New Phytologist*, 174 : 441-446.
- VERBEKEN A., 1997 – *Biodiversity of the Genus Lactarius Pers. in tropical Africa*. Thesis, Univ. of Gent (Belgium), Part 1 : text, 342 p., Part 2 : plates, 269 and maps, 29.
- VIVAS A., MARULANDA A., RUIZ-LOZANO J. M., BAREA J. M., AZCÓN R., 2003 – Influence of a *Bacillus* sp. on physiological activities of two arbuscular mycorrhizal fungi and on plant responses to PEG-induced drought stress. *Mycorrhiza*, 13 : 249-256.
- VOGT K. A., GRIER C. C., MEIER C. E., EDMONDS R. L., 1982 – Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. *Ecology*, 63 : 370-380.
- VOGELI-LANGE R., BOLLER T. 1995 – Rhizobial nodulation factors stimulate mycorrhizal colonization of nodulating and nonnodulating soybeans. *Plant Physiology*, 108 : 1519-1525.

- VOIBLET C., DUPLESSIS S., ENCELOT N., MARTIN F., 2001 – Identification of symbiosis-regulated genes in *Eucalyptus globulus*-*Pisolithus tinctorius* ectomycorrhiza by differential hybridization of arrayed cDNAs. *Plant Journal*, 25 : 181-191.
- 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 : 284-299.
- VON ALTEN H., LINDEMANN A., SCHÖNBECK F., 1993 – Stimulation of vesicular-arbuscular mycorrhiza by fungicides or rhizosphere bacteria. *Mycorrhiza*, 2 : 167-173.
- VÓSATKA M., GRYNDLER M., 1999 – Treatment with culture fractions from *Pseudomonas putida* modifies the development of *Glomus fistulosum* mycorrhiza and the response of potato and maize plants to inoculation. *Applied Soil Ecology*, 11 : 245-251.
- WANG B., QIU Y-L., 2006 – Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16 : 299-363.
- WARCUP J. H., 1980 – The mycorrhizal relationships of Australian orchids. *New Phytologist*, 87 : 371-381.
- WARREN J. M., BROOKS J. R., MEINZRE F. C., EBERHART J. L., 2008 – Hydraulic redistribution of water from *Pinus ponderosa* trees to seedlings: evidence for an ectomycorrhizal pathway. *New Phytologist*, 178 : 382-394.
- WATKINS N. K., FITTER A. H., GRAVES J. D., ROBINSON D., 1996 – Carbon transfer between C3 and C4 plants linked by a common mycorrhizal network, quantified using stable carbon isotopes. *Soil biology and Biochemistry*, 28 : 471-477.
- WATLING, R., 1993 – « Comparison of the macromycete biotas in selected tropical areas of Africa and Australia ». In Isaac S., Frankland J. C., Watling R., Whalley A. J. S. (eds.) : *Aspects of tropical mycology*, Cambridge University Press : 171-191.
- WATLING R., LEE S. S., 1995 – Ectomycorrhizal fungi associated with members of the Dipterocarpaceae in peninsular Malaysia I. *Journal of Tropical Forest Science*, 7 : 657-669.
- WHITE F., 1983 – *The vegetation of Africa*. Unesco, 356 p.
- WHITE T. J., BRUNS T. D., LEE S. B., TAYLOR J. W., 1990 – « Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics ». In Innis M. A., Gelfand D. H., Sninsky J. J., White T. J. (eds.) : *PCR Protocols, a Guide to Methods and Applications*, London, Academic Press : 315-322.
- WIEMKEN V., BOLLER T., 2002 – Ectomycorrhiza: gene expression metabolism and the wood-wide web. *Current Opinion in Plant Biology*, 5 : 355-361.
- WILL M. E., SYLVIA D. M., 1990 – Interaction of rhizosphere bacteria, fertilizer and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi sea oats. *Applied and Environmental Microbiology*, 56 : 2073-2079.
- WILSON G. W. T., HARTNETT D. C., SMITH, M. D., KOBBERMAN K., 2001 – Effects of mycorrhizae on growth and demography of tallgrass prairie forbs. *American Journal of Botany*, 88 : 1452-1457.
- WILSON P. G., O'BRIEN M. M., HESLEWOOD M. M., QUINN C. J., 2005 – Relationships within Myrtaceae *sensu lato* based on a matK phylogeny. *Plant Systematic and Evolution*, 251 : 3-19.
- WONG K. K. Y., PICHÉ Y., MONTPETIT D., KROPP B. R., 1989 – Differences in the colonization of *Pinus banksiana* roots by sib-monokaryotic and dikaryotic strains of ectomycorrhizal *Laccaria bicolor*. *Canadian Journal of Botany*, 67 : 1717-1726.
- WURZBURGER N., BIDARTONDO M. I., BLED-SOE C. S., 2001 – Characterization of *Pinus* ectomycorrhizas from mixed conifer and pygmy forests using morphotyping and molecular methods. *Canadian Journal of Botany*, 79 : 1211-1216.
- XIE Z. P., STAEHELIN C., VIERHEILIG H., WIEMKEN A., JABBOURI S., BROUGHTON W. J., VOGELI-LANGE R., BOLLER T., 1995 – Rhizobial nodulation factors stimulate mycorrhizal colonization of nodulating and non-nodulating soybeans. *Plant Physiology*, 108 : 1519-1525.

- YAZID S. M., LEE S. S., LAPEYRIE F., 1994 – Growth stimulation of *Hopea* spp. (Dipterocarpaceae) seedlings following ectomycorrhizal inoculation with an exotic strain of *Pisolithus tinctorius*. *Forest Ecology and Management*, 67 : 339-343.
- YAZID S. M., LEE S. S., LAPEYRIE F., 1996 – Mycorrhizal inoculation of *Hopea odorata* (Dipterocarpaceae) in the nursery. *Journal of Tropical Forest Sciences*, 9 : 276-278.
- YOKOTA A., 1996 « Mycorrhizal Mushrooms Occurring in Indonesian Dipterocarp Forests ». <http://www.jircas.affrc.go.jp/english/publication/newsletter/1996/no6/yokota.html>
- YOKOTA A., NEDA H., ERDY S., 1996 – « Ectomycorrhizal fungi in an Indonesian *Dipterocarpus* forest in Laut Island, South Kalimantan province ». In : *Abstracts of the 48th Annual Meeting of the Kanto Branch of the Japanese Forestry Society*, 48 : 35.
- YOROU S. N., AGERER R., 2007 – *Tomentella furcata*, a new species from Benin (West Africa) with basidia forming internal hyphae. *Mycological Progress*, 6 : 239-247.
- YOROU S. N., AGERER R., 2008 – *Tomentella africana*, a new species from Benin (West Africa) identified by morphological and molecular data. *Mycologia*, 100 : 68-80.
- YOROU S. N., DE KESEL A., SINSIN B., CODJIA J. T. C., 2001 – Diversity and productivity of edible mushrooms from different vegetation types of Wari-Marou forest reserve in Benin (West Africa). *Syst. Geogr.*, Pl. 71 : 613-625.
- YOROU S. N., KÖLJALG U., SINSIN B., AGERER R., 2007 – Studies in African theleporoid fungi. I. *Tomentella capitata* and *Tomentella brunneocystidia*, two new species from Benin (West Africa) with capitate cystidia. *Mycological Progress*, 6 : 7-18.
- ZAK B., 1969 – Characterisation and Classification of ectomycorrhizae of Douglas-fir. I. *Pseudotsuga menziesii* + *Poria terrestry* (blue and orange staining strains). *Canadian Journal of Botany*, 47 : 1833-1840.
- ZANGARO W., BONONI V. L. R., TRUFFEN S. B., 2000 – Mycorrhizal dependency, inoculum potentiel and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 16 : 603-622.
- ZANGARO W., NISIZAKI S. M. A., DOMINGOS J. C. B., NAKANO E. M., 2003 – Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology*: 315-332.
- ZHOU Z., MIWA M., MATSUDA Y., HOGETSU T., 2001 – Spatial distribution of the subterranean mycelia and ectomycorrhizae of *Suillus grevillei* genets. *Journal of Plant Research*, 114 : 179-185.

# Index des noms latins

- A. aff. griseofloccosa* ..... 119  
*A. aff. rubescens* ..... 119  
*Abies* ..... 23  
*Abies alba* ..... 35  
*Acacia* ..... 21, 32, 182, 193, 195  
*Acacia auriculiformis* ..... 73, 193  
*A. auriculiformis* ..... 183, 184  
*A. baccata* ..... 119  
*A. crassiconus* ..... 119  
*A. crassicarpa* ..... 183  
*A. crassifolia* ..... 93  
*A. cynometroides* ..... 93  
*A. densiflora* ..... 92  
*Acacieae* ..... 182  
*A. eriopoda* ..... 184  
*A. fragans* ..... 93, 134, 135, 139  
*A. hemibapha* ..... 119, 172  
*Acacia holosericea* ..... 32, 73, 78, 90, 92, 185, 186, 187, 193, XI  
*A. holosericea* ..... 183, 184  
*A. lamprophylla* ..... 93  
*A. macrophylla* .. 93, 134, 136, 139, 181  
*Acacia mangium* ... 30, 73, 164, 193, 196  
*A. mangium* ..... 30, 57, 182, 183, 184  
*A. micraster* ..... 92  
*A. multifolia* ..... 92  
*A. pachyloba* ..... 91, 93  
*A. platycarpa* ..... 184  
*Acacia trachycarpa* ..... 193  
*Afzelia* ..... 11, 19, 72, 79, 91, 99, 101, 144, 148, 159, 160, 161, 162, 163, 165, 176, 192  
*Afzelia africana* ..... 73, 92, 93, 104, 113, 114, 115, 116, 131, 143, 145, 146, 147, 151, 152, 177, 178, 180, 181, V, VI, VIII  
*A. africana* ..... 36, 57, 73, 80, 87, 90, 101, 102, 104, 112, 115, 129, 131, 132, 133, 141, 144, 145, 149, 150, 151, 152, 154, 156, 157, 159, 160, 161, 162, 163, 170, 176, 180, 181, 189, II, III, VII  
*Afzelia bella* ..... 73, 105, 115, 181  
*A. bella* ..... 57, 93, 131, 180, 181  
*Afzelia bracteata* ..... 105  
*A. bracteata* ..... 93, 114  
*Afzelia bipendensis* ..... 91  
*A. bipendensis* ..... 93  
*Afzelia quanzensis* ..... 73, 91, 179  
*A. quanzensis* ..... 36, 93, 176  
*A. rhopaloïdes* ..... 92  
*Acer* ..... 24  
*Acer campestre* ..... 90  
*Adenostoma* ..... 23, 41  
*Agrobacterium rhizogenes* ..... 33  
*Albatrellus* ..... 27, 118  
*Alcaligenes denetrificans* ..... 32

<i>Aldina</i> .....	22	<i>Anthonotha fragans</i> .....	91, 106, 115, 136, 138
<i>Aleuria</i> .....	25	<i>Anthonotha macrophylla</i> .....	73, 106, 131, 138, 180, 181
<i>Allium cepa</i> .....	32	<i>An. macrophylla</i> .....	115
<i>Allocasuarina</i> .....	20, 171	<i>Anthyllis cytisoides</i> .....	33
<i>Alnus</i> .....	18, 19	<i>Aphanocalyx</i> .....	19, 99, 193
<i>Alnus glutinosa</i> .....	143	<i>Aphanocalyx margininervatus</i> .....	93
<i>Alpova</i> .....	26	<i>Aphelaria</i> .....	26
<i>Amanita</i> ....	25, 58, 117, 118, 127, 195	<i>Apiaceae</i> .....	90
<i>Amanita annulatovaginata</i> .....	129	<i>Arbutus</i> .....	20
<i>A. cf. annulatovaginata</i> .....	119	<i>Archangiella</i> .....	27
<i>Amanita bingensis</i> .....	197	<i>Arctostaphylos</i> .....	20, 41
<i>Amanita cf. annulatovaginata</i> ...	119, V	<i>Arthrobacter</i> sp. ....	32
<i>Amanitaceae</i> .....	25, 118, 127, 133	<i>Ascobolaceae</i> .....	25
<i>Amanita crassiconus</i> .....	128, 129	<i>Asteraceae</i> .....	19
<i>Amanita hemibapha</i> .....	128, V	<i>Asteropeia</i> .....	19, 99
<i>Amanita muscaria</i> .....	31, 36, 39	<i>Asteropeia amblyocarpa</i> .....	90, 92
<i>Amanita rubescens</i> .....	129	<i>Asteropeiaceae</i> ....	19, 90, 91, 92, 98, 99
<i>Amanita</i> sp. ....	119, 120, 196	<i>Astraeaceae</i> .....	25
<i>Amanita</i> spp. ....	171, 172	<i>Astraeus</i> .....	25
<i>A. cf. fulvopulverulenta</i> .....	119	<i>Astroloma</i> .....	20
<i>A. cf. lanosa</i> .....	119	<i>Astrosporina</i> .....	26
<i>Ambherstiaeeae</i> .....	119	<i>Austroboletus</i> .....	26
<i>Amperea</i> .....	93, 91, 99, 106, 107, 108, 109, 192	<i>Austrogautiera</i> .....	27, 119, 127
<i>Amphimas pterocarpoides</i> .....	115	<i>Austrogautiera</i> sp. ....	120, 128, V, VII
<i>Amphinema</i> .....	26	<i>Azospirillum brasiliense</i> .....	32
<i>Amylascus</i> .....	25	<i>Azotobacter chroococcum</i> .....	32
<i>Angianthus</i> .....	19	<i>Azotobacter diazotrophicus</i> .....	32
<i>Angophora</i> .....	22		
<i>Anisoptera</i> .....	20	<b><i>Bacillus coagulans</i></b> .....	32
<i>Anogeissus leiocarpus</i> .....	117	<i>Bacillus mycoides</i> .....	33
<i>Anthonota</i> .....	19, 99	<i>Bacillus</i> sp. ....	32
<i>Anthonotha cladantha</i> .....	93	<i>Bacillus subtilis</i> .....	32
<i>Anthonotha crassifolia</i> .....	106, 114, V	<i>Baeckea</i> .....	22

<i>Balanocarpus</i> .....	20	<i>Boletochaete</i> .....	26
<i>Balsamia</i> .....	25	<i>Boletopsis</i> .....	27
<i>Balsamiaceae</i> .....	25	<i>Boletus</i> .....	26, 117, 118, 127
<i>Bankera</i> .....	26	<i>Boletus</i> sp. ....	57, 120
<i>Barssia</i> .....	25	<i>Boletus suillus</i> .....	183, 188
<i>Bauhinia malabarica</i> .....	91	<i>Boughera</i> .....	26
<i>Bauhinia</i> .....	19	<i>Brachysema</i> .....	22
<i>B. bussei</i> .....	94	<i>Brachystegia</i> .....	19, 90, 91, 99, 101
<i>B. confusa</i> .....	93	<i>Brachystegia allenii</i> .....	94
<i>B. crabiana</i> .....	93	<i>Brachystegia bohemi</i> .....	94
<i>B. cynometroides</i> .....	94	<i>Brachystegia eurycoma</i> .....	176, 177
<i>B. eurycoma</i> .....	94, 176	<i>Brachystegia laurentii</i> .....	101, 131
<i>B. floribunda</i> .....	94	<i>Brachystegia speciformis</i> .....	73
<i>B. glaberrima</i> .....	94	<i>Brachystegia</i> spp. ....	102, 112
<i>B. laurentii</i> .....	94	<i>Bradyrhizobium</i> .....	182
<i>B. longifolia</i> .....	94	<i>Bradyrhizobium japonicum</i> .....	33
<i>B. manga</i> .....	94	<i>Bradyrhizobium</i> sp. ....	183
<i>B. microphylla</i> .....	94	<i>Brevibacillus</i> sp. ....	33
<i>B. nigerica</i> .....	94	<i>Brunonia</i> .....	21
<i>B. spiciformis</i> .....	94	<i>Buchwaldoboletus</i> .....	26
<i>B. taxifolia</i> .....	94	<i>Burkea africana</i> .....	112, 117
<i>B. utilis</i> .....	94	<i>Burkholderia</i> sp. ....	32
<i>B. wangermeeana</i> .....	94	<i>Burtonia</i> .....	22
<i>B. zenzeri</i> .....	94	<i>Butyrospermum parkii</i> .....	117
<i>Berlinia</i> .....	19, 99	<i>Byssocorticium</i> .....	26
<i>Berlinia bracteosa</i> .....	93	<i>Byssosporia</i> .....	26
<i>Berlinia grandiflora</i> .....	107	<b>C. cinnamomea</b> .....	126
<i>Berlinia</i> sp. ....	93	<i>C. equisetifolia</i> .....	171, 172
<i>Bertrandia</i> .....	26	<i>C. pseudofriesii</i> .....	123, 195
<i>Betula</i> .....	19	<i>C. rufopunctatus</i> .....	123,
<i>Betulaceae</i> .....	18,	<i>C. tetraphyllum</i> .....	134, 139, 181
<i>Boletaceae</i> .....	26, 127, 134, 137, 139	<i>C. uvifera</i> .....	57
<i>Boletellus</i> .....	26, 127	<i>Caesalpinieae</i> .....	91
<i>Boletellus</i> sp. ....	120, VI		
<i>Boletellus</i> cf. <i>lepidospora</i> .....	120		

<i>Caesalpinioideae</i> .....	14, 18, 19, 90, 91, 92, 99, 102, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 115, 119, 131, 176, 180, 181, 192
<i>Calistemon</i> .....	22
<i>Calliandra</i> .....	21
<i>Calogyne</i> .....	21
<i>Camarophyllus</i> .....	26
<i>Campanulaceae</i> .....	20
<i>Campomanesia</i> .....	22
<i>Cantharellaceae</i> .....	26, 127
<i>Cantharellula</i> .....	27
<i>Cantharellus</i> .....	26, 43, 58, 117, 118, 127, 195
<i>Cantharellus congolensis</i> .....	123, 130
<i>Cantharellus eucalyptorum</i> .....	196
<i>Cantharellus floridulus</i> .....	195, XI
<i>Cantharellus pseudofriesii</i> .....	128, 130, V, X
<i>Cantharellus rufopunctatus</i> ...	130, 195, X
<i>Caprifoliaceae</i> .....	20
<i>Carica papaya</i> .....	32
<i>Carpinus</i> .....	19
<i>Carya</i> .....	21
<i>Caryophyllaceae</i> .....	20
<i>Cassia</i> .....	19
<i>Cassia garrettiana</i> .....	91
<i>Cassieae</i> .....	91
<i>Cassiope</i> .....	20
<i>Castanea</i> .....	21
<i>Castanopsis</i> .....	21
<i>Castoreum</i> .....	26
<i>Casuarina</i> .....	20, 171, 193, 195
<i>Casuarina cunninghamiana</i> .....	41
<i>Casuarina equisetifolia</i> .....	90, 92, 193
<i>Casuarina</i> spp. ....	74
<i>Casuarinaceae</i> .....	20, 90, 92, 165, 171, 172, 189, 193
<i>Catathelasma</i> .....	27
<i>Cathaya</i> .....	23
<i>Cedrus</i> .....	23
<i>Cenococum</i> .....	25, 42, 52
<i>Cenococcum geophilum</i> .....	25
<i>Cephalanthera austinae</i> .....	35
<i>Ceratopetalum</i> .....	20
<i>Cercidieae</i> .....	91
<i>Cercocarpus</i> .....	23
<i>Ceuthostoma</i> .....	171
<i>Chaembatia</i> .....	23
<i>Chalciporus</i> .....	26, 118, 127
<i>Chalciporus</i> sp. ....	121
<i>Chamonixia</i> .....	26, 27
<i>Chimaphila</i> .....	20
<i>Choiromyces</i> .....	25
<i>Chondrogaster</i> .....	26
<i>Chondrogastraceae</i> .....	26
<i>Chorizema</i> .....	22
<i>Chroogomphus</i> .....	26
<i>Cinnamomum</i> .....	21
<i>Cinnamomum zelanicum</i> .....	90, 193
<i>Cistaceae</i> .....	20
<i>Cistus</i> .....	20
<i>Clavaria</i> .....	26
<i>Clavaria</i> sp. ....	183
<i>Clavariaceae</i> .....	26
<i>Clavariadelphus</i> .....	26
<i>Clavicornia</i> .....	26
<i>Clavulina</i> .....	26, 137
<i>Clavulinaceae</i> .....	135, 137
<i>Clavulinopsis</i> .....	26
<i>Clematis</i> .....	23

<i>Clitocybe</i> .....	27	<b>D. corymbosa</b> .....	102
<i>Clitopilus</i> .....	26	<i>D. letouzeyi</i> .....	95
<i>Coccoloba</i> .....	23	<i>Dalbergia</i> .....	22
<i>Coccoloba uvifera</i> .....	38, 90	<i>Dalbergia assaica</i> .....	188
<i>Coltricia</i> .....	127	<i>Dampiera</i> .....	21
<i>Coltricia cinnamomea</i> ....	123, 128, 129	<i>Daniellia oliveri</i> .....	112
<i>Comarostaphylis</i> .....	20	<i>Daviesia</i> .....	22
<i>Combretum</i> spp. ....	112	<i>Decymbe corymbosa</i> .....	90
<i>Corallorhiza macula</i> .....	35	<i>Dentinum</i> .....	26
<i>Corditubera</i> sp. ....	196	<i>Dermocybe</i> .....	26
<i>Cordyla pinnata</i> .....	112	<i>Descolea</i> .....	26
<b>Corticaceae</b> .....	26	<i>Descomyces</i> .....	26
<b>Cortinariaceae</b> .....	26, 127, 157	<i>Destunzia</i> .....	26
<i>Cortinarius</i> .....	26, 129, 142	<b>Detarieae</b> ....	92, 91, 99, 104, 105, 192
<i>Cortinomyces</i> .....	26	<i>Dialium guineensis</i> .....	115
<i>Corylus</i> .....	19	<i>Dicymbe</i> .....	19
<i>Corymbia</i> .....	168	<i>Dicymbe corymbosa</i> .....	90, 103
<i>Cotylelobium</i> .....	20	<i>Didelotia</i> .....	19, 99, 193
<i>Crataegeus</i> .....	23	<i>Didelotia africana</i> .....	94
<i>Craterellus</i> .....	26	<i>Dillwynia</i> .....	19, 22
<i>Cribbea</i> .....	26	<i>Dingleya</i> .....	25
<b>Cribbiaceae</b> .....	26	<i>Diploderma</i> .....	26
<i>Cryptandra</i> .....	23	<b>Dipterocarpaceae</b> .....	14, 18, 20, 41, 90, 91, 92, 99, 109, 119, 131, 141, 172, 173, 176, 192, 193
<i>Cryptosepalum</i> .....	19, 95, 99	<i>Dipterocarpus</i> .....	20, 172
<i>Cryptosepalum tetraphyllum</i> .....	73, 94, 107, 115, 136, 138, 180, 181	<i>Dryas</i> .....	23
<i>Cucumis sativum</i> .....	32	<i>Dryobalanops</i> .....	20
<b>Cunoniaceae</b> .....	20	<b>Dryopteridaceae</b> .....	20
<i>Cuphocybe</i> .....	26	<i>Dryopteris</i> .....	20
<b>Cupressaceae</b> .....	20	<i>Dryopteris filix</i> .....	18
<i>Cupressus</i> .....	20	<b>E. camaldulensis</b> .....	168, 170
<b>Cyperaceae</b> .....	20	<i>E. fastigata</i> .....	168
<i>Cystangium</i> .....	27	<i>E. globulus</i> .....	34
<i>Cystoderma</i> .....	27		
<i>Cystogomphus</i> .....	26		

<i>E. grandis</i> .....	168	<i>Eucalyptus globulus</i> .....	34
<i>E. kirtoniana</i> .....	170	<i>Eucalyptus grandis</i> .....	193
<i>E. maculata</i> .....	172	<i>Eucalyptus intermedius</i> .....	XII
<i>E. radiata</i> .....	168	<i>Eucalyptus macula</i> .....	41
<i>E. urophylla</i> .....	143, 170	<i>Eucalyptus pentaleuca</i> .....	193
<i>Elaeagnaceae</i> .....	20	<i>Eucalyptus robusta</i> .....	196
<i>Elaphomyces</i> spp. ....	171	<i>Eucalyptus tereticornis</i> .....	193
<i>Elaphomycetaceae</i> .....	26	<i>Eucalyptus urophylla</i> .....	36
<i>Elasmomyces</i> .....	25, 26, 119, 127	<i>Eudesmia</i> .....	168
<i>Elasmomyces</i> sp. ....	123	<i>Euphorbiaceae</i> .....	21, 90
<i>Elasmomycetaceae</i> .....	25	<i>Eutaxia</i> .....	22
<i>Elderia</i> .....	25	<b>F. saligna</b> .....	92
<i>Endogonaceae</i> .....	27	<i>Fabaceae</i> .....	90, 92, 99, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 165, 176
<i>Endogone</i> .....	27	<i>Fagaceae</i> .....	18, 21, 90
<i>Endogone flamicorona</i> .....	30	<i>Fagus</i> .....	21
<i>Endogone</i> sp. ....	32	<i>Fagus sylvatica</i> .....	30, 31
<i>Engelhardtia</i> .....	21	<i>Faurea</i> .....	23, 99
<i>Enterobacter</i> sp. ....	32	<i>Faurea saligna</i> .....	90, 97
<i>Entoloma</i> .....	26	<i>Festuca</i> .....	23
<i>Entolomataceae</i> .....	26	<i>Fischerula</i> .....	25
<i>Epacridaceae</i> .....	20	<i>Frangula</i> .....	23
<i>Eperua</i> .....	19	<i>Frankia</i> .....	53, 171, 172, 189
<i>Ericaceae</i> .....	14, 16, 20, 21	<i>Fraxinus</i> .....	22
<i>Erythrophleum</i> .....	19	<i>Fumana</i> .....	20
<i>Erythrophleum africanum</i> .....	112	<b>G. africanum</b> .....	92, 112
<i>Erythrophleum succirubrum</i> .....	91	<i>G. buchholzianum</i> .....	97
<i>Erythroxylaceae</i> .....	21	<i>G. demonstrans</i> .....	95
<i>Eucalypteae</i> .....	168	<i>G. dewevrei</i> .....	95, 103
<i>Eucalyptus</i> .....	18, 22, 164, 168, 193, 194, 195, IX	<i>G. intermedius</i> .....	121
<i>Eucalyptus apodophyla</i> .....	193	<i>G. intraradices</i> .....	33, 174
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> .....	74, 78, 90, 193	<i>G. limba</i> .....	95
<i>Eucalyptus citriodora</i> .....	193	<i>G. mosseae</i> .....	172, 183
<i>Eucalyptus diversicolor</i> .....	32		

<i>G. ogoonense</i> .....	95	<i>Glomus intraradices</i> .....	32, 33, 174
<i>G. sepium</i> .....	188	<i>Glomus mosseae</i> .....	29, 32, 33
<i>Ganoderma lucidum</i> .....	194	<i>Glomus versiforme</i> .....	29
<i>Gastroboletus</i> .....	26	<i>Glycine max</i> .....	33
<i>Gastrolobium</i> .....	22	<i>Glycoxylon</i> .....	24
<i>Gaultheria</i> .....	21	<i>Gnetaceae</i> .....	21, 90, 91, 92, 97, 99
<i>Gautiera</i> .....	27	<i>Gnetum</i> .....	21, 99
<i>Geastrum</i> .....	141	<i>Gnetum africanum</i> ....	90, 97, 112, 131
<i>Gelopellidaceae</i> .....	26	<i>Gnetum</i> sp. ....	97
<i>Gelopellis</i> .....	26	<i>Gomphaceae</i> .....	26
<i>Genea</i> .....	25	<i>Gomphidiaceae</i> .....	26
<i>Geneaba</i> .....	25	<i>Gomphidius</i> .....	26
<i>Geneaceae</i> .....	25	<i>Gompholobium</i> .....	22
<i>Geoglossaceae</i> .....	25	<i>Gomphus</i> .....	26
<i>Geoglossum</i> .....	25	<i>Goodenia</i> .....	21
<i>Geopora</i> .....	25	<i>Goodeniaceae</i> .....	21
<i>Geosiphon pyriforme</i> .....	30	<i>Graffenrieda</i> .....	21
<i>Gigasperma</i> .....	27	<i>Grossulariaceae</i> .....	21
<i>Gigaspora</i> .....	28	<i>Guapira</i> .....	22
<i>Gigaspora margarita</i> .....	30, 32	<i>Gummiglobus</i> .....	26
<i>Gilbertiodendron</i> .....	19, 99	<i>Gymnohydnotrya</i> .....	25
<i>Gilbertiodendron brachystegioides</i> .....	95	<i>Gymnomyces</i> .....	26
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> .....	91, 101, 102, 112, 131	<i>Gymnostoma</i> .....	171
<i>Gilbertiodendron limba</i> .....	108, 115	<i>Gyrodon</i> .....	26, 127, 197
<i>Gilbertiodendron</i> sp. ....	95	<i>Gyrodon cupreus</i> .....	121, 130
<i>Gilbertiodendron</i> spp. ....	112	<i>Gyrodon intermedius</i> .....	XII
<i>Gleditsia</i> .....	19	<i>Gyromitra</i> .....	25
<i>Gliophorus</i> .....	26	<i>Gyroporus</i> .....	26, 118, 127
<i>Gliricidia sepium</i> .....	188	<i>Gyroporus microsporus</i> .....	121, 130
<i>Glomus caledonium</i> .....	32	<b>Hammamelidaceae</b> .....	21
<i>Glomus clarum</i> .....	32	<i>Hardenbergia</i> .....	22
<i>Glomus deserticola</i> .....	32	<i>Hebeloma</i> .....	26
<i>Glomus fasciculatum</i> .....	32	<i>Hebeloma cylindrosporum</i> .....	42
<i>Glomus fistulosum</i> .....	32	<i>Hebeloma sacchariolens</i> .....	148

<i>Hebelome crustuliniforme</i> .....	31, 42	<i>I. dalziellii</i> .....	95, 115, 116
<i>Heimiella</i> .....	26	<i>I. doka</i> .....	95
<i>Helianthemum</i> .....	18, 20	<i>Idiogenes</i> .....	168
<i>Helianthemum chamaecistus</i> .....	143	<i>Ilex</i> .....	18
<i>Helichrysum</i> .....	19	<i>Inocybe</i> .....	26, 127, 129, 142
<i>Helipterum</i> .....	19	<i>Inocybe</i> sp. ....	123, VI
<i>Helvella</i> .....	25	<i>Intsia</i> .....	19
<i>Helvellaceae</i> .....	25	<i>Ipomoea batatas</i> .....	32
<i>Heritiera utilis</i> .....	115	<i>Isoberlinia</i> .....	11, 19, 90, 91, 99, 101, 117, 173
<i>Homogyne</i> .....	19	<i>Isoberlinia angolensis</i> .....	95
<i>Hopea</i> .....	20, 172, 173	<i>Isoberlinia dalziellii</i> .....	74, 108, 179
<i>Hopea odorata</i> .....	173	<i>Isoberlinia doka</i> .....	74, 109, 115, 116, 192, XI
<i>Hopea</i> spp. ....	172	<i>J. paniculata</i> .....	95
<i>Horakiella</i> .....	27	<i>J. seretii</i> .....	95
<i>Hordeum vulgare</i> .....	33	<i>Jacksonia</i> .....	22
<i>Hudsonia</i> .....	20	<i>Jafneadelphus</i> .....	25
<i>Humaria</i> .....	25	<i>Juglandaceae</i> .....	21
<i>Humidicutis</i> .....	26	<i>Juglans</i> .....	21
<i>Hydnaceae</i> .....	26	<i>Julbernardia</i> .....	19, 90, 99, 101
<i>Hydnangium</i> .....	27	<i>Julbernardia globiflora</i> .....	95
<i>Hydnangium carneum</i> .....	169	<i>Julbernardia seretii</i> .....	101, 131
<i>Hydnellum</i> .....	26	<i>Julbernardia</i> spp. ....	102, 112
<i>Hydnobolites</i> .....	25	<i>Juniperus</i> .....	20
<i>Hydnocystis</i> .....	25	<i>Kalmia</i> .....	21, 24
<i>Hydnotrya</i> .....	25	<i>Kennedya</i> .....	22
<i>Hydnotryopsis</i> .....	25	<i>Keteleeria</i> .....	23
<i>Hydnum</i> .....	26, 118	<i>Khaya senegalensis</i> .....	117
<i>Hygrocybe</i> .....	26	<i>Klebsiella pneumoniae</i> .....	32
<i>Hygrophoraceae</i> .....	26	<i>Klebsiella</i> sp. ....	32
<i>Hygrophorus</i> .....	26	<i>Kobresia</i> .....	20
<i>Hymenochetaceae</i> .....	127	<i>Kunzea</i> .....	22
<i>Hymenogaster</i> .....	26		
<i>Hymenogaster albellus</i> .....	169		
<i>Hypholoma fasciculare</i> .....	14		
<i>Hysterangiaceae</i> .....	26		
<i>Hysterangium</i> .....	26		

<i>L. aff. pulchrispermus</i> .....	123	<i>Larix</i> .....	23
<i>L. bicolor</i> .....	34	<i>Lasiopetalum</i> .....	24
<i>L. cf. brunnescens</i> .....	123	<i>Lasiopetalum behrii</i> .....	90
<i>L. cf. caperatus</i> .....	123	<i>Lauraceae</i> .....	21, 90, 193
<i>L. deterrimus</i> .....	35	<i>Leccinum</i> .....	26, 118
<i>L. goossensiae</i> .....	123	<i>Leccinum sp.</i> .....	121, 127, 137
<i>L. gymnocarpoides</i> .....	195	<i>Lechea</i> .....	20
<i>L. gymnocarpus</i> .....	173	<i>Ledum</i> .....	24
<i>L. hispidus</i> .....	123	<i>Leotia</i> .....	25
<i>L. melanogalus</i> .....	123	<i>Lepista</i> .....	27
<i>L. multiflora</i> .....	97	<i>Leptolaena</i> .....	24, 99
<i>L. pelliculatus</i> .....	123	<i>Leptolaena paucifolia</i> .....	97
<i>L. ruvubuensi</i> .....	123	<i>Leptolaena sp.</i> .....	97
<i>L. salmonicolor</i> .....	35	<i>Leptonia</i> .....	26
<i>L. zenkeri</i> .....	123	<i>Leptospermum</i> .....	22
<i>Labyrinthomyces</i> .....	25	<i>Leucocortinarius</i> .....	26
<i>Laccaria</i> .....	27, 84	<i>Leucogaster</i> .....	26
<i>Laccaria bicolor</i> .....	30, 31, 34	<i>Leucogasteraceae</i> .....	26
<i>Laccaria fraterna</i> .....	32	<i>Leucopaxillus</i> .....	27
<i>Laccaria laccata</i> .....	25, 32, 39, 169	<i>Leucophleps</i> .....	26
<i>Lactarius</i> .....	27, 50, 117, 118, 127, 137, 142	<i>Leucothoe</i> .....	21
<i>Lactarius annulatoangustifolius</i> ..	123, 130	<i>Limacella</i> .....	25
<i>Lactarius deliciosus</i> .....	35, 196	<i>Lithocarpus</i> .....	21
<i>Lactarius gymnocarpus</i> .....	123, 128, 130, 195, VI, X	<i>Lithocarpus sundaicus</i> .....	90
<i>Lactarius pulchrispermus</i> .....	130	<i>Lobelia</i> .....	20
<i>Lactarius rubrocinctus</i> .....	30	<i>Lonchocarpus</i> .....	22
<i>Lactarius rufus</i> .....	32, 39	<i>Lycoperdaceae</i> .....	26
<i>Lactarius sect. Plinthogali</i> .....	119, 123, 132, IV	<i>Lycoperdon</i> .....	26
<i>Lactarius sp.</i> .....	124	<i>Lycopersicum esculentum</i> .....	32, 33
<i>Lactarius virescens</i> .....	172	<b>M.</b> <i>acuminata</i> .....	92
<i>Lactarius zenkeri</i> .....	130	<i>M. africanus</i> .....	173
<i>Lamprospora</i> .....	25	<i>M. bisulcata</i> .....	95
		<i>M. elegans</i> .....	92
		<i>M. hypopitys</i> .....	37

<i>M. kerstingii</i> .....	57, 188	<i>Monotoideae</i> .....	193
<i>M. kerstinguii</i> .....	92, 117	<i>Monotropa</i> .....	21
<i>M. letestui</i> .....	95	<i>Monotropa hypopitys</i> .....	37
<i>Macowanites</i> .....	27	<i>Monotropaceae</i> .....	14, 16
<i>Malajczukia</i> .....	27	<i>Morus alba</i> .....	32
<i>Malus</i> .....	23	<i>Mucilopilus</i> .....	127
<i>Malvaceae</i> .....	21	<i>Mucilopus</i> sp. ....	121
<i>Manilkara</i> .....	24, 99	<i>Muciturbo</i> .....	25
<i>Manilkara</i> sp. ....	90, 97	<i>Mukagomyces</i> .....	25
<i>Mansonia altissima</i> .....	115	<i>Mycelis</i> .....	19
<i>Marquesia</i> .....	20, 99, 101, 173	<i>Mycena</i> .....	138
<i>Marquesia macroura</i> .....	92, 173	<i>Mycoclelandia</i> .....	25
<i>Martellia</i> .....	26	<i>Mycolevis</i> .....	19, 26
<i>Medicago sativa</i> .....	32	<i>Myrtaceae</i> ....	18, 22, 90, 165, 168, 193
<i>Melaleuca</i> .....	22, 168	<i>Myrtoideae</i> .....	168
<i>Melaleuca leucodendron</i> ..	73, 74, 78, 193	<i>Neea</i> .....	22
<i>Melaleuceae</i> .....	168	<i>Nothocastoreum</i> .....	26
<i>Melanogaster</i> .....	26	<i>Nothofagus</i> .....	21
<i>Melanogastraceae</i> .....	26	<i>Nyctaginaceae</i> .....	22, 90
<i>Melastomataceae</i> .....	21	<i>Octavianina</i> .....	26
<i>Meliaceae</i> .....	21	<i>Octavianinaceae</i> .....	26
<i>Mesophellia</i> .....	26	<i>Oleaceae</i> .....	22
<i>Mesophelliaceae</i> .....	26	<i>Opercularia</i> .....	24
<i>Microberlinia</i> .....	99, 193	<i>Opercularia varia</i> .....	90
<i>Mimosaceae</i> .....	193	<i>Orchidaceae</i> .....	14, 16, 35, 37
<i>Mimosoideae</i> .....	21, 90, 92, 176, 182	<i>Ostrya</i> .....	19
<i>Mirbelia</i> .....	22	<i>Ostryopsis</i> .....	19
<i>Monocalyptus</i> .....	168, 169	<i>Owenia</i> .....	21
<i>Monopetalanthus</i> .....	19, 99	<i>Oxylobium</i> .....	22
<i>Monopetalanthus microphyllus</i> .....	95	<i>P. abies</i> .....	35
<i>Monopetalanthus</i> sp. ....	95, 96, 193	<i>P. albus</i> .....	169, 181, 183, 184
<i>Monotes</i> .....	20, 99, 101, 173, 193	<i>P. angolensis</i> .....	92
<i>Monotes africana</i> .....	92		
<i>Monotes elegans</i> .....	173		
<i>Monotes kerstingii</i> .....	90, 109, 115, 116, 173		

<i>P. aurantioscabrosus</i> .....	170	<i>Paxillaceae</i> .....	26
<i>P. caribaea</i> .....	165, 166	<i>Paxillus</i> .....	26, 36
<i>P. coeruleum</i> .....	134, 139, 181	<i>Paxillus involutus</i> .....	31, 36, 39, 148
<i>P. elliotii</i> .....	168	<i>Pelligriniodendron</i> .....	19, 98, 99
<i>P. filamentosus</i> .....	36	<i>Pelligriniodendron diphyllum</i> .....	96, 115
<i>P. flagrans</i> .....	96	<i>Pennidetum americanum</i> .....	32
<i>P. fluorescens</i> .....	33	<i>Pericopsis</i> .....	22, 99
<i>P. involutus</i> .....	36	<i>Pericopsis angolensis</i> .....	90, 92, 96, 188
<i>P. kesiya</i> .....	165, 166	<i>Peziza</i> .....	25
<i>P. microcarpus</i> .....	169, 183	<i>Pezizaceae</i> .....	25
<i>P. oocarpa</i> .....	165	<i>Phallus (Dictyophora) indusiatus</i> .....	196
<i>P. radiata</i> .....	165, 168, 169	<i>Phlebopus</i> .....	26, 197
<i>P. ravenelii</i> .....	121	<i>Phelbiopsis gigantea</i> .....	14
<i>P. rubicundulus</i> .....	36	<i>Phellodon</i> .....	26
<i>P. sudanicus</i> .....	197	<i>Phillipsia</i> .....	25
<i>P. tinctorius</i> .....	34, 36, 52, 82, 143, 165, 166, 168, 170, 171, 183	<i>Phlebopus sudanicus</i> ...	195, 197, X, XII
<i>Pachyphloeus</i> .....	25	<i>Phylanthaceae</i> .....	23, 90, 91, 92, 96, 99, 109, 110, 111, 115, 119, 173, 176, 180, 181, 192, 193
<i>Paenibacillus brasiliensis</i> .....	33	<i>Phyllodinae</i> .....	182
<i>Paenibacillus</i> sp. ....	32, 33	<i>Phylloporus</i> .....	26
<i>Pakaraimaea</i> .....	20	<i>Phylloporus</i> spp. ....	172
<i>Pakaraimaea dipterocarpacea</i> .....	14	<i>Picea</i> .....	23
<i>Papilionoideae</i> ..	18, 22, 90, 91, 92, 96, 99, 176, 188	<i>Picea abies</i> .....	30, 31
<i>Paraberlinia</i> .....	19	<i>Picoa</i> .....	25
<i>Paraberlinia bifoliolata</i> .....	96	<i>Piloderma</i> .....	26
<i>Paradoxa</i> .....	25	<i>Pimelia</i> .....	24
<i>Paramacrolobium</i> .....	19, 99	<i>Pimelia spathulata</i> .....	90
<i>Paramacrolobium coeruleum</i> .....	73, 96, 115, 136, 138, 180, 181	<i>Pinaceae</i> .....	18, 23, 90, 165, 193
<i>Paramacrolobium</i> spp. ....	131	<i>Pinus</i> .....	23, 193
<i>Parkia biglobosa</i> .....	117	<i>Pinus caribaea</i> .....	73, 78, 90, 167, 193
<i>Parrotia</i> .....	21	<i>Pinus kesiya</i> .....	XI
<i>Pasania</i> .....	21	<i>Pinus patula</i> .....	193
<i>Paurocotyis</i> .....	25	<i>Pinus pinaster</i> .....	42
		<i>Pinus radiata</i> .....	32

<i>Pinus strobus</i> .....	30	<i>Poranthera microphylla</i> .....	90
<i>Pinus sylvestris</i> .....	30, 31, 32, 35, 41	<i>Porphyrellus</i> .....	127
<i>Pinus taeda</i> .....	143	<i>Porphyrellus niger</i> .....	130
<i>Piptadeniastrum africanum</i> .....	115	<i>Porphyrellus</i> sp. ....	121
<i>Pisolithaceae</i> .....	26	<i>Prosopis africana</i> .....	112, 117
<i>Pisolithus</i> .....	26, 34, 49, 50, 75, 79, 84, 118, 142, 169, 170, 171, 183, 184	<i>Proteaceae</i> .....	23, 90, 91, 92, 97, 99
<i>Pisolithus albus</i> .....	28, 32, 169, 174, 180, 184, 185, 186, 187	<i>Prunus</i> .....	23
<i>Pisolithus kisslingi</i> .....	170	<i>Pseudohysterangium</i> .....	26
<i>Pisolithus</i> sp. ..	32, 36, 41, 180, 195, I, XI	<i>Pseudolarix</i> .....	23
<i>Pisolithus</i> spp. ....	32, 82	<i>Pseudomonas</i> .....	30
<i>Pisolithus stobus</i> .....	57, I	<i>Pseudomonas fluorescens</i> .....	31, 32, 33
<i>Pisolithus tinctorius</i> .....	25, 34, 36, 40, 148, 165, 167, 169, 184	<i>Pseudomonas monteilii</i> .....	32
<i>Pisonia</i> .....	22	<i>Pseudomonas putida</i> .....	32, 33
<i>Pisonia grandis</i> .....	35, 90	<i>Pseudomonas resinovorans</i> .....	32
<i>Platanaceae</i> .....	23	<i>Pseudomonas</i> sp. ....	31, 32, 33
<i>Platanus</i> .....	23	<i>Pseudomonas stutzeri</i> .....	28
<i>Platylobium</i> .....	22	<i>Pseudoplectania</i> .....	25
<i>Platysace heterophylla</i> .....	90	<i>Pseudotsuga</i> .....	23, 41
<i>Plectania</i> .....	25	<i>Pseudotsuga menziesii</i> .....	31
<i>Plutaceae</i> .....	118	<i>Psiloxylloideae</i> .....	168
<i>Poaceae</i> .....	23	<i>Pterocarpus erinaceus</i> .....	112, 117
<i>Podohydngium</i> .....	27	<i>Pterocarya</i> .....	21
<i>Podolepis</i> .....	19	<i>Pterospora</i> .....	21
<i>Polygala</i> .....	23	<i>Pultenaea</i> .....	22
<i>Polygalaceae</i> .....	23	<i>Pulveroboletus</i> .....	26, 127
<i>Polygonaceae</i> .....	23, 90	<i>Pulveroboletus</i> aff. <i>tritiniensis</i> .....	121
<i>Polygonum</i> .....	23	<i>Pulvinia</i> .....	25
<i>Polyporaceae</i> .....	27, 194	<i>Purshia</i> .....	23
<i>Pomaderris</i> .....	23	<i>Pyrenogaster</i> .....	25
<i>Pomaderris aspera</i> .....	90	<i>Pyrola</i> .....	21
<i>Populus</i> .....	24	<i>Pyronemataceae</i> .....	25
<i>Poranthera</i> .....	21	<i>Pyrus</i> .....	23
		<b>Quadrifera</b> .....	26
		<i>Quercus</i> .....	18, 21
		<i>Quercus agrifolia</i> .....	143

<i>R</i> aff. <i>annulata</i> .....	128	<i>Rubiaceae</i> .....	24, 90
<i>R</i> aff. <i>parasitica</i> .....	124	<i>Rubinoboletus</i> .....	26
<i>R</i> aff. <i>pruinata</i> .....	124	<i>Rubus</i> .....	23
<i>R. cellulata</i> .....	124	<i>Russula</i> .....	27, 43, 52, 58, 117, 118, 127, 137, 142, 195
<i>R. cf. radicans</i> .....	124	<i>Russula</i> aff. <i>annulata</i> .....	124, VI
<i>R. congoana</i> .....	124	<i>Russula annulata</i> .....	124, 128, 130
<i>R. discopus</i> .....	124	<i>Russula discopus</i> .....	128, 130
<i>R. leguminosarum</i> .....	33	<i>Russula liberiensis</i> .....	130
<i>R. liberiensis</i> .....	124	<i>Russula pseudopurpurea</i> .....	130
<i>R. meleagris</i> .....	124	<i>Russula</i> sect. <i>Archaeinae</i> sp. ..	119, 132, IV
<i>R. parasitica</i> .....	42, 124	<i>Russula</i> sp. ....	124, 125
<i>Radiigera</i> .....	25	<i>Russula</i> sp. nov. aff. <i>sesenagula</i> ...	119, 124
<i>Ramaria</i> .....	26	<i>Russula</i> sp. nov. <i>Archaeina</i> .....	124
<i>Ramariopsis</i> .....	26	<i>Russula</i> spp. ....	172
<i>Randia</i> .....	24	<i>Russulaceae</i> .....	27, 118, 127, 134, 135, 137, 139
<i>Ranunculaceae</i> .....	23	<i>S.</i> aff. <i>echinatus</i> .....	122
<i>Reddellomyces</i> .....	25	<i>S. exinvolucrata</i> .....	98
<i>Rhamnaceae</i> .....	23, 90	<i>S. grandifolia</i> .....	98
<i>Rhamnus</i> .....	23	<i>S. luteolus</i> .....	122
<i>Rhizobium</i> .....	33	<i>S. microphylla</i> .....	98
<i>Rhizobium meliloti</i> .....	32	<i>S. multiflora</i> .....	98
<i>Rhizopogon</i> .....	26, 42, 166	<i>S. oblongifolia</i> .....	98
<i>Rhizopogon luteolus</i> .....	32, 167	<i>Salicaceae</i> .....	24
<i>Rhizopogon</i> spp. ....	35, 82, 165, 169	<i>Salix</i> .....	24
<i>Rhizopogon vinicolor</i> .....	32	<i>Sambucus</i> .....	20
<i>Rhodocybe</i> .....	26	<i>Sapindaceae</i> .....	24, 90
<i>Rhododendron</i> .....	21	<i>Sapotaceae</i> .....	24, 90, 91, 92, 97, 99
<i>Rhodotorulla</i> spp. ....	28	<i>Sarcocypha</i> .....	25
<i>Ribes</i> .....	21	<i>Sarcodes</i> .....	21
<i>Robinia</i> .....	22	<i>Sarcolaena</i> .....	22, 99
<i>Rosa</i> .....	23	<i>Sarcolaena eriophora</i> .....	97
<i>Rosaceae</i> .....	23		
<i>Royoungia</i> .....	26		
<i>Rozites</i> .....	26		
<i>Rubia</i> .....	24		

<i>Sarcolaena multiflora</i> .....	90	<i>Shorea leprosula</i> .....	173
<i>Sarcolaenaceae</i> .....	24, 90, 91, 92, 97, 98, 99	<i>Shorea parvifolia</i> .....	141
<i>Sarcoscyphaceae</i> .....	25	<i>Shorea</i> spp. ....	172
<i>Sarcosphaera</i> .....	25	<i>Silene</i> .....	20
<i>Schizolaena</i> .....	24, 99	<i>Solunum tuberosum</i> .....	32
<i>Schizolaena elongata</i> .....	98	<i>Sophoraceae</i> .....	96
<i>Schizolaena</i> sp. ....	98	<i>Sorbus</i> .....	23
<i>Scleroderma</i> ....	27, 43, 50, 75, 84, 117, 118, 127, 137, 141, 142, 169, 170, 171	<i>Sorghum bicolor</i> .....	33
<i>Scleroderma bermudense</i> .....	38, 57	<i>Sorghum</i> sp. ....	33
<i>Scleroderma capense</i> .....	195	<i>Sphaerosoma</i> .....	25
<i>Scleroderma cepa</i> .....	196	<i>Sphaerosporella</i> .....	25
<i>Scleroderma dictyosporum</i> .....	55, 57, 121, 128, 130, 146, 150, 161, 162, 177, 178, 179, 180, 184, 185	<i>Sphaerozone</i> .....	25
<i>S. dictyosporum</i> ....	129, 148, 149, 151, 157, 170, 174, 178, 180, 181, 183, II	<i>Spyridium</i> .....	23
<i>Scleroderma leave</i> .....	169	<i>Stephanopus</i> .....	26
<i>Scleroderma</i> sp. ....	57, 112, 121, 122, 174, 175, 178, 179	<i>Stephanospora</i> .....	27
<i>Scleroderma</i> spp. ...	32, 82, 165, 170, 171	<i>Stephanosporaceae</i> .....	27
<i>Scleroderma verrucosum</i> ..	25, 36, 57, 128, 130, 150, 170, 172, 177, 180, 184, VII	<i>Stephensia</i> .....	25
<i>Sclerodermataceae</i> .....	27, 57, 122, 137, 139, 157, 177	<i>Sterculiaceae</i> .....	24, 90
<i>Sclerogaster</i> .....	26, 127	<i>Streptomyces coelicolor</i> .....	33
<i>Sclerogaster</i> sp. ....	122,	<i>Streptomyces</i> sp. ....	31
<i>Sclerogone</i> .....	27	<i>Strobilomyces</i> .....	27, 118, 127
<i>Scutellospora</i> .....	30	<i>Strobilomyces costatispora</i> .....	122, 130
<i>Sebacina</i> .....	27, 118	<i>Strobilomyces echinatus</i> .....	131
<i>Sebacineae</i> .....	27	<i>Strobilomyces luteolus</i> .....	131, 196
<i>Sedecula</i> .....	27	<i>Strobilomyces</i> sp. ....	122
<i>Sedeculaceae</i> .....	27	<i>Strobilomycetaceae</i> .....	27
<i>Setchelliogaster</i> .....	26	<i>Stylidiaceae</i> .....	24
<i>Shepherdia</i> .....	20	<i>Stylidium</i> .....	24
<i>Shorea</i> .....	20, 172	<i>Suillus</i> .....	26, 42, 43, 141
		<i>Suillus bevinii</i> .....	167
		<i>Suillus bovinus</i> ...	30, 31, 32, 39, 41, 167
		<i>Suillus granulatus</i> .....	196, XI
		<i>Suillus luteus</i> .....	32
		<i>Suillus</i> spp. ....	35, 165, 169
		<i>Symphomyrtus</i> .....	168, 169

<i>T. Africana</i> .....	133	<i>Tricholomopsis</i> .....	27
<i>T. brunneocystidi</i> .....	133	<i>Trichophaea</i> .....	25
<i>T. capitata</i> .....	133	<i>Trifolium pratense</i> .....	33
<i>T. moreliana</i> .....	96	<i>Trifolium</i> sp. ....	33
<i>Terfezia</i> .....	25	<i>Trifolium</i> spp. ....	32
<i>Terfeziaceae</i> .....	25	<i>Trigonobalus</i> .....	21
<i>Tetraberlinia</i> .....	19, 99, 193	<i>Tristania</i> .....	22
<i>Tetraberlinia bifoliolata</i> .....	91, 96	<i>Triticum aestivum</i> .....	33
<i>Thaxterogaster</i> .....	26	<i>Truncollumella</i> .....	26
<i>Thelephora</i> .....	27, 35, 42, 43, 52, 58, 75, 84, 112, 118, 125, 127, 138, 142	<i>Trymalium</i> .....	23
<i>Thelephora ramarioides</i> .....	183	<i>Tsuga</i> .....	23
<i>Thelephora</i> spp. ....	171	<i>Tuber</i> .....	25
<i>Thelephora terrestris</i> .....	25, 36, 52, 167	<i>Tuberaceae</i> .....	25
<i>Thelephoraceae</i> .....	27, 43, 127, 129, 133, 135, 137, 138, 139, 157, 172	<i>Tuberaria</i> .....	20, 23
<i>Thermus aquaticus</i> .....	63	<i>Tubosaeta</i> .....	50, 118, 127
<i>Thomasia</i> .....	24	<i>Tubosaeta brunneosetosa</i> .....	122, 128, 131, 195, IV, X
<i>Thymelaeaceae</i> .....	24, 90	<i>Tulasnella irregularis</i> .....	118
<i>Thymeliaceae</i> .....	24	<i>Tylopilus</i> .....	26, 127
<i>Tilia</i> .....	21	<i>Tylopilus</i> cf. <i>tenuis</i> .....	122
<i>Thiliaceae</i> .....	21	<i>Tylopilus</i> sp. ....	122
<i>Timgrovea</i> .....	26	<b>U. benguelensis</b> .....	96
<i>Tomentella</i> .....	27, 118, 127, 137, 138	<i>U. bojeri</i> .....	96, 143, 174, 175
<i>Tomentella furcata</i> .....	133	<i>U. chevalieri</i> .....	96, 114, 115
<i>Torrendia</i> .....	25	<i>U. esculenta</i> .....	115, 134, 139
<i>Torrubia</i> .....	22	<i>U. ferruginea</i> .....	96
<i>Toubaouate</i> .....	19, 99	<i>U. guineensis</i> .....	57, 96, 101, 112, 115, 117, 131, 132, VII
<i>Toubaouate brevipaniculata</i> .....	96	<i>U. kirkinia</i> .....	97
<i>Trappea</i> .....	26	<i>U. littoralis</i> .....	97
<i>Trichoglossum</i> .....	25	<i>U. nitida</i> .....	97
<i>Tricholoma</i> ..	27, 58, 118, 127, 129, 138	<i>U. pilosa</i> .....	97
<i>Tricholoma</i> sp. ....	126	<i>U. robynsii</i> .....	97
<i>Tricholomataceae</i> .....	27, 118, 127, 138, 139	<i>U. sansibarica</i> .....	97

<i>U. somon</i> .....	97, 117, 174, 181	<i>Vatica</i> .....	20
<i>U. staudtii</i> .....	97	<i>Vicia</i> .....	22
<i>U. thouarsii</i> .....	97	<i>Viminaria</i> .....	22
<i>U. togoensis</i> .....	97		
<i>U. vanhouttei</i> .....	97	<b>Waitzia</b> .....	19
<i>Uapaca</i> .....	18, 23, 99, 101, 165, 173, 188, 192	<i>Wakefieldia</i> .....	27
<i>Uapaca acuminata</i> .....	96	<i>Wilcoxina</i> .....	25
<i>Uapaca bojeri</i> .....	174, 175	<i>Wollemia</i> .....	18
<i>Uapaca chevalieri</i> .....	109		
<i>Uapaca esculenta</i> ...	110, 135, 136, 138	<b>X</b> aff. <i>subspinulosus</i> .....	122
<i>Uapaca guineensis</i> .....	17, 90, 110, 113, 114, 115, 116, 119, 128, 129, 131, 133, IV, V, VI	<i>X. spinulosus</i> .....	122
<i>Uapaca heudelotii</i> .....	111, 115, IV, VI	<i>X. subspinulosus</i> .....	122
<i>Uapaca somon</i> .....	73, 111, 115, 116, 180, 181, III	<i>Xanthoconium</i> .....	26
<i>Uapaca</i> sp. ....	57	<i>Xerocomus</i> .....	26, 118, 127, 137
<i>Uapaca staudii</i> .....	143	<i>Xerocomus</i> aff. <i>Hypoxanthus</i> .....	122
<i>Ulmaceae</i> .....	24	<i>Xerocomus hypoxanthus</i> .....	128
<i>Ulmus</i> .....	24	<i>X. hypoxanthus</i> .....	128
<i>Unicola paniculata</i> .....	32	<i>Xerocomus</i> sp. ....	122
		<i>Xerocomus spinulosus</i> .....	122, 131
<b>Vaccinium</b> .....	21	<i>Xerocomus subspinulosus</i> ..	122, 128, 131
<i>Vateria</i> .....	20	<i>Xyloolaena</i> .....	24, 99
<i>Vateriopsis</i> .....	20	<i>Xyloolaena humbertii</i> .....	98
		<b>Zea mays</b> .....	32
		<i>Zelleromyces</i> .....	26

# Glossaire

## **Angiospermes**

Sous-embranchement du règne végétal possédant des organes reproducteurs condensés en une fleur et des graines enfermées dans un fruit.

## **Apoplasme**

L'ensemble des espaces « libres » constituées des parois pecto-cellulosiques, du périplasme, des méats et des lacunes cellulaires.

## **Arbres feuillus**

Arbres appartenant aux Angiospermes dont les feuilles sont généralement larges.

## **Arbres résineux**

Arbres conifères appartenant aux Gymnospermes dont les feuilles sont sous forme d'écailles ou d'aiguilles ; ils possèdent des cellules sécrétrices de résines dans leurs feuilles ou bois et dans leurs écorces.

## **Ascomycètes ou Ascomycota**

Division (ou phylum) des champignons caractérisés par des spores formées à l'intérieur des asques et produisant des sporophores comestibles ou non.

## **Autotrophie**

Mode de nutrition des organismes (ex. : plantes photoautotrophes, bactéries chimioautotrophes) qui tirent leur énergie et leur carbone de manière autonome.

## **Basidiomycètes ou Basidiomycota**

Division (ou phylum) des champignons caractérisés par des spores formées à l'extrémité de cellules spécialisées, les basides, produisant des sporophores comestibles ou non, et couramment appelés « champignons à chapeau ».

## **Bryophytes**

Embranchement du règne végétal possédant des spores sans tissus conducteurs.

## **Carpophore**

Synonyme de sporophore.

## **Champignons agaricoïdes**

Champignons appartenant à l'ordre des Agaricales.

### **Champignons bolétoïdes**

Champignons appartenant à l'ordre des Bolétales.

### **Champignons russuloïdes**

Champignons appartenant à l'ordre des Russulales.

### **Champignons sclérodermatoïdes**

Champignons appartenant à l'ordre des Sclérodermatales.

### **Champignons théléphoroïdes**

Champignons appartenant à l'ordre des Théléphorales.

### **Champignons tricholomatoïdes**

Champignons appartenant à l'ordre des Tricholomatales.

### **Éléments détersiles**

Ornementations fugaces (ex. : écailles, pruine) sur le chapeau, la marge, l'arête des lames chez les champignons.

### **Endosymbiotes**

Organismes (ex. : rhizobiums, champignons mycorhiziens à arbuscules) qui vivent à l'intérieur d'un autre organisme (ex. : légumineuses) dont ils dépendent pour leur survie.

### **Exsiccatum**

Champignon séché en vue de sa conservation.

### **Forêt claire**

Formation végétale mixte avec une strate graminéenne peu dense sous un peuplement forestier de 15 à 20 m de haut (AUBRÉVILLE, 1957).

### **Forêt-galerie ou galerie forestière**

Formation forestière relativement dense dans les bas-fonds et le long des cours d'eau ; leur lisière est en contact avec la savane.

### **Forêt ombrophile tropicale**

Biome des zones intertropicales caractérisé par une grande diversité de végétaux et d'animaux et un climat chaud et humide.

### **Forêt semi-caducifoliée ou semi-décidue**

Forêt caractérisée par un mélange d'essences à feuillage vert et d'essences à feuillage caduc pendant la saison sèche.

### **Forêt sempervirente**

Forêt caractérisée par des essences à feuillage toujours vert.

**Genet**

Individu génétique.

**Gléba**

Chair enfermant les asques ou basides contenant les spores, devenant pulvérulente ou mucilagineuse à maturité. La chair est entourée par le périidium.

**Gymnospermes**

Sous-embanchement du règne végétal possédant des ovules, puis des graines, portées sur des écailles plus ou moins ouvertes et non dans un fruit.

**Hétérotrophes**

Organismes qui tirent leur énergie et leur carbone d'organismes vivants (ex. : parasites, symbiotes) ou morts (ex. : saprophytes).

**Hyphosphère**

Volume de sol exploré par les hyphes des racines mycorhizées.

**Manteau fongique plectenchymateux**

Manteau fongique qui présente plusieurs assises d'hyphes ayant des sections variées.

**Manteau fongique pseudoparenchymateux**

Manteau fongique qui présente l'aspect d'un parenchyme avec plusieurs assises d'hyphes ayant des sections isodiamétriques.

**Miombo**

Type de forêt claire dominée par des espèces à ectomycorhizes appartenant au genre *Brachystegia*, *Julbernardia* et *Isoberlinia* en Afrique de l'Est.

**Mixotrophie**

Mode de nutrition des organismes photosynthétiques (ex. : Orchidacées) qui se nourrissent à la fois du carbone de la photosynthèse et du carbone fourni par le champignon (ex. : symbiotes, saprophytes) colonisant leurs racines.

**Mycorhizes arbutoïdes**

Ectendomycorhizes chez quelques rares Éricacées (ex. : *Arbutus unedo*), caractérisées par un réseau mycélien intercellulaire, des pénétrations intracellulaires (pelotons) et un manteau fongique peu épais autour des racines

**Mycorhizes éricoïdes**

Mycorhizes à pelotons chez la plupart des Éricacées, caractérisées par un enroulement intraracinaire des hyphes sur elles-mêmes (pelotons), avec peu ou pas de réseau mycélien intercellulaire et sans manteau fongique autour des racines.

### **Mycorhizes monotropoïdes**

Ectendomycorhizes chez les Pyrolacées (*Monotropa*, *Pyrola*), caractérisées par un réseau mycélien intercellulaire, des pénétrations intracellulaires (hyphes très courtes) et un manteau fongique mince autour des racines

### **Mycorhizes orchidoïdes**

Mycorhizes à pelotons chez les Orchidées, caractérisées par un enroulement intraracinaire des hyphes sur elles-mêmes (pelotons) avec peu ou pas de réseau mycélien intercellulaire et sans manteau fongique autour des racines.

### **Mycotrophie**

Mode de nutrition des organismes (ex. : Pinacées) dépendant fortement des mycorhizes pour leur croissance.

### **Mycohétérotrophie**

Mode de nutrition des organismes non chlorophylliens (ex. : Orchidées et Monotropacées) qui se nourrissent du carbone de plantes photosynthétiques grâce à des champignons (ex. : symbiotes, saprophytes) colonisant leurs racines.

### **Mycorhizosphère**

Volume de sol exploré par les mycorhizes.

### **Pathogène**

Organisme (ex. : champignons) qui se nourrit au dépend de la matière organique vivante.

### **Phanérogames**

Embranchement du règne végétal comportant deux sous-embranchements, les Angiospermes et les Gymnospermes ; plantes à graines.

### **Piléique**

Relatif au chapeau du champignon basidiomycète.

### **Pisolithe**

Nom commun des champignons appartenant au genre *Pisolithus*.

### **Ptéridophytes**

Embranchement du règne végétal dépourvu de graines mais possédant des tissus conducteurs.

### **Réserves cotylédonaires**

Réserves de nutriments contenus dans les cotylédons.

### **Rhizosphère**

Volume de sol exploré par les racines.

**Ribotype**

Type ribosomique basé sur des profils de restriction d'une portion des régions (ex. : ITS) de l'ADNr.

**Saprophyte**

Organisme (ex. : champignons) qui se nourrit au dépend de la matière organique morte.

**Sclérodermes**

Nom commun des champignons appartenant au genre *Scleroderma*.

**Spermaphytes ou spermatophytes**

Embranchement du règne végétal comportant trois sous-embranchements, les Angiospermes, les Gymnospermes et les Chlamydospermes ; plantes à fleurs.

**Sporophore**

Partie fructifère des champignons.

**Symplasma**

Ensemble des cytoplasmes cellulaires en communication par les plasmodesmes.

**Synthèse axénique**

Culture pure d'un organisme en l'absence de tout autre organisme.

# Table des matières

PRÉFACE .....	9	<i>Isolement du mycélium des spores</i> .....	50
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	11	<i>Caractérisation morphologique des ectomycorhizes et isolement du mycélium</i> .....	52
1. ÉTABLISSEMENT ET FONCTIONNEMENT DE LA SYMBIOSE ECTOMYCORHIZIENNE	13	<i>Isolement du mycélium des sclérotés</i> .....	55
Introduction .....	13	<i>Collection de champignons ectomycorhiziens en culture</i> .....	56
Principaux types de mycorhizes .....	13	Caractérisation moléculaire des sporophores et des ectomycorhizes .....	58
Symbiose ectomycorhizienne .....	17	<i>Récolte et conservation</i> .....	60
<i>Plantes hôtes</i> .....	18	<i>Extraction et purification de l'ADN total</i> .....	60
<i>Champignons</i> .....	24	<i>Quantification et vérification de la pureté de l'ADN extrait</i> .....	62
<i>Effet mycorhizosphère</i> .....	27	<i>Amplification enzymatique de l'ADN par PCR</i> .....	62
<i>Établissement</i> .....	33	Principe .....	62
Contrôle génétique .....	33	Milieu réactionnel .....	63
Spécificité d'hôtes .....	35	Conditions de la PCR .....	64
<i>Fonctionnement</i> .....	37	Migration par électrophorèse sur gel d'agarose .....	65
Alimentation hydrique .....	37	<i>Polymorphisme de longueur des fragments de restriction</i> .....	66
Nutrition minérale et organique .....	38	Principe .....	66
Importance des réseaux ectomycorhiziens .....	40	Milieu réactionnel .....	67
2. MÉTHODE D'ÉTUDE DES CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS ET DES ECTOMYCORHIZES	42	Migration des fragments par électrophorèse sur gel d'agarose .....	67
Introduction .....	42	<i>Séquençage de l'ADN</i> .....	68
Récolte, description et conservation des sporophores .....	43	Principe .....	68
<i>Sur le terrain</i> .....	44	Purification de l'ADN à séquencer .....	68
Récolte .....	44	Quantification de l'ADN .....	69
Annotation .....	44	Réaction de séquence .....	70
Photographie .....	45	Analyse des séquences .....	71
Transport des échantillons .....	45	Synthèse mycorhizienne .....	72
<i>En laboratoire</i> .....	45	<i>Synthèse axénique</i> .....	73
Fiche de description .....	45	Germination des graines .....	73
Représentation .....	45	Synthèse en tube .....	74
Description .....	46	Synthèse en boîte de Pétri .....	77
<i>Herbier</i> .....	46	<i>Synthèse non axénique</i> .....	79
<i>Recommandations</i> .....	47	Synthèse en minirhizotron .....	79
Isolement du mycélium des champignons ectomycorhiziens .....	48	Synthèse en sachet plastique .....	80
<i>Isolement du mycélium des sporophores</i> .....	48		

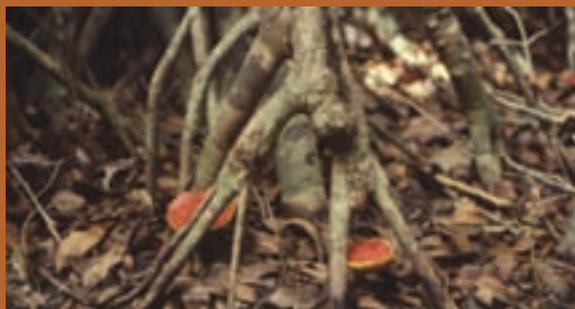
<i>Observation de la structure et de l'ultrastructure des ectomycorhizes</i> .....	80	<i>Uapaca guineensis</i> .....	110
Fixation .....	80	<i>Uapaca heudelotii</i> .....	111
Déshydratation et inclusion .....	81	<i>Uapaca somon</i> .....	111
Observation .....	81	Diversité des champignons ectomycorhiziens et des ectomycorhizes .....	111
Production d'inoculum et inoculation .....	81	<i>Sites visités</i> .....	112
<i>Inoculums naturels</i> .....	82	<i>Diversité des champignons ectomycorhiziens</i> .....	117
<i>Inoculums contrôlés</i> .....	82	<i>Diversité des ectomycorhizes</i> .....	131
Inoculum solide sur tourbe et vermiculite .....	83	Conclusion .....	140
Inoculum type bille d'alginate .....	84	4. ÉCOLOGIE DES CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS ASSOCIÉS À <i>AFZELIA AFRICANA</i> .....	141
<i>Supports cultureux pour la mycorhization contrôlée</i> .....	86	Introduction .....	141
Conclusion .....	86	Déterminisme de la séquence d'apparition des morphotypes ectomycorhiziens .....	144
3. DIVERSITÉ DES CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS ET DES ECTOMYCORHIZES DES ARBRES FORESTIERS NATIFS D'AFRIQUE DE L'OUEST .....	88	<i>Séquence d'apparition des morphotypes</i> .....	144
Introduction .....	88	<i>Stratégies de conservation et de dissémination des propagules</i> ...	148
Statut mycorhizien des forêts tropicales naturelles .....	89	<i>Compétitivité du champignon précoce théléphoroïde XM002</i> .....	151
Statut ectomycorhizien des arbres natifs d'Afrique tropicale .....	91	Compétition entre champignons précoces et tardifs .....	151
Distribution phytogéographique des arbres ectotrophes en Afrique tropicale .....	100	Compétitivité du champignon précoce dans des sols forestiers .....	152
Monodominance des arbres ectotrophes en Afrique tropicale .....	101	<i>Besoins en sucres des souches précoces et tardives</i> .....	159
Description botanique d'arbres ectotrophes en Afrique de l'Ouest ...	104	Conclusion .....	163
<i>Afzelia africana</i> .....	104	5. UTILISATION DES CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS EN FORESTERIE TROPICALE .....	164
<i>Afzelia bella</i> .....	105	Introduction .....	164
<i>Afzelia bracteata</i> .....	105	Pinaceae .....	165
<i>Anthonotha crassifolia</i> .....	106	Myrtaceae .....	168
<i>Anthonotha fragans</i> .....	106	Casuarinaceae .....	171
<i>Anthontha macrophylla</i> .....	106	Dipterocarpaceae .....	172
<i>Berlinia grandiflora</i> .....	107	Phyllanthaceae .....	173
<i>Cryptosepalum tetraphyllum</i> .....	107	Fabaceae .....	176
<i>Gilbertiodendron limba</i> .....	108	Caesalpinioideae .....	176
<i>Isoberlinia dalziellii</i> .....	108	Mimosoideae .....	182
<i>Isoberlinia doka</i> .....	109		
<i>Monotes kerstingii</i> .....	109		
<i>Uapaca chevalieri</i> .....	109		
<i>Uapaca esculenta</i> .....	110		

Papilionoideae .....	188	<i>Champignons associés à des arbres</i>	
Conclusion .....	188	<i>ouest-africains</i> .....	194
6. LES CHAMPIGNONS		<i>Champignons associés à des arbres</i>	
ECTOMYCORHIZIENS : UNE SOURCE		<i>exotiques</i> .....	195
DE CHAMPIGNONS COMESTIBLES .....	190	Quelques cas particuliers	
Introduction .....	190	de champignons comestibles .....	197
Situation géographique de la zone		<i>Phlebopus sudanicus</i> .....	197
d'étude .....	191	<i>Amanita bingensis</i> .....	197
Principaux types forestiers		<i>Gyrodon intermedius</i> ined. ....	197
concernés .....	192	Conclusion .....	198
Arbres ectotrophes dans les régions		CONCLUSION GÉNÉRALE .....	199
étudiées .....	192	BIBLIOGRAPHIE .....	201
Comestibilité :		INDEX DES NOMS LATINS .....	229
un concept complexe .....	194	GLOSSAIRE .....	245
Champignons ectomycorhiziens			
comestibles .....	194		

JOUVE  
1, rue du Docteur Sauvé - 53100 Mayenne  
Imprimé sur presse rotative numérique  
N° 653621Z - Dépôt légal : avril 2011

*Imprimé en France*





La symbiose ectomycorhizienne, phénomène naturel vieux d'environ 250 millions d'années, résulte d'une association mutualiste entre le mycélium d'un champignon du sol et les racines d'une plante hôte. Dans ce partenariat à deux, le champignon mobilise des nutriments du sol, en particulier le phosphore, au bénéfice de la plante hôte. En retour, le champignon reçoit de la plante hôte du carbone qu'il est incapable de fabriquer. La symbiose apporte une indéniable valeur ajoutée aux deux associés. Elle est ainsi au cœur des recherches pour optimiser les opérations de reboisement et de réhabilitation des sols dégradés et pour lutter contre la désertification.

Cet ouvrage présente une synthèse des travaux sur les champignons ectomycorhiziens conduits par l'IRD et ses partenaires en Afrique de l'Ouest. Outre des données fondamentales sur la diversité et l'écologie de la symbiose, cet ouvrage décrit les méthodes d'étude des champignons, en particulier les techniques de mycorhization contrôlée, pratique sylvicole utilisée pour la production de plants forestiers. Un chapitre est consacré aux champignons comestibles, source de nourriture appréciée des populations qui peut également contribuer au développement socio-économique régional.

L'ouvrage s'adresse à un large public (étudiants, chercheurs, enseignants, gestionnaires de l'environnement, décideurs) et constitue une référence actualisée sur les symbioses ectomycorhiziennes et leur impact dans les écosystèmes forestiers ouest-africains.

**Amadou Bâ**, microbiologiste, professeur à l'université des Antilles et de la Guyane, dirige actuellement le Laboratoire commun de microbiologie à Dakar.

**Robin Duponnois**, microbiologiste, directeur de recherche à l'IRD, dirige actuellement l'équipe « Symbioses et résiliences écosystémiques » au Laboratoire des symbioses tropicales et méditerranéennes de Montpellier.

**Moussa Diabaté** est botaniste, chercheur à l'Institut de recherches agronomiques de Guinée.

**Bernard Dreyfus**, microbiologiste, directeur général délégué à la science à l'IRD, a été l'initiateur des études sur la symbiose ectomycorhizienne en Afrique de l'Ouest.



38 €

ISBN 978-2-7099-1684-4  
ISSN 1142-2580



Institut de recherche  
pour le développement

44, bd de Dunkerque  
13572 Marseille cedex 02  
editions@ird.fr  
www.editions.ird.fr