Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 128 (1977)

Heft: 10

Artikel: Aspects qualitatifs et quantitatifs des champignons hypogés truffoïdes mycorrhiziques en forêt

Autor: Froidevaux, L. / Schwärzel, C.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-766854

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Aspects qualitatifs et quantitatifs des champignons hypogés truffoïdes mycorrhiziques en forêt

par *L. Froidevaux,* Institut fédéral de recherches forestières, 8903 Birmensdorf, et *C. Schwärzel,* 4125 Riehen

Oxf.: 172.8 : 181.351

Terminologie

Ectomycorrhize: (fig. 1, 6 et 7)	Mycorrhize dont le champignon enveloppe la radicelle par une gaine et pénètre entre les cellules du cortex. Ce type de mycorrhize est nécessaire à la survie des Bétulacées, Fagacées, Pinacées, Myrtacées (eucalyptus), Tiliacées et autres familles de plantes ligneuses.
Endomycorrhize:	Mycorrhize dont le champignon pénètre à l'intérieur des cellules du cortex de la radicelle. Les endomycorrhizes sont caractéristiques des plantes vasculaires non ectomycorrhiziques.
Epigé:	Champignon qui forme ses sporocarpes au-dessus de la surface du sol.
Hypogé:	Champignon qui forme ses sporocarpes en dessous de la surface du sol.
Péridium: (fig. 3)	Enveloppe externe du sporocarpe hypogé.
Sclérote: (fig. 8)	Gros organe de persistance très coriace (Ex.: ergot du seigle).
Sporocarpe: (fig. 2 et 3)	Corps de fructification des champignons qui produit les spores.

Introduction

Alors que l'écosystème forestier situé au-dessus de la surface du sol a souvent fait l'objet d'études détaillées, nos connaissances sur la vie souterraine sont fragmentaires.

Selon *Bergstrom* (1976), la biomasse des organismes souterrains équivaut en importance à celle qui se trouve au-dessus du sol.

Pour comprendre le fonctionnement de la forêt, la sylviculture doit tenir compte de la biologie du sol, science particulièrement ardue en raison de la grande diversité des organismes du sol forestier.

Nos conifères, par exemple, possèdent à eux seuls un millier de mycorrhizes différentes dont quelques-unes seulement peuvent être identifiées grâce aux travaux effectués à l'étranger. Pour le reste, les mycorrhizes ne représentent qu'une confusion de formes et de couleurs.

Dans une publication précédente (*Froidevaux* et al. 1977), nous avons mis en évidence l'importance d'un groupe particulier de champignons hypogés non truffoïdes, les Hyménomycètes résupinés, pour la mycorrhization des racines qui croissent dans le bois pourri. L'article présent tente d'attirer l'attention sur un autre groupe de champignons souterrains, les champignons hypogés charnus ainsi que leur interdépendance avec les autres organismes de la forêt.

«Récolter des sporocarpes hypogés équivaut à cueillir les fruits d'un pommier sans voir l'arbre» (*Fogel*, 1976). Par leurs dimensions souvent réduites et leur couleur sombre ou terne, les hypogés passent inaperçus. Même les mycologues gastronomes semblent les ignorer, vu que la truffe du Périgord (*Tuber melanosporum*) n'existe probablement pas dans notre pays. Pourtant on y trouve la truffe de Bourgogne (*Tuber uncinatum*), truffe noble, ainsi que la truffe de Bagnoli (*Tuber mesentericum*), très appréciée dans le sud de l'Italie. Par contre *Tuber brumale* et la truffe d'été (*Tuber aestivum*) n'ont pas de valeur gastronomique (*Grente, 1974*) quoique cette dernière, considérée comme très rare dans notre pays, soit en fait le champignon le plus répandu dans le Jura, épigés y compris (*Schwärzel*).

Il est vrai que de nombreux hypogés s'associent aux feuillus à graines lourdes (chênes, hêtres, châtaigniers, noisetiers) pour constituer des complexes écologiquement très évolués, dépendants des mammifères pour leur cycle de reproduction.

A ces écosystèmes s'opposent les forêts de conifères aux graines ailées, riches en champignons symbiotiques épigés, dont les spores sont transportées par le vent.

En fait, les forêts de conifères peuvent être également très riches en champignons hypogés et particulièrement les perchis issus de plantations d'épicéas. Quant aux genres d'essences forestières endomycorrhiziques tels que *Acer*, *Fraxinus* et *Taxus*, ils ne peuvent pas s'associer à la plupart des hypogés qui, eux, forment des ectomycorrhizes.

La seule étude quantitative sur la production de sporocarpes hypogés a été effectuée dans un peuplement de douglas dans l'ouest de l'Orégon par Fogel (1976).

D'après ses estimations, il y a une grande similitude entre le nombre de sporocarpes hypogés (11 000—17 000 sporocarpes/ha/an) et celui des épigés mycorrhiziques (9000—20 000 sporocarpes/ha/an).

En Suisse, les chiffres avancés par Fogel peuvent sembler excessifs au premier abord. En fait, ses récoltes correspondent à celles de Schwärzel. Ce dernier assure que le nombre de 24 espèces différentes trouvées par Fogel dans un jeune peuplement de douglas de 20 ha, équivaut à celui qui peut être récolté dans nos jeunes pessières de 15—20 ans.

Dans un peuplement naturel d'épicéa en zone subalpine (Bödmerenwald, SZ) et dans les pineraies de *Pinus mugo* des marais bombés des hautes vallées froides du Jura (La Brévine NE), la truffe des cerfs (*Elaphomyces granulatus*) à elle seule forme une biomasse comparable à celle de toutes les espèces récoltées par Fogel en Orégon. En effet, ce dernier estime à 2,3—5,4 kg/ha/an en poids sec la production de sporocarpes hypogés. Or 450 sporocarpes séchés de truffe des cerfs pèsent déjà un kilo. Cette situation semble être générale d'après Schwärzel. «. . . Zu Tausenden sammelte ich sie aber in den Fichtenwäldern des Jura und des Schwarzwaldes . . . wobei die Art des Bodens, ob zum Beispiel Silikat . . . oder Kalk . . . keine Rolle spielte. Sie ist der Massenpilz der Fichtenwälder . . .».

Récoltes de Schwärzel

Chez les champignons hypogés, une même espèce peut varier en importance et avoir un cercle d'hôtes différent selon les régions. Ainsi la truffe des cerfs s'associe à plusieurs espèces de conifères dans l'Orégon, mais pas avec le douglas, semble-t-il. Au Danemark, elle ne s'associe qu'au foyard (*Lange*, 1956), en Suisse, à l'épicéa et au pin de montagne. Il est donc très important de connaître les associations locales. Aussi, les récoltes de Schwärzel permettent de se faire une idée des principales associations dans la région de Bâle. Le mycologue amateur, aidé de son caniche spécialement dressé, a

---

A. Ectomycorrhizes Pinus mugo + Elaphomyces granulatus (Marais bombés de la Brévine NE)

Figure 1. Les ectomycorrhizes et les filaments du champignon forment une croûte qui entoure les sporocarpes. Pour la photo, la croûte a été partiellement détachée. (x1)

Figure 2. Sporocarpe détaché de sa croûte d'ectomycorrhizes. (x1)

Figure 3. Sporocarpe sectionné qui laisse apparaître la masse noire des spores. On notera l'épaisseur remarquable de la paroi du sporocarpe, le péridium, enveloppe extrêmement coriace. (x1)

Figure 4. Spores d'*Elaphomyces granulatus.* (x270)

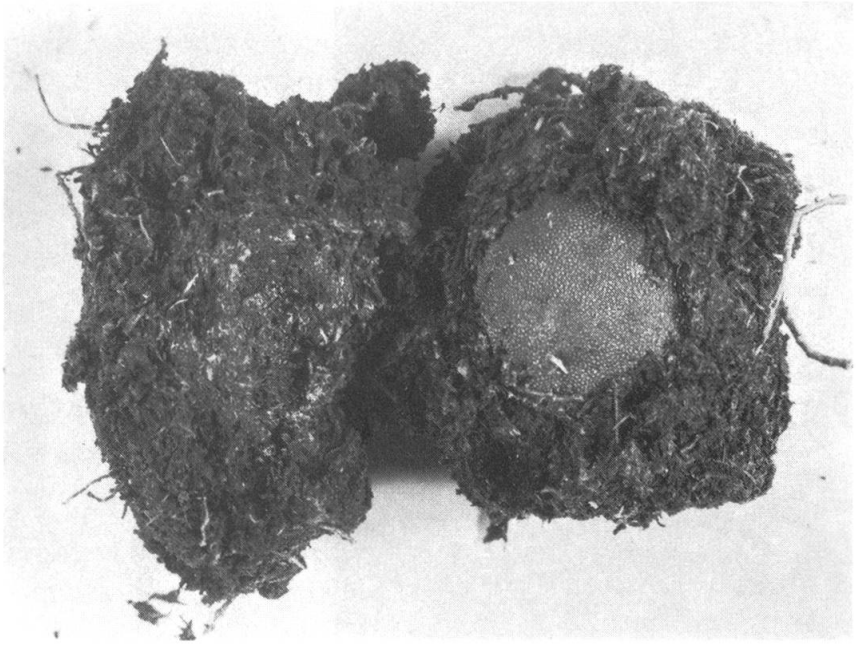

Fig. 1

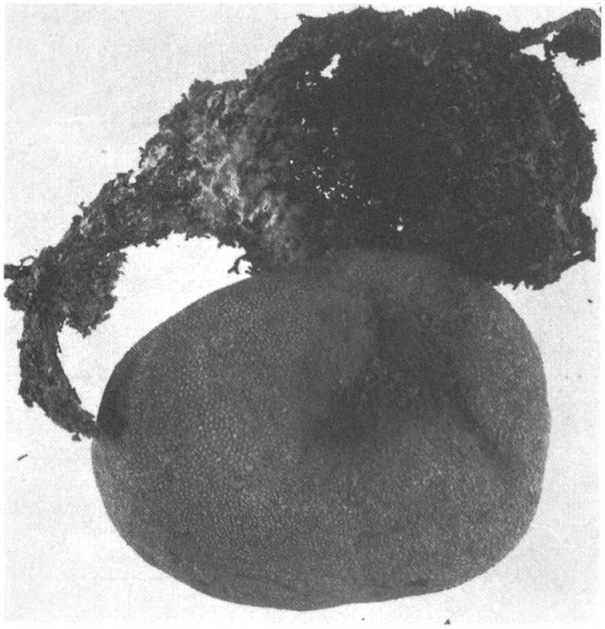

Fig. 2

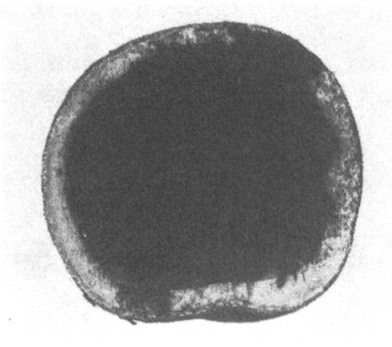

Fig. 3

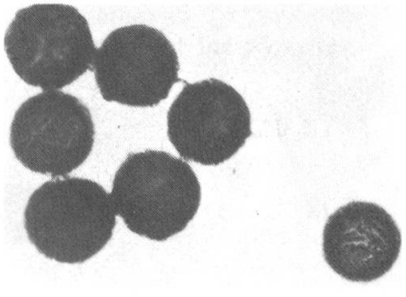

Fig. 4

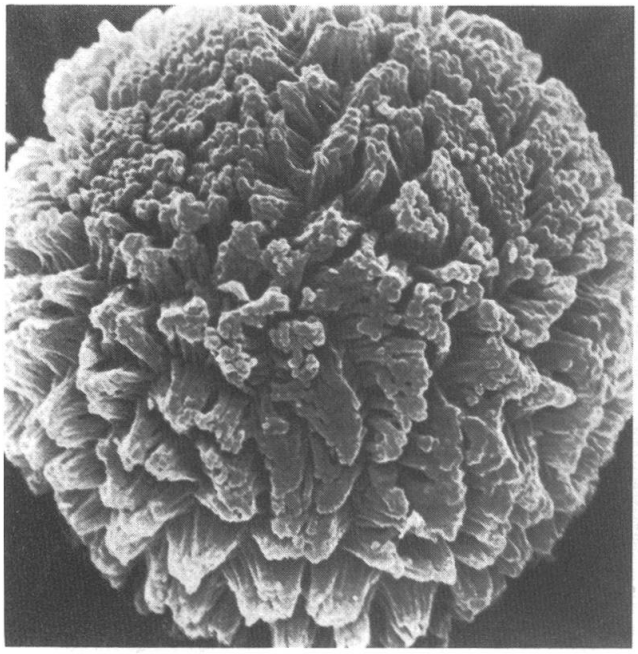

Fig. 5

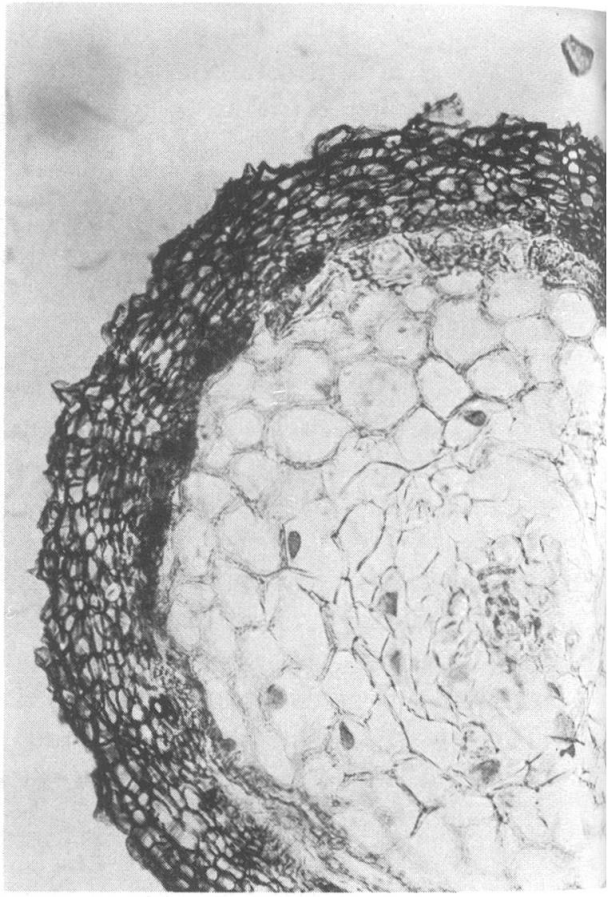

Fig. 7

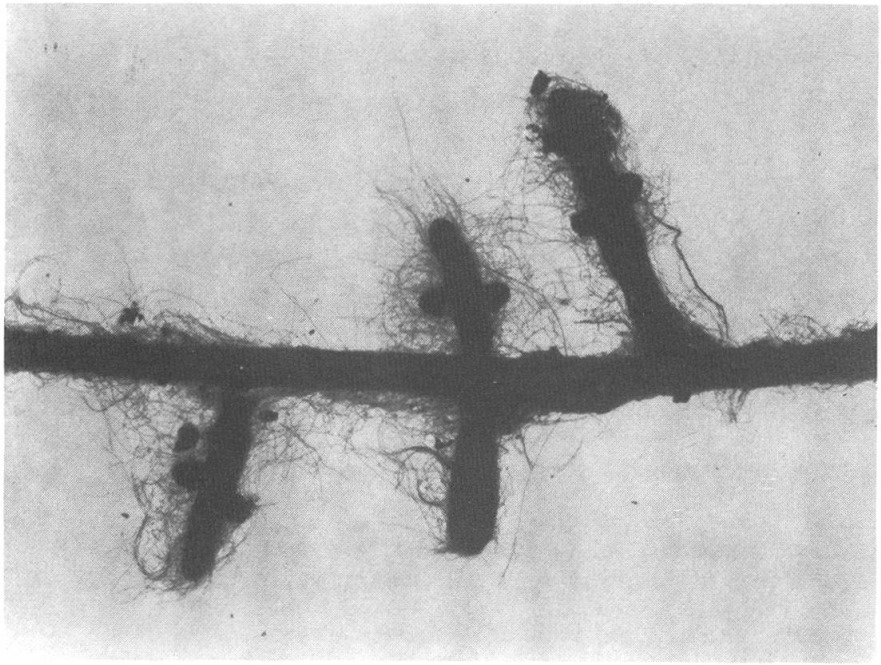

Fig. 6

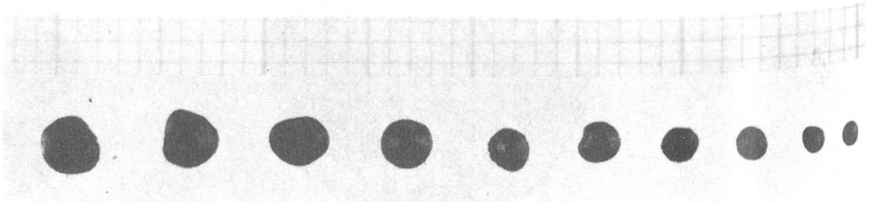

Fig. 8

trouvé plus d'une centaine d'espèces d'hypogés dont la plupart ont un spectre d'hôtes relativement large, mais qui montrent souvent des préférences pour certaines espèces ligneuses.

Parmi la foule d'informations recueillies par Schwärzel, nous n'avons retenu que les associations les plus fréquentes. Par exemple, Schwärzel nous a indiqué que la truffe d'été (*Tuber aestivum*) se trouvait le plus fréquemment sous *Acer opalus*, *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Fagus silvatica* et plus rarement sous *Pinus nigra*, *Quercus petraea* et *Q. pubescens*. Par conséquent, nous n'avons mentionné dans la liste ci-dessous que *Carpinus betulus*, *Corylus avellana* et *Fagus silvatica* vu qu'il n'a pas encore été prouvé qu'*Acer opalus* puisse s'associer à *Tuber aestivum*.

Certains hypogés comme *Endogone macrocarpa* et *E. microcarpa* forment des endomycorrhizes. Pourtant Schwärzel les a souvent récoltés sous des essences exclusivement ectomycorrhiziques que nous avons exclues de la liste. En réalité, leurs symbiotes devaient se trouver dans la strate herbacée.

Lorsqu'une espèce porte la mention — rare —, l'information est réellement fondée, si l'on tient compte que Schwärzel était aidé d'un chien. Généralement, il faut être très prudent lorsqu'on rencontre cette indication dans la littérature.

Associations mycorrhiziques

Arcangeliella stephensii (Berk. et Br.) Zeller et Dodge, (rare): *Abies alba, Picea abies.*

Balsamia platyspora Berk. et Br.: *Carpinus betulus, Quercus petraea.*

B. polysperma Vitt.: *Fagus silvatica.*

B. vulgaris Vitt.: *Carpinus betulus, Picea abies, Quercus petraea.*

Chamonixia caespitosa Roll., (rare): *Picea abies.*

Figure 5. Spore vue au microscope électronique à balayage. (Photo P. Wägli, EPFZ).

B. Ectomycorrhizes Picea abies + Cenococcum graniforme (Bremgarten AG)

Figure 6. Ectomycorrhizes noires d'où émanent les filaments de *Cenococcum* qui assurent la nutrition de la racine en remplaçant les poils absorbants. (x8)

Figure 7. Section transversale. La gaine fongique aux cellules épaisses permet une protection efficace de la radicelle contre la sécheresse, les phytotoxines et les parasites. (x200)

Figure 8. Sclérotes de *Cenococcum graniforme*. (x2,5)

Choiromyces venosus Knapp: *Abies alba, Picea abies.*

Elaphomyces aculeatus Vitt.: *Fagus silvatica, Quercus petraea.*

E. anthracinus Vitt.: *Carpinus, betulus Fagus silvatica.*

E. asperulus Vitt.: *Abies alba, Picea abies, Pinus silvestris.*

E. granulatus Fr.: *Abies alba, Picea abies, Pinus silvestris.*

E. hassiacus Hesse: *Abies alba, Picea abies, Pinus silvestris.*

E. leucosporus Vitt.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica, Quercus petraea, Q. pubescens.*

E. maculatus Vitt.: *Carpinus betulus.*

E. muricatus Fr.: *Quercus petraea.*

E. mutabilis Vitt.: *Carpinus betulus, Quercus petraea, Q. pubescens.*

Elaphomyces papillatus Vitt.: *Fagus silvatica.*

E. plicatus Hesse: *Carpinus betulus, Fagus silvatica.*

E. reticulatus Vitt.: *Quercus petraea.*

Elasmomyces Mattirolianus Cav., (rare): *Carpinus betulus, Fagus silvatica.*

Endogone lactiflua Berk.: *Abies alba, Fagus silvatica, Larix decidua, Pinus silvestris, Quercus petraea.*

E. macrocarpa Tul.

E. microcarpa Tul.

Gautiera dubia Ed. Fischer: *Abies alba, Picea abies.*

G. mexicana (Fischer) Zeller et Dodge, (rare): *Pinus silvestris.*

G. othii Trog: *Abies alba, Picea abies.*

Genabea fragilis Tul., (rare):

G. sphaerospora Matt., (rare): *Quercus petraea.*

Genea hispidula (Berk. et Br.) Tul.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica, Quercus.*

G. Klotschii Berk. et Br.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica, Quercus petraea.*

G. Lespiaultii Zobel, (rare): *Fagus silvatica.*

G. sphaerica Tul.: *Fagus silvatica, Quercus petraea.*

G. verrucosa Vitt.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica, Quercus petraea.*

Hydnangium aurantiacum Heim et Malençon: *Quercus ilex.*

Hydnobolites cerebriformis Tul.: *Fagus silvatica.*

Hydnotria tulasnei Bk. et B., (rare): *Larix decidua, Picea abies.*

Hymenogaster albus (Klotzch.) Berk. et Br., (rare): *Tilia.*

H. arenarius Tul.: *Quercus petraea.*

H. aromaticus Vel., (rare): *Picea abies.*

H. Berkeleyanus Corda: *Populus nigra.*

H. bulliardii Vitt.: *Abies alba, Carpinus betulus, Fagus silvatica, Quercus petraea.*

H. calosporus Tul.: *Abies alba, Carpinus betulus, Fagus silvatica, Picea abies, Quercus petraea.*

H. cerebellum Cav., (rare): *Pinus silvestris.*

H. citrinus Vitt.: *Fagus silvatica, Quercus.*

Hymenogaster decorus Tul.: *Corylus avellana, Picea abies.*

H. griseus Vitt.: *Abies alba, Fagus silvatica, Picea abies, Quercus petraea.*

H. hessei Söhner, (rare): *Carpinus betulus.*

H. lilacinus Tul.: *Carpinus betulus.*

H. luteus Vitt.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica, Picea abies, Pinus silvestris.*

H. luteus var. subfuscus Söhner: *Quercus petraea.*

H. lycoperdineus Vitt.: *Fagus silvatica, Quercus petraea.*

H. megasporus Söhner, (rare): *Fagus silvatica.*

H. mutabilis Söhner: *Corylus avellana, Quercus petraea, Q. pubescens.*

H. muticus Berk. et Br., (rare): *Corylus avellana, Picea abies.*

H. niveus Vitt.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica.*

H. olivaceus Vitt.: *Abies alba, Carpinus betulus, Fagus silvatica, Picea abies, Quercus petraea.*

H. populetorum Tul.: *Abies alba, Carpinus betulus, Picea abies.*

H. pruinatus Hesse: *Fagus silvatica.*

H. spictensis Pat.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica, Picea abies, Quercus petraea, Q. pubescens.*

H. submacrosporus Svercek, (rare):

H. sulcatus Hesse: *Fagus silvatica, Quercus petraea, Q. pubescens.*

H. tener Berk. et Br., (rare): *Corylus avellana, Quercus petraea, Q. pubescens.*

H. Thwaitesii Berk. et Br., (rare): *Carpinus betulus.*

H. verrucosus Buch.: *Abies alba, Carpinus betulus, Fagus silvatica, Picea abies, Pinus nigra, P. silvestris, Quercus petraea.*

H. vulgaris Tul.: *Abies alba, Picea abies, Pinus silvestris, P. strobus.*

Hysterangium cistophilum (Tul.): *Fagus silvatica, Quercus petraea.*

H. coriaceum Hesse: *Abies alba, Picea abies, Pinus silvestris.*

H. coriaceum var. *knappii* Söhner, (rare): *Carpinus betulus.*

H. hessei Söhner, (rare): *Carpinus betulus, Fagus silvatica.*

Hysterangium membranaceum Vitt.: *Carpinus betulus, Corylus avellana, Fagus silvatica, Larix decidua, Pinus silvestris, Prunus avium, Quercus petraea, Q. pubescens.*

H. nephreticum Berk.: *Fagus silvatica, Quercus petraea, Q. pubescens.*

H. pompholux Tul.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica, Picea abies.*

H. separabile Zeller: *Carpinus betulus, Fagus silvatica.*

H. stoloniferum Tul.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica.*

H. stoloniferum var. rubescens Quél.: *Fagus silvatica.*

Leucogaster nudus (Hazsl.) Hollos: *Abies alba, Fagus silvatica, Picea abies.*

Melanogaster ambiguus Vitt.: *Abies alba, Carpinus betulus, Fagus silvatica, Picea abies, Pinus silvestris, Quercus petraea, Tilia platyphyllos.*

M. ambiguus forma clavisporus (Vitt.) Pilat, (rare): *Fagus silvestris.*

M. broomeianus Berk., (rare): *Abies alba.*

M. intermedius (rare): *Fagus silvatica, Quercus.*

M. tuberiformis Corda: *Fagus silvatica.*

M. variegatus (Vitt.) Tul.: *Picea abies, Pinus silvestris.*

M. vittadinii Knapp et *Söhner*, (rare): *Pinus silvestris.*

Myrmecocystis cerebriformis Hark., (rare): *Quercus pubescens.*

Octaviania asterosperma Vitt., (rare): *Fagus silvatica.*

Pachyphloeus citrinus Bk. et Br.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica, Quercus petraea.*

P. ligericus Tul., (rare): *Abies alba, Carpinus betulus, Pinus, Quercus petraea.*

P. melanoxanthus Tul., (rare): *Quercus petraea.*

Picoa carthusiana Tul., (rare):

Rhizopogon luteolus Fr., (rare): *Picea abies, Pinus silvestris.*

R. marchii Bres., (rare): *Fagus silvatica.*

R. roseolus Corda *sensu* Knapp, (rare): *Abies alba.*

R. rubescens Tul.: *Abies alba, Picea abies, Pinus silvestris.*

R. vulgaris (Vitt.) M. Lange: *Abies alba, Picea abies, Pinus silvestris.*

Stephanospora caroticolor (Berk.) Pat., (rare): *Quercus petraea, Q. pubescens.*

Stephensia bombycina Tul.: *Carpinus betulus, Fagus silvatica.*

Tuber aestivum Vitt.: *Carpinus betulus, Corylus avellana, Fagus silvatica.*

T. Bellonae Quél.: *Carpinus betulus.*

T. Borchii Vitt., (rare): *Carpinus betulus, Fagus silvatica, Pinus silvestris, Quercus petraea.*

T. brumale Vitt.: *Quercus petraea, Q. pubescens, Tilia platyphyllos.*

T. dryophilum Tul., (rare):

T. excavatum Vitt.: *Abies alba, Carpinus betulus, Fagus silvatica, Larix decidua, Picea abies, Pinus silvestris, P. strobus, Pseudotsuga douglasii, Tilia platyphyllos.*

T. fulgens Quél.: *Corylus avellana, Fagus silvatica, Quercus petraea.*

T. macrosporum Vitt., (rare): *Quercus petraea, Q. pubescens.*

T. maculatum Vitt., (rare): *Carpinus betulus, Pinus strobus.*

T. nitidum Vitt.: *Abies alba, Carpinus betulus, Corylus avellana, Fagus silvatica, Picea abies, Pinus silvestris, P. strobus, Quercus petraea, Q. pubescens, Tilia platyphyllos.*

T. puberulum Bk. et Br., (rare): *Carpinus betulus, Fagus silvatica, Picea abies.*

T. rapaedorum Tul.: *Abies alba, Carpinus betulus, Fagus silvatica, Larix decidua, Picea abies, Quercus petraea.*

T. rufum (Pico) Fries: *Abies alba, Carpinus betulus, Corylus avellana, Fagus silvatica, Picea abies, Pinus silvestris, P. strobus, Quercus petraea, Q. pubescens.*

Remarque concernant Cenococcum graniforme **(Sow.) Ferd. et Winge.**

Le stade sexué de *Cenococcum* est inconnu, mais plusieurs mycologues l'ont rattaché aux *Elaphomyces*. Le champignon se manifeste par des sclérotes noirs (fig. 8) et l'on connaît actuellement la morphologie de ses mycorrhizes (fig. 6, 7).

Cenococcum s'associe probablement avec toutes les essences forestières ectomycorrhiziques dans la zone tempérée. C'est vraisemblablement le champignon mycorrhizogène le plus résistant et qui permet la croissance des arbres dans des conditions difficiles. Selon *Trappe* (1971), *Cenococcum* serait le stade végétatif d'*Elaphomyces anthracinus*. En Suisse les deux champignons ont des spectres d'hôtes différents. Ainsi, *E. anthracinus* ne s'associe qu'avec *Fagus* et *Carpinus*, alors que *Cenococcum* joue un rôle prédominant dans tous nos peuplements.

Interdépendance hypogés — animaux

Chez les champignons mycorrhiziques, la formation de mycorrhizes est une condition nécessaire à la production des sporocarpes. Comme la plupart des hypogés sont des champignons mycorrhiziques des arbres forestiers, le transport de leurs spores jusqu'aux radicelles est un stade décisif de leur cycle de développement. Les champignons épigés possèdent un mécanisme actif de décharge des spores qui peuvent être dispersées de cette manière par le vent. Chez les hypogés, par contre, non seulement ce mécanisme fait défaut, mais leur tissu reproducteur est en plus complètement enveloppé par un tissu somatique parfois très épais et coriace, le péridium (fig. 3), qui empêche la libération des spores. Par conséquent, la dispersion des spores

des hypogés est liée au comportement des animaux mycophages et de leurs prédateurs.

Ce sont surtout les mammifères qui assurent la propagation des spores des hypogés en se nourrissant des sporocarpes. Dans nos pessières, la truffe des cerfs constitue une source importante de nourriture pour les gros mammifères. En Allemagne, *Gross* (1969), rapporte: « . . . Wir haben schon Wühlstellen von Wildschweinen gesehen, die bis zu einem Meter tief waren und Granattrichtern ähnlich sahen. In wenigen Minuten fanden wir dort noch 20 Hirschtrüffel . . .». Les tissus fongiques du sporocarpe des champignons hypogés peuvent être digérés par les mammifères, mis à part les spores (fig. 4 et 5) qui sont excrétées telles quelles. Or, un seul sporocarpe de truffe des cerfs peut en contenir plus d'un demi milliard. Par conséquent, les mammifères permettent l'inoculation mycorrhizienne des radicelles par leurs excréments riches en spores et en composés azotés et assurent de ce fait le maintien de leur source de nourriture. Les petits mammifères et particulièrement les rongeurs se nourrissent également de champignons hypogés. Dans les forêts de conifères de l'Orégon (*Maser* et al. 1977), 88 % des champignons consommés par les petits mammifères sont des hypogés. Les lichens et les champignons épigés saprophytes qui abondent dans les forêts de l'Orégon ne représentent qu'une infime proportion des champignons ingurgités. Les chercheurs américains remarquent que la prépondérance des champignons hypogés dans l'estomac des petit mammifères ne peut pas s'expliquer par l'abondance relative des hypogés. En effet, les épigés mycorrhiziques prolifèrent dans les forêts du Pacific Northwest et leur biomasse saisonnière excède fréquemment la capacité de consommation des petits mammifères. Il faut donc admettre que les hypogés sont écologiquement plus avancés que les épigés. Contrairement aux épigés, les hypogés sont peu sensibles aux variations climatiques, leurs sporocarpes durent plusieurs mois et leur apparition est échelonnée sur toute l'année. Par conséquent, ils procurent une nourriture sûre pour les petits mammifères. L'odeur émise par les sporocarpes hypogés s'intensifie avec le nombre croissant de spores mûres. Toujours selon Maser et al. (1977), la corrélation entre l'intensité de l'odeur et la maturation sont des adaptations qui augmentent les chances de dispersion des spores par les animaux. D'ailleurs, la grande proportion d'hypogés trouvés dans le tube digestif des petits mammifères, même pendant la période de fructification des épigés, indique la primauté de l'odorat sur la vue pour la détection des champignons.

Les mammifères ne sont certainement pas les seuls vecteurs de propagation des spores des hypogés. La mycophagie est également connue chez les arthropodes et les mollusques.

Fogel et al. (1975) ont dressé une longue liste des coléoptères associés aux sporocarpes hypogés. Cependant, ces animaux doivent surtout intervenir

après la putréfaction des sporocarpes qui ont échappé aux mammifères. En effet, les spores peuvent être libérées par décomposition de la paroi du sporocarpe, le péridium. Ce processus est provoqué par des microorganismes tels que les champignons saprophytes *Cordyceps capitatus* et *C. ophioglossoides,* spécifiques à la truffe des cerfs. Les vers de terre doivent être particulièrement efficaces dans le transport de la masse de spores compacte d'un sporocarpe décomposé. Grâce à leurs aspérités, les spores des hypogés (fig. 5) doivent facilement rester accrochées au corps des insectes couvert de poils très découpés, comme nous le révèle le microscope électronique à balayage (*Maksymov*, 1977). Dans des pessières, Gross (1969) observa que les sporocarpes d'hypogés se trouvent fréquemment dans les petits monticules de terre, restes d'anciennes fourmillières.

Enfin, il est probable que les mouvements physiques du sol, produits par l'eau de pluie, par exemple, permettent aussi le transport des spores après putréfaction des sporocarpes. Pourtant il n'est pas certain que les spores transportées de cette façon puissent germer au contact des racines. C'est ce que laissent penser les résultats négatifs de nos inoculations artificielles chez des semis d'épicéa et de pin de montagne avec les spores de la truffe des cerfs. Par contre, *Trappe* et Maser (1976) ont pu suivre la germination des spores d'un champignon hypogé après leur passage à travers le tube digestif d'un rongeur.

Conséquences sylvicoles

(1) Les travaux de Fogel (1976) dans l'Orégon ont montré que la biomasse des hypogés mycorrhiziques est tout à fait comparable à celle des épigés mycorrhiziques. En Suisse, elle serait même supérieure, selon les estimations de Schwärzel. Certes, la plupart des hypogés récoltés par Fogel dans les peuplements de douglas ne sont pas les mêmes espèces que ceux récoltés par Schwärzel en Suisse. Si les hypogés ont une telle importance dans la mycorrhization des essences forestières, on peut alors se demander ce qui se passe lors des transferts d'essences forestières d'un continent à un autre. Dans l'ensemble, les hypogés ne sont pas spécifiques et peuvent souvent passer d'une espèce à l'autre. Ainsi, les perchis issus de plantations de douglas dans notre pays comptent tout autant d'espèces hypogées que les perchis d'épicéa.

Nous avons déjà eu l'occasion (Froidevaux, 1974 a) de démontrer expérimentalement la facilité avec laquelle l'arolle et le pin de montagne peuvent s'associer avec un champignon mycorrhizique américain inconnu, semble-t-il, dans leur aire de distribution. D'autre part, certains champignons hypogés américains ont été introduits involontairement avec leur hôte ligneux (Gross, 1968). Enfin, un certain nombre d'hypogés mycorrhiziques ont des aires de

distribution qui couvrent plusieurs continents. *Cenococcum graniforme* par exemple, se trouve même en Australie sur l'eucalyptus. Nous avions déjà relevé ce fait à propos des champignons hypogés non charnus mycorrhiziques dans le bois pourri des forêts vierges de douglas de l'Orégon, espèces que nous avions retrouvées dans les forêts subalpines de Bödmerenwald SZ, de Derborence VS et de Scatlé GR (Froidevaux, 1977). Par conséquent, l'introduction des conifères américains dans notre pays ne devrait pas poser de problème d'incompatibilité symbiotique, donc de mycorrhize à longue échéance, contrairement à une opinion fort répandue.

(2) Les hypogés mycorrhiziques comptent certainement parmi les champignons qui ont le plus de chances de survivre à un déboisement. La constitution robuste de leurs spores (fig. 5) ou des sclérotes (fig. 8) chez *Cenococcum* doit leur permettre de subsister de nombreuses années en sol nu et de reformer des mycorrhizes après reboisement. Cette faculté explique probablement la fructification particulièrement abondante des hypogés dans les plantations d'épicéa au stade du perchis. Avec la maturation de ces peuplements, ce sont les champignons épigés qui apparaissent, dont les spores apportées par le vent peuvent former de nouvelles mycorrhizes.

(3) Les mammifères ubiquistes ou habitant l'orée de la forêt assurent la mycorrhization des plants hors forêt en se nourrissant des champignons hypogés dans les peuplements fermés et en déféquant dans les plantations. Eliminer d'une manière ou d'une autre les mammifères, dont les rongeurs, des plantations, équivaut à réduire le nombre des spores disponibles pour la formation des mycorrhizes.

(4) En forêt, les champignons hypogés étant quantitativement aussi importants que les épigés mycorrhiziques, la récolte des épigés par le public portera surtout un préjudice qualitatif à la formation des mycorrhizes. L'élimination des espèces épigées risque d'appauvrir la diversité des types de mycorrhizes. A ce propos, nos expériences sur l'antagonisme (Froidevaux, 1974 b, 1975) indiquent que certaines espèces de champignons mycorrhiziques sont plus efficaces que d'autres dans leur effet antibiotique envers les pathogènes des racines. De plus, la récolte des épigés entrave le processus de la mycorrhization à l'extérieur de la forêt, par exemple dans les plantations sur sol agricole. En effet, seuls les épigés forment des spores susceptibles d'être transportées par le vent.

(5) Tant que les semis sont en pépinière, les engrais et les moyens de lutte contre les pathogènes peuvent suppléer aux mycorrhizes. Pourtant, après la mise à demeure, les mycorrhizes sont essentielles à la survie des plants. Ainsi, les mycorrhizes de *Cenococcum graniforme* possèdent une gaine constituée de cellules fongiques à paroi épaisse, véritable carapace qui assure une protection efficace des radicelles contre la dessication et les pathogènes (fig. 7). Les filaments de *Cenococcum* qui rayonnent des mycor-

rhizes (fig. 6) prospectent un plus grand volume de sol que les poils absorbants, si bien que la nutrition des radicelles s'en trouve nettement améliorée. Or *Cenococcum* est un champignon lié aux peuplements fermés, car il ne produit pas de spore. Ses chances de parvenir aux pépinières ou aux plantations en terrain agricole sont par conséquent bien faibles. Il serait donc particulièrement indiqué de l'utiliser comme inoculum mycorrhizogène d'autant plus qu'il peut s'associer à toutes nos essences forestières ectomycorrhiziennes. Ses mycorrhizes sont probablement les plus répandues dans nos peuplements de conifères les plus divers: pessière subalpine, peuplement artificiel du plateau ou pineraie des collines arides du Bois de Finges VS, aussi bien dans l'humus brut et le bois pourri que dans le sol minéral. Le Canadien *Park* (1970) obtint une augmentation de la croissance chez des semis de tilleul inoculés à l'aide de mycélium de *Cenococcum* cultivé sur des grains de blé. Dans notre laboratoire, nous avons développé une méthode de production massive des organes naturels de persistance, les sclérotes (fig. 8) qui peuvent être séchés, stockés avec les graines de n'importe quelle essence forestière ectomycorrhizienne et introduits dans le sol au moment de l'ensemencement.

Nous adressons nos remerciements à Monsieur *P. Wägli* du laboratoire de microscopie électronique de l'EPFZ qui a généreusement effectué les photos des spores au microscope électronique à balayage.

Littérature

Bergstrom, D., 1976: An underground boost for seedlings. Forestry Research: What's New in the West. October 3 p

Fogel, R., 1976: Ecological studies of hypogeous fungi. II. Sporocarp phenology in a western Oregon Douglas Fir stand. Can. J. Bot. *54* (10): 1152—1162

Fogel and *Peck, S. B.*, 1975: Ecological studies of hypogeous fungi. I. Coleoptera associated with sporocarps. Mycologia, *67*(4): 741—747

Froidevaux, L., 1974 a: Synthèse mycorrhizienne *in vitro* de *Pisolithus tinctorius* avec *Pinus cembra* et *Pinus mugo*. Bulletin Suisse de Mycologie. *52*: 150—151

Froidevaux, L., 1974 b: Le champignon mycorrhizien *Gomphidius glutinosus*, un puissant antagoniste de *Fomes annosus* en culture pure. Eur. J. For. Path. *4*: 245—248

Froidevaux, L., 1975: Identification of some Douglas fir mycorrhizae. Eur. J. For. Path. *5*: 212—216

Froidevaux, L., Amiet, R. et *Jaquenoud-Steinlin, M.*, 1977: Les Hyménomycètes résupinés mycorrhiziques dans le bois pourri. Bulletin Suisse de Mycologie. A paraître

Grente, J., 1974: Perspectives pour une trufficulture moderne. Polycopie INRA, 65 p

Gross, G., 1968: Drei Funde nordamerikanischer Rhizopogonarten im Saarland. Zeitschr. f. Pilzkunde. *34*: 33—40

Gross, G., 1969: Einiges über die Hypogäensuche. Zeitschr. f. Pilzkunde. *35*(112): 13—20

Lange, M., 1956: Danish hypogeous Macromycetes. Dansk Bot. Ark. *16*(1): 1—84

Maksymov, J. K., 1977: Trockenheit 1976 und Borkenkäfersituation im Frühjahr 1977. Journal forestier suisse. *128*(3): 154—160

Maser, C., Trappe, J. M. and *Nussbaum, R. A.*, 1977: Fungal — small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. A paraître.

Park, J. Y., 1970: Effects of field inoculation with mycorrhizae of *Cenococcum graniforme* on basswood growth. Bi-month. Res. Notes. *26*(3): 27—28

Trappe, J. M., 1971: Mycorrhiza-Forming Ascomycetes. pgs. 19—37. Dans: Mycorrhizae. Proceedings of the first North American conference on mycorrhizae. Ed. E. Hacskaylo

Trappe, J. M. and *Maser, C.*, 1976: Germination of spores of *Glomus macrocarpus* (Endogonaceae) after passage through a rodent digestive tract. Mycologia *68*(2): 433—436

Zusammenfassung

Qualitative und quantitative Aspekte der mykorrhizabildenden Trüffel im Walde

Nachdem in einer früheren Publikation (Froidevaux et al., 1977) gezeigt wurde, dass einige Moderholzbewohner ausschliesslich Mykorrhizapilze sind, soll in dieser Arbeit eine andere Gruppe von unterirdischen Mykorrhizabildnern, die Trüffel, vorgestellt werden. In unseren Waldungen kommen mehr als hundert verschiedene Trüffelarten vor, und ihre Biomasse ist jener der oberirdisch fruktifizierenden Mykorrhizapilze vergleichbar.

Unsere Untersuchungen zeigen:

1. Wegen ihrer symbiotischen Anpassungsfähigkeit ist die Mehrzahl der einheimischen unterirdischen Mykorrhizapilze fähig, sich auch mit Exoten zu vergesellschaften. Somit sollte es hier auf lange Sicht kein Problem der Mykorrhizabildung geben, wie bisher teilweise befürchtet wurde.

2. Dank ihrer sehr widerstandsfähigen Dauerorgane (Sporen, Sklerotien) zählen die hypogäischen Pilze zu den in den Kahlschlägen am besten überlebenden Mykorrhizabildnern.

3. Diese Pilze werden durch verschiedene Tiere verbreitet (Ernährung und Ausscheidung der Sporen mit den Exkrementen). Verschiedene, intensiv wandernde Säugetiere, die sich von hypogäischen Pilzen ernähren, sind besonders für die Mykorrhizabildung in Pflanzungen von grosser Bedeutung. Dies gilt unter anderem auch für die als schädlich geltenden Nager.

4. Die massive Beerntung essbarer oberirdisch fruktifizierender Pilze könnte einerseits, infolge der fehlenden Sporenausstreuung, die Mykorrhizabildung in neuen Pflanzungen ausserhalb des Waldes erschweren. Hypogäische Pilze können anderseits nicht durch den Wind verbreitet werden. Trotz der Bedeutung der hypogäischen Pilze kann die Beerntung von essbaren Hutpilzen auch im Waldesinnern zu qualitativen Veränderungen führen. Die verschiedenen Mykorrhizapilze haben jeweils ihre spezifische Schutz- und Nährfunktion.

5. Die Mykorrhizen von *Cenococcum graniforme* erlauben es den Bäumen, unter ungünstigen Bedingungen, zu überleben. Dieser Pilz eignet sich ganz besonders für die künstliche Impfung. Die Sklerotien können im Laboratorium produziert und mit dem Saatgut vermischt aufbewahrt und somit während der Aussaat in den Boden gebracht werden.

Übersetzung: G. Bazzigher