Quelle est la place des champignons supérieurs dans les stations forestières?

FRANÇOIS AYER, PETER LÜSCHER et SIMON EGLI

Keywords: Macromycetes; mycorrhizal fungi; saprotrophic fungi; forest communities; forest site; site factors. FDK 172 : 181.351 : 182 : (494)

1. Introduction

Lors de la publication de la clé de cartographie des stations forestières des cantons de Berne et Fribourg (BURGER *et al.* 1996), notre attention fut attirée par l'absence de références aux champignons supérieurs (macromycètes). L'importance fonctionnelle des champignons pour la forêt étant toujours mieux reconnue, il serait souhaitable de concrétiser cette notion en intégrant les communautés fongiques aux données des stations forestières cartographiées. Cela ne veut pas dire que les champignons supérieurs puissent être intégrés immédiatement à la définition d'une association forestière donnée, mais ils devraient permettre à l'écologue forestier de disposer d'éléments complémentaires utiles à ses travaux. Prendre en compte les macromycètes au sein des associations forestières, c'est aussi souligner qu'ils forment une communauté sociologique, certes complexe et moins facile à cerner que celle qui concerne les végétaux, en raison de leur mode de vie. Cette question a été remarquablement évoquée dans la description des communautés fongiques (DURIEU 1993). La complexité des relations des champignons au sein des biocénoses s'explique par leur capacité soit de vivre en symbiose avec la plupart des essences ligneuses, soit de tirer profit de la litière brute et de l'humus ou de parasiter les arbres faibles ou morts. On ne peut donc pas comparer la relation sociologique d'une russule symbiotique d'un épicéa avec celle d'une mycène sur une aiguille de pin ou d'un polypore sur un arbre mort. Les champignons renferment de multiples groupements hétérogènes tant au point de vue de leur structure, de leur mode de vie et de leur physiologie que de leurs exigences écologiques. Il est dès lors évident que l'établissement d'une mycocénose englobant la totalité des champignons est difficilement réalisable tant les moyens à mettre en œuvre sont importants. Une définition des sous-unités de mycétation a été proposée (DARIMONT 1973) mais il n'existe pas encore un concept similaire à celui utilisé par les phytosociologues. La question des relations des champignons avec les écosystèmes fait toujours l'objet d'échanges très intéressants parmi les mycologues et on peut espérer que des progrès notables seront accomplis afin que les méthodes relatives à la mycocénologie puissent être mieux définies. Notre travail veut apporter une contribution à la connaissance de la diversité fongique et de la mycocénose des macromycètes d'associations forestières bien caractérisées au niveau de la végétation et du sol.

La présence de macromycètes ne peut pas être établie avec la même facilité que celle des végétaux car la partie principale du champignon, le thalle, est souterraine; il est donc impossible de la localiser par les moyens usuels. Les carpophores (terme usuel qui devrait être remplacé par sporome selon NEVILLE 2001) sont donc les seuls témoins visibles d'une espèce donnée (GUINBERTEAU & COURTECUISSÉ 1997). Leur apparition irrégulière nécessite des relevés à long terme pour établir leur présence sur des aires définies (DERBSCH & SCHMITT 1984). En outre, les champignons supérieurs sont très sensibles aux changements de l'environnement et l'apparition des carpophores peut être perturbée, par exemple par les dépôts atmosphériques azotés (PETER *et al.* 2001). Cette sensibilité leur

confère une grande importance car ils sont des bioindicateurs performants (CHEVASSUT 1999) et ils permettent de juger de l'équilibre écologique (BRANDRUD *et al.* 1990–1998).

Au milieu du 19^e siècle, une première tentative de classification des cryptogames de différentes stations naturelles a été publiée (WESTENDORP 1850–1866). Ce n'est qu'au début du 20^e siècle que les recherches se sont développées tant en Europe (HERMANN 1923) qu'aux Etats-Unis (GRAHAM 1927). Les travaux du mycologue genevois Jules Favre, consacrés aux hauts marais jurassiens, ont montré la voie pour le futur (FAVRE 1948). Un mycologue allemand a vite aperçu les difficultés à trouver les paramètres utiles à la compréhension des relations des champignons avec le milieu (HAAS 1953). Pourtant la recherche propre à ce domaine se structure; on a déterminé les aires minimales et la méthodologie propres à la réalisation des inventaires (RUNGE 1964). Un essai sur les fondements de la sociologie des champignons supérieurs a présenté les résultats de nombreuses années de recherche et proposé une terminologie nouvelle dans le domaine de la sociologie (DARIMONT 1973). D'autres auteurs recommandent des unités plus petites et nettement plus spécifiques, comme l'étude des champignons supérieurs liés à des végétaux particuliers (BON & GEHU 1973). En Allemagne, ce sont les forêts mixtes à Sapin qui ont fait l'objet d'importantes recherches (KRIEGLSTEINER 1977). Des travaux américains ont cherché à mieux définir les rapports entre certains types de forêts et les communautés fongiques, notamment la présence exclusive de macromycètes dans les peuplements d'Epinette (BILLS *et al.* 1985). Les investigations portant sur des milieux spécifiques ont toujours la faveur de nombreux mycologues; citons à ce propos l'étude de la succession des champignons mycorrhiziens de la pessière subalpine (BIERI 1995) ainsi que l'inventaire de la flore fongique de la tourbière de Bellelay accompagné d'une importante analyse de huit unités de végétation (SENN-IRLET *et al.* 2000).

Les travaux de la fin du 19^e siècle dont nous avons parlé abordaient aussi quelques aspects touchant aux relations des macromycètes avec le sol. Il fallut pourtant attendre les observations du début du 20^e siècle pour obtenir les premières données (ZEUNER 1923). L'ouvrage remarquable «Die Makromyceten der Tannen-Mischwälder» (KRIEGLSTEINER 1977), dont un chapitre entier traite des rapports des champignons supérieurs avec la géologie et la pédologie, a permis une avancée importante des connaissances. Dans son étude sur la pessière subalpine à Myrtille, MOREAU (1999) a étudié de multiples questions touchant aux relations des macromycètes avec le sol colonisé par la Myrtille.

Cette publication présente nos observations mycologiques sur 17 stations forestières, dans le but de répondre aux questions suivantes:

- Quels sont les macromycètes mycorrhiziens et terricoles fidèles ou inféodés aux stations forestières étudiées?
- Quelle échelle faut-il adopter pour classer les macromycètes par rapport à leur affinité au pH du sol?
- Comment se répartissent les macromycètes par rapport à l'échelle de pH proposée et quelle signification peut-on donner aux résultats obtenus?

- Quelle est la diversité des macromycètes dans les forêts de feuillus par rapport à celles de conifères?
- Qu'apporte la présente recherche à la connaissance de la localisation de l'appareil végétatif et des mycorhizes dans les profils de sol?
- Les macromycètes sont-ils utiles pour le classement des stations forestières?

2. Stations et méthodes

2.1 Document de base, choix et description des stations

Le document de base de notre travail est la clé de cartographie des stations forestières des cantons de Berne et Fribourg (BURGER *et al.* 1996) qui comprend trois fascicules:

- la Clé de l'utilisateur (Clé)
- l'Annexe de la Clé de l'utilisateur (Aide)
- les Commentaires sur les associations forestières.

Le document «Commentaires sur les associations forestières» fournit les éléments descriptifs de 57 associations forestières et de leurs multiples variantes. Le choix des stations a été effectué à l'aide du document «Übersicht der kleinen

und grossen Protokolle» (LÜSCHER 1995) qui décrit un grand nombre de stations forestières cartographiées dans les cantons de Berne, Fribourg et Soleure. Nous avons retenu 17 stations représentant 8 associations forestières répandues sur le Plateau suisse et comprenant parfois des variantes (*tableau 1*). Les critères retenus étaient les suivants: large répartition géographique, différents profils pédologiques, absence de peuplements en monocultures, pas d'interventions sylvicoles durant la phase d'étude.

Les associations sont classifiées et numérotées principalement selon l'œuvre de référence, encore valable, des associations forestières suisses de ELLENBERG & KLÖTZLI (1972). Les sous-unités sont décrites selon le principe qui a fait ses preuves depuis des années dans plusieurs cantons (BGU 1982) et sont désignées à l'aide de lettres, placées à la suite du nombre. Elles précisent la variation écologique par rapport à la sous-unité typique (a = centre de l'association). Les indications détaillées peuvent être consultées dans l'écogramme de l'association sous la rubrique «Commentaires sur les associations végétales» (BURGER *et al.* 1996). Les données floristiques et physico-chimiques ont été acquises lors des travaux de classement de chaque station. La valeur de pH que nous avons retenue est celle de l'horizon superficiel situé entre 0 et 10 cm; nous reviendrons sur ce choix lors de la discussion des résultats. Les

Tableau 1: Liste et description des placettes (classification des associations forestières selon ELLENBERG & KLÖTZLI 1972, modifiée par BURGER *et al.* 1996).

Commune / Canton	Coord. x	Coord. y	Altitude (m)	Association forestière	Limite du calcaire (cm)	pH (CaCl ₂) des horizons superficiels (0–10 cm)
Galmwald (FR)	579940	196590	590	7a ^a	(acide)	3.56
Middes, Bois de la Cigogne (FR)	563700	181250	650	7e	–75	4.28
Villarepos, Bois de Lavaux (FR)	572350	191050	580	8g	–70	5.65
Rüeggisberg II, Taanwald II (BE)	601540	186720	920	8s	(acide)	3.49
Promasens, Champ de la Croix (FR)	553000	161000	650	9a	–18	7.32
Misery, La Vossaine (FR)	570850	189450	530	9a ^{lu}	0	7.38
Echarlens, En Lion (FR)	573320	165740	710	12a	0	7.29
Welschenrohr I, Hinter Hammer (SO)	609250	236500	670	12a	0	7.31
Belp, Belpberg (BE)	606340	190220	840	12a	–15	6.04
Welschenrohr II, Hornegg (SO)	608900	238890	1160	18a	–15	6.23
Charmey, Fin du Hugon (FR)	581050	159600	1160	18a ^{bl}	0	6.88
Rüeggisberg, Gibelegwald (BE)	599140	183680	855	18s	–90	4.40
Rüschegg, Sangerenbäänli (BE)	595040	178520	1160	20aP	(acide)	4.74
Schwarzenburg, Lediplatz (BE)	590800	182880	885	46a	(acide)	3.07
Rüschegg, Bäänli I (BE)	596130	179380	1010	46g	–80	3.15
Rüschegg, Bäänli II (BE)	596200	179440	995	49a	–60	5.40
Marsens, Derbali (FR)	566840	167810	995	49a	(acide)	3.69

- 7a^a *Galio odorati-Fagetum typicum* (Hêtraie à Asperule typique).
7e *Galio odorati-Fagetum cornetosum* (Hêtraie à Asperule avec Cornouiller).
8g *Milio-Fagetum pulmonarietosum*, variante à *Stachys silvatica* (Hêtraie à Millet avec Pulmonaire, variante à Epiaire des forêts).
8s *Milio-Fagetum stachyetosum silvaticae* (Hêtraie à Millet avec Epiaire des forêts).
9a *Pulmonario-Fagetum typicum* (Hêtraie à Pulmonaire typique).
9a^{lu} *Pulmonario-Fagetum typicum*, variante à *Actaea spicata* (Hêtraie à Pulmonaire typique, variante à Actée en épi).
12a *Dentario-Fagetum typicum* (Hêtraie à Dentaire typique).
18a *Abieti-Fagetum typicum* (Hêtraie à Sapin typique).
18a^{bl} *Abieti-Fagetum typicum*, variante à gros blocs (Hêtraie à Sapin typique, variante à gros blocs).
18s *Abieti-Fagetum stachyetosum silvaticae* (Hêtraie à Sapin avec Epiaire des forêts).
20aP *Abieti-Fagetum polystichetosum*, variante à *Petasites albus* (Hêtraie à Sapin riche en fougères, variante à Pétasite blanc).
46a *Vaccinio-Abietetum typicum* (Pessière-Sapinière à Myrtille typique).
46g *Vaccinio-Abietetum lysimaquietosum* (Pessière-Sapinière à Myrtille avec Lysimaque des bois).
49a *Equisito-Abietetum typicum* (Sapinière à Prêle typique).

Figure 1: Localisation des stations forestières étudiées dans l'éco-gramme (étagement altitudinal selon BURGER et al. 1996).

stations forestières indiquées dans l'éco-gramme correspondent davantage à des sols humides, mais elles recouvrent largement toute la gamme des sols acides à basiques (figure 1).

2.2 Les relevés mycologiques

Dans chaque station, une surface de 700 m² a été délimitée par un rayon de 15 m autour du profil de sol qui en constitue le point central. Seuls les champignons supérieurs mycorhiziens et saprophytes terricoles (appelés ci-après champignons terricoles) ont été pris en compte dans notre étude. Les relevés ont été effectués tous les quinze jours, durant les années 1995 à 1998, de mai à novembre. La surface a été systématiquement prospectée pour inventorier les macromycètes. Chaque année, la liste des espèces présentes a été dressée mais le comptage des carpophores n'a pas été effectué.

2.3 Identification des macromycètes

Toutes les récoltes ont fait l'objet d'un examen macroscopique, voire microscopique si nécessaire, pour identifier les

macromycètes cueillis. Certaines d'entre elles, et notamment celles comprenant des macromycètes difficiles à déterminer, peu connus ou diversement interprétés, ont fait l'objet d'une description complète. Les macromycètes ont été déterminés à l'aide des ouvrages suivants: *Kleine Kryptogamenflora*, Band IIb/2 (MOSER 1983), *Guide des champignons de France et d'Europe* (COURTECUISE & DUHEM 1994), *Cortinarius*, *Flora Photographica* (BRANDRUD et al. 1990–1998) auxquels on voudra bien se référer pour les noms d'auteurs. L'inventaire des macromycètes de chaque station a été consigné dans une base de données pour le traitement ultérieur et la constitution d'un document particulier qui sera remis aux services forestiers et autres organismes des cantons concernés. Les exsiccata des macromycètes récoltés seront conservés dans le myco-herbier du WSL. La liste des macromycètes inventoriés dans les 17 stations sera communiquée au gestionnaire de la banque de données des macromycètes de Suisse.

L'échelle de classement des macromycètes par rapport à leur affinité au pH du sol a été réalisée sur la base d'une échelle de classement des sols (tableau 2).

3. Résultats

Nous avons dénombré 306 macromycètes dans les 17 stations étudiées. Ils se répartissent en 32 genres mycorhiziens comprenant 210 espèces et 41 genres terricoles comprenant 96 espèces. Les genres renfermant le plus grand nombre d'espèces mycorhiziennes sont *Cortinarius* (43), *Russula* (37), *Inocybe* (27), *Lactarius* (24), *Amanita* (15), *Tricholoma* (8) et pour les terricoles *Clitocybe* (13), *Mycena* (8). La fréquence d'apparition des carpophores pendant les quatre années d'inventaire s'est révélée très inconstante. Seules 13 espèces ont été récoltées chaque année dans toutes les associations forestières étudiées.

Nous avons dénombré 79 espèces comestibles sur les 306 macromycètes inventoriés. Les espèces mycorhiziennes représentent 72% des comestibles.

3.1 Macromycètes et associations forestières

Les résultats par stations et par groupes d'associations forestières (Hêtraie à Aspérule, à Millet et à Pulmonaire; Hêtraie à Dentaïre; Hêtraie à Sapin; Pessière-Sapinière), classifiés selon les indications de la clé de l'utilisateur (BURGER et al. 1996), sont présentés à la figure 2. L'association forestière renfer-

Tableau 2: Classification des sols et échelle de pH applicable au classement des macromycètes par rapport à leur affinité au pH du sol.

a) Classification des sols d'après le pH (selon BURGER et al. 1996)		
Groupes	Graduation de pH (CaCl ₂)	
Acidité extrême	< 3.75	
Acidité forte	3.75 – < 4.25	
Acidité médiane	4.25 – < 5.25	
Acidité modérée	5.25 – < 5.75	
Acidité faible	5.75 – < 6.75	
Neutre	6.75 – < 7.25	
Basique	> 7.25	

b) Echelle proposé pour le classement des macromycètes selon leur affinité au pH (CaCl ₂) du sol		
Groupes	Graduation de pH (CaCl ₂)	
Acidophiles forts	< 4.25	Macromycètes des sols à acidité extrême ou forte
Acidophiles médians	4.25 – < 5.75	Macromycètes des sols à acidité médiane ou modérée
Acidophiles faibles	5.75 – < 6.75	Macromycètes des sols à acidité faible
Neutrophiles	6.75 – < 7.25	Macromycètes des sols neutres
Calcicoles	> 7.25	Macromycètes des sols basiques
Indifférents ou mixtes	Toute la gamme	Macromycètes indifférents ou dans plusieurs groupes spécifiques

Figure 2: Nombre d'espèces de macromycètes de chaque station forestière étudiée et des groupements (années 1995–1998).

mant le plus grand nombre de macromycètes est la Hêtraie à Sapin, station 18s, avec 82 espèces mycorrhiziennes et 22 espèces terricoles. Si nous observons les nombres par groupes, nous constatons que les Hêtraies à Sapin et les forêts de conifères pures (Pessièrès et Sapinières) ont plus d'espèces mycorrhiziennes et moins d'espèces terricoles que le premier groupe de Hêtraies. Ceci est démontré dans le rapport mycorrhiziens/terricoles dont les valeurs augmentent de la Hêtraie à Asperule/Millet/Pulmonaire à la Pessière-Sapinière (tableau 3).

Les macromycètes inventoriés une seule fois au sein de l'une ou l'autre association sont au nombre de 97 espèces mycorrhiziennes et 41 terricoles. L'association forestière qui en renferme le plus est la Hêtraie à Sapin (18s), où 18 mycorhi-

ziens et 4 terricoles ont été dénombrés. La plus pauvre est la Hêtraie à Pulmonaire typique, variante à Actée en épi (9a^{lu}) qui ne compte qu'un macromycète de chaque catégorie.

3.2 Macromycètes et pH du sol

Dans le tableau synoptique (tableau 4) les stations sont groupées selon l'échelle de pH que nous avons définie. Ceci permet d'indiquer l'affinité de chaque espèce inventoriée avec le pH du sol. Nous avons groupé les espèces de macromycètes selon le classement proposé (tableau 2). 50% des espèces se développent sur les sols à acidité forte et médiane, seulement 18% sur les sols neutres, calcaires ou à acidité faible et 32% sont

Tableau 3: Nombre d'espèces de macromycètes mycorrhiziens et terricoles selon les associations forestières et moyenne par groupes.

Groupe d'associations	Associa-tions	Espèces mycorrhiziennes		Espèces terricoles		Rapports mycorrhiziens / terricoles	Rapports du nombre total mycorrhiziens / terricoles
		Nombre	Moyenne par groupes	Nombre	Moyenne par groupes		
Hêtraie à Asperule / Hêtraie à Millet / Hêtraie à Pulmonaire	7a ^a	9	19	12	14	0.8	1.4
	7e	32		13		2.5	
	8g	10		26		0.4	
	8s	36		13		2.8	
	9a	5		12		0.4	
	9a ^{lu}	22		8		2.8	
Hêtraie à Dentaïre	12a	9	23	13	20	0.7	1.2
	12a	29		23		1.3	
	12a	31		24		1.3	
Hêtraie à Sapin	18a	29	41	18	16	1.6	2.5
	18a ^{bl}	16		14		1.1	
	18s	82		22		3.7	
	20aP	35		10		3.5	
Pessière-Sapinière	46a	41	37	6	8	6.8	4.6
	46g	35		9		3.9	
	49a	28		6		4.7	
	49a	45		11		4.1

Figure 3: Rüeggisberg, Gibeleggwald (18s: Hêtraie à Sapin avec Epiare des forêts), la station la plus riche en espèces. Photo: François Ayer.

indifférents au pH du sol. Dans les stations acides, les espèces mycorhiziennes dominent clairement les terricoles (huit fois plus de mycorrhiziens sur les sols à acidité forte); dans les stations basiques, il y a quasiment le même nombre d'espèces de ces deux groupes (*tableau 5*).

Nous avons identifié 4 macromycètes qui fructifient aussi bien sur les sols basiques des stations de Welschenrohr (Hinter Hammer) et d'Echarlens que sur des sols acides en surface et calcaires à plus de 70 cm de profondeur (stations de Rüeggisberg, Middel et Villarepos). Ces macromycètes sont *Cortinarius infractus*, *Hygrophorus eburneus*, *Lactarius blennius fo. viridis* et *Russula mairei*.

4. Discussion

Les résultats concernant les macromycètes et les associations forestières montrent une grande disparité selon les stations étudiées. Pour comparer les résultats obtenus, nous avons réparti les associations étudiées en quatre groupes (*tableau 3*). On a fait un groupe avec les Hêtraies du Plateau et un autre groupe avec la Hêtraie à Dentaïre (Jura). La Hêtraie à Sapin et la Pessière-Sapinière forment les deux autres groupes. Le nombre d'espèces de macromycètes varie non seulement au sein des différentes associations, mais également à l'intérieur d'associations identiques (voir associations 12a et 49a, *figure 2*). Ces différences s'expliquent par les variations de la couverture végétale et du sol de ces associations forestières identiques.

Pour la Hêtraie à Aspérule, la Hêtraie à Millet et la Hêtraie à Pulmonaire, nous obtenons une moyenne de 19 espèces de macromycètes mycorhiziens et 14 terricoles (*tableau 3*). Les associations forestières 7a^a et 9a sont relativement pauvres; cela s'explique par le fait que les peuplements forestiers sont très âgés et peu propices à une bonne diversité fongique. La Hêtraie à Dentaïre a une moyenne de 23 espèces de macromycètes mycorhiziens et 20 terricoles; la première station, située au bord du lac de la Gruyère, a le moins d'espèces et rien, à notre avis, n'explique cette différence par rapport aux stations du Jura soleurois et de la région de Berne. La Hêtraie à Sapin a une moyenne de 41 espèces de macromycètes mycorhiziens et 16 terricoles. Une des Hêtraies à Sapin, la station de Rüeggisberg (Gibeleggwald 18s, *figure 3*) est celle qui a la plus grande diversité fongique. Cela s'explique par la constitution

Tableau 5: Nombre d'espèces mycorhiziennes et terricoles selon les groupes de pH.

Groupes	Graduation de pH (CaCl ₂)	Mycorhiziens	Terricoles	Rapport mycorhiziens / terricoles
Acidophiles forts	< 4.25	48	6	8.0
Acidophiles médians	4.25 – < 5.75	39	20	2.0
Acidophiles faibles	5.75 – < 6.75	5	8	0.6
Neutrophiles	6.75 – < 7.25	3	2	1.5
Calcicoles	> 7.25	12	13	0.9
Mixtes: Acidophiles forts et médians	< 4.25 – 5.75	33	6	5.5
Mixtes: Acidophiles faibles, neutrophiles et calcicoles	> 5.75	7	4	1.8
Indifférents	Toute la gamme	63	37	1.7
Total		210	96	2.2

Espèces	Notre classement	Classement selon Krieglsteiner (1977)
Classement identique <i>Cortinarius fasciatus</i> <i>Cortinarius nanceiansis</i> <i>Chaemamyces fracidus</i> <i>Geastrum sessile</i> <i>Inocybe jurana</i> <i>Inocybe tarda</i> <i>Limacella guttata</i> <i>Ripartites tricholoma</i>	Acidophile Calcicole Calcicole Calcicole Calcicole Acidophile Calcicole Acidophile faible	Acidophile Calcicole Calcicole Calcicole Calcicole Acidophile Calcicole Acidophile faible
Classement différent <i>Amanita ceciliae</i> <i>Cortinarius odorifer</i> <i>Lactarius acris</i> <i>Inocybe corydalina</i> <i>Inocybe lanuginosa var. ovatozystis</i> <i>Inocybe striata</i> <i>Cortinarius pseudosulphureus</i> <i>Leucocortinarius bulbiger</i> <i>Sarcosphaeria coronaria</i>	Indifférent Mixte Mixte Acidophile Acidophile Neutrophile Acidophile faible Acidophile faible Neutrophile	Calcicole Calcicole Calcicole Calcicole Calcicole Acidophile Calcicole Calcicole Calcicole

Tableau 6: Comparaison de notre classement de quelques espèces avec celui de Krieglsteiner (1977).

Tableau 4: Tableau synoptique indiquant la relation entre les espèces de macromycètes, les catégories de pH et accessoirement les associations forestières.

Station No	1162	5001	1192	1171	1212	4026	1154	5007	5005	4004	1043	9019	5121	1151	9010	1001	4017
Association	46a	46g	8s	7a(a)	49a	7e	18s	20aP	49a	8g	12a	18a	18a(bl)	12a	12a	9a	9a(lu)
pH (CaCl ₂)	3,07	3,15	3,49	3,56	3,69	4,28	4,40	4,74	5,40	5,65	6,04	6,23	6,88	7,29	7,31	7,32	7,38
Altitude	885	1010	920	590	995	650	855	1160	995	580	840	1160	1160	710	670	650	530
Pente	18	30	2	15	5	26	22	45	30	10	48	65	90	75	65	15	46
Catégories de pH	< 4.25					4.25 – 5.75					5.75 – 6.75		6.75 – 7.25		> 7.25		

acidophiles forts

<i>Amanita citrina</i>	1																
<i>Amanita fulva</i>	1																
<i>Amanita muscaria</i> fo. <i>aureola</i>		1															
<i>Amanita spissa</i>					1												
<i>Amanita spissa</i> var. <i>excelsa</i>					1												
<i>Amanita submembranacea</i>			1														
<i>Amanita virosa</i>	1	1															
<i>Boletus edulis</i>					1												
<i>Boletus pulverulentus</i>					1												
<i>Gantherellus cibarius</i>		1															
<i>Gantherellus lutescens</i>		1															
<i>Chalciporus piperatus</i>					1												
<i>Clitocybe clavipes</i>					1												
<i>Cortinarius albobariegatus</i>		1															
<i>Cortinarius brunneus</i>	1	1	1														
<i>Cortinarius bulliardii</i>					1												
<i>Cortinarius cagei</i>					1												
<i>Cortinarius obtusus</i>	1																
<i>Cortinarius paragaudis</i>	1																
<i>Cortinarius rigens</i>					1												
<i>Cortinarius russeoides</i>		1															
<i>Cortinarius semisanguineus</i>	1																
<i>Cortinarius sommerfeltii</i>			1														
<i>Cortinarius uraceus</i>	1																
<i>Cortinarius venetus</i> var. <i>montanus</i>					1												
<i>Cortinarius vibratilis</i>	1																
<i>Elaphomyces granulatus</i>	1	1															
<i>Entoloma cuneatum</i>					1												
<i>Entoloma nitidum</i>	1	1															
<i>Gomphidius glutinosus</i>		1															
<i>Gyromitra infula</i>					1												
<i>Hemimycena pithya</i>		1															
<i>Hydntria tulasnei</i>			1														
<i>Hydnum rufescens</i>		1															
<i>Hygrophorus discoideus</i>					1												
<i>Hygrophorus camarophyllus</i>					1												
<i>Lactarius rufus</i>	1																
<i>Lactarius volemus</i>	1				1												
<i>Mycena rubromarginata</i>	1		1		1												
<i>Peziza badia</i>			1														
<i>Psathyrella candolleana</i>				1													
<i>Ramaria rubella</i>		1															
<i>Ramaria stricta</i>				1													
<i>Rozites caperatus</i>		1															
<i>Russula aurea</i>		1															
<i>Russula azurea</i>					1												
<i>Russula cyanoxantha</i> var. <i>variata</i>		1															
<i>Russula densifolia</i>		1															
<i>Russula nigricans</i>	1		1		1												
<i>Russula puellaris</i>	1		1														
<i>Russula xerampelina</i>	1																
<i>Sparassis laminosa</i>	1																
<i>Suillus placidus</i>	1																
<i>Tricholoma bufonium</i>					1												

acidophiles médians

<i>Agrocybe firma</i>																	1
<i>Agrocybe praecox</i>						1											
<i>Amanita magnivolvata</i>																	1
<i>Amanita vaginata</i> var. <i>alba</i>						1											
<i>Clavulina rugosa</i>							1										
<i>Coprinus auricomus</i>																	1
<i>Cortinarius acutus</i>								1									
<i>Cortinarius bolaris</i>						1											
<i>Cortinarius limonius</i>								1									
<i>Cortinarius sanguineus</i>									1	1							
<i>Craterellus cornucopioides</i>							1										
<i>Hebeloma latifolium</i>							1										
<i>Helvella lacunosa</i>							1										
<i>Humaria hemisphaerica</i>							1										
<i>Inocybe cincinnata</i>							1										
<i>Inocybe cookei</i>							1										
<i>Inocybe corydalina</i>							1										
<i>Inocybe mixtilis</i>							1										
<i>Inocybe napipes</i>									1								
<i>Inocybe queletii</i>								1									
<i>Inocybe tarda</i>						1											

Station No	1162	5001	1192	1171	1212	4026	1154	5007	5005	4004	1043	9019	5121	1151	9010	1001	4017	
Association	46a	46g	8s	7a(a)	49a	7e	18s	20aP	49a	8g	12a	18a	18a(bl)	12a	12a	9a	9a(lu)	
pH (CaCl ₂)	3,07	3,15	3,49	3,56	3,69	4,28	4,40	4,74	5,40	5,65	6,04	6,23	6,88	7,29	7,31	7,32	7,38	
Altitude	885	1010	920	590	995	650	855	1160	995	580	840	1160	1160	710	670	650	530	
Pente	18	30	2	15	5	26	22	45	30	10	48	65	90	75	65	15	46	
Catégories de pH	< 4.25					4.25 – 5.75					5.75 – 6.75			6.75 – 7.25				> 7.25

<i>Laccaria laccata</i>																		1
<i>Laccaria laccata</i> var. <i>moelleri</i>								1										
<i>Lactarius fluens</i>																		1
<i>Lactarius fuliginosus</i>						1	1											
<i>Lactarius pterosporus</i>						1												
<i>Lentinellus omphalodes</i>							1											
<i>Limacella ochraceolutea</i>																		1
<i>Lycoperdon echinatum</i>																		1
<i>Lycoperdon foetidum</i>										1								
<i>Macrocyttidia cucumis</i>							1											
<i>Melanoleuca grammopodia</i>																		1
<i>Melanoleuca melaleuca</i>							1											
<i>Peziza michelii</i>							1											
<i>Pluteus podospileus</i> fo. <i>podospileus</i>																		1
<i>Pluteus romellii</i>							1											
<i>Pluteus thomsonii</i>																		1
<i>Psathyrella gracilis</i>																		1
<i>Pseudocraterellus undulatus</i>							1											
<i>Ramaria ignicolor</i>										1								
<i>Ramaria stricta</i>						1												
<i>Ripartites tricholoma</i>																		1
<i>Russula anthracina</i> var. <i>insipida</i>							1	1	1									
<i>Russula aurora</i>						1												
<i>Russula badia</i>							1											
<i>Russula cyanoxantha</i> fo. <i>cutefracta</i>							1											
<i>Russula foetens</i>						1	1											
<i>Russula langei</i>							1	1										
<i>Russula postiana</i>							1											
<i>Russula risigallina</i>							1											
<i>Russula romellii</i>						1	1											
<i>Russula viscida</i>							1	1										
<i>Russula viscida</i> var. <i>dissidens</i>							1											
<i>Scleroderma bovista</i>						1												
<i>Scutellinia vitreola</i>										1								
<i>Thelephora anthocephala</i>						1	1											
<i>Tricholoma inamoenum</i>																		1
<i>Tricholoma pardinum</i> var. <i>filamentosum</i>							1											
<i>Tubaria furfuracea</i>																		1

acidophiles faibles

<i>Clitocybe costata</i>																		1
<i>Clitocybe metachroa</i>																		1
<i>Clitocybe odora</i>																		1
<i>Cortinarius glaucopus</i>																		1
<i>Cortinarius porphyropus</i>																		1
<i>Inocybe leiocephala</i>																		1
<i>Lepiota clypeolaria</i>																		1
<i>Lepiota grangei</i>																		1
<i>Lepiota ignipes</i>																		1
<i>Leucocortinarius bulbiger</i>																		1
<i>Melanophyllum haematospermum</i>																		1
<i>Russula delicata</i>																		1
<i>Stropharia caerulea</i>																		1

neutrophiles

<i>Amanita submembranacea</i> var. <i>griseoargentata</i>																		1
<i>Clitocybe sinopica</i>																		1
<i>Cortinarius suillus</i>																		1
<i>Inocybe striata</i>																		1
<i>Sarcosphaera crassa</i>																		1

calcicoles

<i>Chaemamyces fracidus</i>																		1
<i>Clitocybe obsoleta</i>																		1
<i>Clitocybe squamulosa</i>																		1
<i>Cortinarius calochrous</i> var. <i>caroli</i>																		1
<i>Cortinarius nanceiensis</i>																		1
<i>Cortinarius splendens</i>																		1
<i>Cystolepiota bucknallii</i>																		1
<i>Gastrum sessile</i>																		1
<i>Gomphidius rutilus</i>																		1
<i>Hebeloma danicum</i>																		1
<i>Helvella queletii</i>																		1
<i>Hygrophorus lindtneri</i>																		1
<i>Inocybe hirtella</i> var. <i>hirtella</i>																		1
<i>Inocybe jurana</i>																		1
<i>Inocybe lanuginosa</i> var. <i>ovatocystis</i>																		1
<i>Limacella guttata</i>																		1
<i>Mycena diosma</i>																		1
<i>Oudemansiella pudens</i>																		1
<i>Psathyrella lacrymabunda</i>																		1

Station No	1162	5001	1192	1171	1212	4026	1154	5007	5005	4004	1043	9019	5121	1151	9010	1001	4017
Association	46a	46g	8s	7a(a)	49a	7e	18s	20aP	49a	8g	12a	18a	18a(bl)	12a	12a	9a	9a(lu)
pH (CaCl ₂)	3,07	3,15	3,49	3,56	3,69	4,28	4,40	4,74	5,40	5,65	6,04	6,23	6,88	7,29	7,31	7,32	7,38
Altitude	885	1010	920	590	995	650	855	1160	995	580	840	1160	1160	710	670	650	530
Pente	18	30	2	15	5	26	22	45	30	10	48	65	90	75	65	15	46
Catégories de pH	< 4.25					4.25 – 5.75					5.75 – 6.75			6.75 – 7.25			

<i>Psathyrella pyrotricha</i>																	1
<i>Tarzetta cupularis</i>																	1
<i>Tricholoma lascivum</i>																	1
<i>Tricholoma sulphureum</i>																1	
<i>Volvariella caesiocincta</i>																	1
<i>Xerocomus porosporus</i>														1			

acidophiles forts, médians

<i>Amanita porphyria</i>	1								1								
<i>Cantharellus cibarius</i> var. <i>amethysteus</i>			1					1									
<i>Chroogomphus helveticus</i>	1								1								
<i>Clavulina cristata</i>			1					1									
<i>Clitocybe foetens</i>		1							1								
<i>Collybia distorta</i>			1						1	1							
<i>Cortinarius cinnamomeus</i>			1		1			1									
<i>Cortinarius fasciatus</i>	1		1		1			1		1							
<i>Cortinarius flexipes</i> var. <i>flabellus</i>		1						1	1								
<i>Cortinarius hinnuleus</i>					1		1										
<i>Cortinarius salor</i> subsp. <i>transiens</i>			1						1								
<i>Cortinarius spilomeus</i>		1						1		1							
<i>Cystoderma amiantinum</i>	1	1	1		1				1	1							
<i>Entoloma cetratum</i>		1	1						1								
<i>Hydnum repandum</i>	1							1									
<i>Hygrophorus olivaceoalbus</i>	1		1						1								
<i>Inocybe assimilata</i>	1							1	1								
<i>Lactarius albocarneus</i>					1			1									
<i>Lactarius camphoratus</i>	1	1							1								
<i>Lactarius britannicus</i> var. <i>britannicus</i>					1			1									
<i>Lactarius lignyotus</i>	1	1	1						1	1							
<i>Lactarius necator</i>	1		1						1								
<i>Lactarius picinus</i>		1							1								
<i>Lactarius theiogalus</i>	1								1								
<i>Lactarius vellereus</i>					1		1	1									
<i>Paxillus involutus</i>			1	1					1								
<i>Peziza pseudosylvestris</i>				1				1									1
<i>Rickenella fibula</i>			1					1									
<i>Russula acrifolia</i>	1		1					1									
<i>Russula cyanoxantha</i>			1		1			1	1	1							
<i>Russula cyanoxantha</i> fo. <i>peltareaui</i>			1					1	1								
<i>Russula emetica</i>	1	1							1								
<i>Russula ochroleuca</i>	1		1	1					1	1							1
<i>Russula vesca</i>	1							1	1								
<i>Thelephora terrestris</i>			1						1								
<i>Tricholoma pseudonictitans</i>		1			1					1							
<i>Tricholoma saponaceum</i>					1		1										
<i>Tylopilus felleus</i>	1								1								
<i>Xerocomus pruinatus</i>	1	1						1	1	1							

acidophiles faibles, neutrophiles, calcicoles

<i>Boletus luridus</i>												1				1	
<i>Clitocybe nebularis</i>											1	1				1	1
<i>Cortinarius anserinus</i>											1					1	
<i>Cortinarius calochrous</i>											1					1	
<i>Cortinarius cliduchus</i>											1					1	
<i>Cortinarius odorifer</i>											1					1	
<i>Cortinarius varius</i>											1				1		
<i>Lactarius luridus</i>											1					1	
<i>Lepista glaucocana</i>											1					1	
<i>Lepista sordida</i>											1				1		
<i>Mycena amicta</i>													1			1	1

indifférents

<i>Amanita battarae</i>			1		1						1						
<i>Amanita ceciliae</i>																	1
<i>Amanita rubescens</i>	1		1		1		1				1						
<i>Amanita vaginata</i>							1				1						
<i>Cantharellus tubaeformis</i>	1	1			1				1	1							
<i>Clavariadelphus pistillaris</i>							1					1					
<i>Clitocybe ditopa</i>			1												1		
<i>Clitocybe geotropa</i>							1				1						
<i>Clitocybe gibba</i>			1	1	1		1				1					1	
<i>Clitocybe phaeophthalma</i>											1				1	1	1
<i>Clitopilus prunulus</i>		1					1	1			1				1		
<i>Collybia butyracea</i> var. <i>asema</i>		1	1	1	1		1	1	1	1	1	1					
<i>Collybia confluens</i>			1	1			1	1	1								
<i>Collybia dryophila</i>		1	1					1	1	1							
<i>Collybia peronata</i>			1	1	1		1	1		1		1					
<i>Cortinarius anomalus</i>		1	1		1					1	1	1					
<i>Cortinarius casimiri</i>			1									1					
<i>Cortinarius decipiens</i>	1									1							
<i>Cortinarius infractus</i>		1	1				1	1			1						

Station No	1162	5001	1192	1171	1212	4026	1154	5007	5005	4004	1043	9019	5121	1151	9010	1001	4017
Association	46a	46g	8s	7a(a)	49a	7e	18s	20aP	49a	8g	12a	18a	18a(bl)	12a	12a	9a	9a(lu)
pH (CaCl ₂)	3,07	3,15	3,49	3,56	3,69	4,28	4,40	4,74	5,40	5,65	6,04	6,23	6,88	7,29	7,31	7,32	7,38
Altitude	885	1010	920	590	995	650	855	1160	995	580	840	1160	1160	710	670	650	530
Pente	18	30	2	15	5	26	22	45	30	10	48	65	90	75	65	15	46
Catégories de pH	< 4.25					4.25 – 5.75					5.75 – 6.75		6.75 – 7.25		> 7.25		
<i>Cortinarius odorifer</i> var. <i>luteolus</i>	1														1		
<i>Cortinarius pseudosulphureus</i>											1		1				
<i>Cortinarius salor</i>											1		1				
<i>Cortinarius speciosissimus</i>								1	1								
<i>Cystoderma carcharias</i>					1						1						
<i>Cystolepiota seminuda</i>												1	1		1		
<i>Entoloma hirtipes</i>					1							1					
<i>Entoloma rhodopolium</i> var. <i>nidosum</i>							1				1	1			1		
<i>Entoloma rhodopolium</i> var. <i>rhodopolium</i>					1	1	1	1				1	1				
<i>Entoloma venosum</i>					1				1		1						1
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>			1				1				1						1
<i>Hebeloma radicosum</i>		1										1					
<i>Hebeloma sinapizans</i>							1					1	1		1		
<i>Helvella crispa</i>							1				1						
<i>Helvella elastica</i>							1								1		
<i>Hygrophorus discoxanthus</i>							1					1		1	1		
<i>Hygrophorus eburneus</i>						1	1			1	1	1			1		
<i>Hygrophorus pustulatus</i>					1		1										1
<i>Inocybe bongardii</i> var. <i>bongardii</i>							1						1				1
<i>Inocybe cervicolor</i>		1			1		1				1						
<i>Inocybe fuscidula</i> var. <i>fuscidula</i>							1		1		1					1	1
<i>Inocybe geophylla</i> var. <i>geophylla</i>							1		1					1		1	1
<i>Inocybe geophylla</i> var. <i>lilacina</i>			1				1										1
<i>Inocybe griseolilacina</i>							1					1					
<i>Inocybe maculata</i>							1							1	1		
<i>Inocybe nitidiuscula</i>				1	1		1		1		1	1		1		1	
<i>Inocybe pelargonium</i>							1										1
<i>Inocybe petiginosa</i>							1					1					
<i>Inocybe piriodora</i>							1					1		1			
<i>Inocybe pudica</i>					1		1										1
<i>Inocybe rimosa</i> var. <i>rimosa</i>					1		1		1					1		1	
<i>Laccaria amethystina</i>	1	1	1		1	1	1	1	1	1			1		1		
<i>Laccaria laccata</i> var. <i>pallidifolia</i>			1				1	1				1					1
<i>Lactarius acris</i>											1	1	1				
<i>Lactarius blennius</i>					1	1	1						1		1		1
<i>Lactarius blennius</i> fo. <i>viridis</i>										1			1		1		
<i>Lactarius deterrimus</i>		1		1			1	1					1		1		1
<i>Lactarius mittissimus</i>		1	1		1		1	1	1	1	1		1				
<i>Lactarius pallidus</i>						1	1				1	1	1				
<i>Lactarius piperatus</i>					1	1					1						
<i>Lactarius romagnesii</i>						1					1						
<i>Lactarius salmonicolor</i>		1			1		1	1	1		1		1		1		
<i>Lactarius subdulcis</i>						1	1										1
<i>Leotia lubrica</i>							1					1			1		
<i>Lepiota cristata</i>										1				1	1		
<i>Lepiota ventriospora</i>		1									1						
<i>Lepista inversa</i>				1							1						
<i>Lycoperdon perlatum</i>						1					1	1	1				
<i>Lycoperdon umbrinum</i>							1								1		
<i>Lyophyllum rancidum</i>							1										1
<i>Marasmius cohaerens</i>										1	1						
<i>Marasmius torquesens</i>						1				1	1						
<i>Marasmius wynneae</i>										1	1						1
<i>Mycena galopus</i>	1		1				1	1		1		1	1	1		1	1
<i>Mycena pelianthina</i>				1		1				1			1				
<i>Mycena pura</i>				1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Mycena rosea</i>				1						1	1						
<i>Mycena sanguinolenta</i>	1		1	1		1		1							1		
<i>Oudemansiella radicata</i>						1	1		1		1		1	1	1		
<i>Peziza succosa</i>		1			1		1		1					1		1	
<i>Pluteus nanus</i>						1									1		
<i>Pseudoclitocybe cyathiformis</i>		1				1	1	1	1	1						1	1
<i>Rhodocybe nitellina</i>								1				1	1				
<i>Russula adulterina</i>			1		1		1				1						
<i>Russula amethystina</i>		1	1		1		1				1						
<i>Russula cavipes</i>		1			1		1		1		1						
<i>Russula chloroides</i>		1	1		1		1		1		1						1
<i>Russula fellea</i>	1		1				1		1			1			1		
<i>Russula integra</i>					1		1		1	1	1						1
<i>Russula mairei</i>						1					1	1	1		1		
<i>Russula nauseosa</i>			1				1				1				1		
<i>Russula olivacea</i>					1	1	1		1								1
<i>Russula queletii</i>		1						1	1			1					1
<i>Russula turci</i>	1						1				1						
<i>Sarcodon imbricatus</i>							1										1
<i>Tarzetta catinus</i>						1				1			1		1		
<i>Tremiscus helvelloides</i>					1						1				1		
<i>Tricholoma vaccinum</i>									1			1					
<i>Xerocomus badius</i>	1		1	1				1							1		
<i>Xerocomus chrysenteron</i>	1		1	1			1	1	1			1					1
<i>Xerocomus subtomentosus</i>			1				1				1						

de son peuplement – une futaie moyenne d'aspect jardiné – et par son orientation nord-ouest avec un sol conservant une humidité non excessive très favorable aux champignons surtout durant les années sèches. La station la moins favorable est celle de Charmey (18a^{bl}) orientée à l'est et à très forte déclivité. Cette variante à gros blocs ne permet pas la fixation homogène de l'humus. Dans cette station, les carpophores sont souvent localisés au pied des arbres où ils trouvent le substrat non perturbé par les mouvements superficiels du sol. Le dernier groupe, la Pessière-Sapinière, a une moyenne de 37 espèces de macromycètes mycorhiziens et seulement 8 terricoles.

On dénombre seulement 16 macromycètes mycorhiziens et 4 terricoles communs à toutes les associations forestières étudiées.

Les différents auteurs s'accordent à considérer que les pessières et sapinières d'altitude offrent un maximum de diversité fongique (GUINBERTEAU & COURTECUISSÉ 1997) mais ils jugent que les peuplements monospécifiques sont loin d'offrir une aussi grande diversité fongique. Parmi les peuplements monospécifiques, la pessière de substitution est celle que nous connaissons le mieux. Qu'elle soit située en plaine ou à la montagne, sa bonne diversité fongique a été constatée lors de nos travaux en cours (résultats non publiés).

Le tableau synoptique (*tableau 4*) indique la place qu'occupent les différents macromycètes au sein des associations forestières. Les espèces qui ne se trouvent que dans une seule et même station peuvent être considérées comme fidèles à celle-ci, mais on ne peut affirmer qu'elles sont strictement inféodées, faute d'observations prolongées. Cette première recherche montre que chaque association forestière a des macromycètes fidèles et utiles au descripteur pour le classement des stations forestières. Le nombre insuffisant d'associations forestières étudiées, la durée d'observation trop courte (EGLI *et al.* 1997) et la prédominance d'autres facteurs spécifiques comme les exigences biologiques ou l'hétérotrophie des champignons en est vraisemblablement la cause.

La prédominance des macromycètes symbiotiques dans les forêts de conifères, comparée aux forêts de feuillus, pourrait trouver une explication par le pH du sol généralement plus bas et ses conséquences sur l'activité réduite des terricoles, codécomposeurs de la litière brute.

Au point de vue des espèces indicatrices, les macromycètes acidophiles faibles ou neutrophiles sont les plus importants car ils devraient être plus sensibles à une acidification accrue du sol et à des dépôts polluants indésirables. L'étude montre que le nombre de macromycètes acidophiles faibles ou neutrophiles est relativement peu élevé mais d'une grande signification pour juger de l'évolution de l'environnement.

Le remplacement des espèces fongiques neutrophiles ou acidophiles faibles par des macromycètes typiquement acidophiles serait hautement significatif.

A l'état actuel, il est très difficile de comparer les résultats disponibles dans la littérature parce que les méthodes de détermination du pH et des échelles de classification varient selon les auteurs. Nous avons constaté que la méthode de détermination du pH généralement utilisée était la méthode colorimétrique de terrain au niveau de l'horizon superficiel. Nous pensons qu'il faut uniformiser la méthode et opter pour la mesure du pH (CaCl₂) selon les méthodes reconnues ou choisir des stations forestières déjà cartographiées. Dans notre travail, nous avons pris en compte la détermination du pH dans l'horizon superficiel jusqu'à une profondeur de 10 cm pour le classement de tous les macromycètes. Cette décision a été prise pour des raisons pratiques; elle est aussi motivée par le manque de connaissances actuelles sur la localisation de l'appareil végétatif et des mycorhizes dans le profil de sol. Dans les stations où la limite du calcaire se trouve au-dessous de

l'horizon superficiel acide, nous avons inventorié des macromycètes non typiquement acidophiles et nous ne savons pas si leur appareil végétatif est localisé dans l'horizon acide ou basique. Des études sur la distribution des morphotypes de mycorhizes (groupes de mycorhizes décrits sur la base de caractères morphologiques et anatomiques) dans le profil de sol ont déjà montré que ces derniers ne sont pas strictement localisés dans l'horizon superficiel (GÖTTSCHE 1972; EGLI 1981). Cette question restera encore ouverte tant que les recherches indispensables n'auront pas été effectuées dans les profils de sol mixtes à l'aide des techniques de la biologie moléculaire. La localisation des mycorhizes est devenue indispensable depuis la mise en œuvre de l'identification de celles-ci par les techniques de l'analyse moléculaire de fines radicules dont il faut préciser l'horizon où elles ont été récoltées. PETER *et al.* (2001) ont montré l'efficacité de cette méthode pour identifier des macromycètes ne formant pas nécessairement de carpophores visibles. La localisation des mycorhizes doit être connue car la récolte de fines radicules mycorhizées dans l'horizon superficiel ne permet pas toujours de recueillir les mycorhizes correspondant à des macromycètes dont les carpophores ont été observés. Cette affirmation se base sur l'absence des mycorhizes de *Amanita ochraceomaculata* Neville *et al.* dans les prélèvements de fines radicules de l'horizon très superficiel (PETER *et al.* 2001) où des mycorhizes ont été découvertes par la suite à plus de 20 cm de profondeur (résultats non publiés).

En comparant nos résultats avec ceux de BOHUS (1984), nous constatons que l'échelle de pH de cet auteur est plus étendue que la nôtre et que les macromycètes neutrophiles et calcicoles ne sont pas séparés. La comparaison des classements de plusieurs macromycètes communs montre une bonne concordance dans le groupe des acidophiles forts et médians, notamment *Amanita citrina*, *Amanita fulva*, *Amanita excelsa*, *Cantharellus cibarius*, *Chalciporus piperatus* et *Craterellus cornucopioides*. Par contre, *Clitopilus prunulus*, donné comme acidophile médian par Bohus, ressort selon nous comme indifférent au pH du sol. Dans son important travail «Die Makromyzeten der Tannen-Mischwälder», le regretté mycologue allemand Krieglsteiner aborde de multiples aspects des relations des macromycètes avec le sol (KRIEGLSTEINER 1977). Il y étudie notamment la question du pH dans les horizons et publie des listes de macromycètes selon leur affinité avec le pH du sol. Nous avons comparé les résultats de 17 espèces qui sont communes dans nos listes (*tableau 6*). Huit espèces montrent une classification identique, neuf espèces sont classées différemment, trois d'entre elles (*Inocybe sp.*) présentent une classification très différente. Les *Inocybes* sont connus comme des espèces vivant dans des stations très perturbées, ce qui peut expliquer la divergence.

Ces quelques comparaisons montrent qu'il est nécessaire de disposer de multiples observations sur une même espèce dans différentes associations forestières avant de pouvoir la classer sûrement. La banque de données doit être continuellement complétée pour aboutir à une classification plus définitive.

Notre échelle de classement (*tableau 2*) veut englober les cas les plus fréquents que l'on rencontre lors du classement des macromycètes tout en limitant le nombre de groupes dans lesquels ils sont placés. Nous ne croyons pas que la détermination rapide du pH sur le terrain par colorimétrie soit la méthode idéale, car il vaut mieux effectuer les recherches dans des stations dont les paramètres nécessaires sont établis par des spécialistes, comme les pédologues, qui disposent des moyens appropriés. Les stations dont les sols ont une limite calcaire variable sous les horizons superficiels acides sont celles qui posent des problèmes pour le classement des macromy-

cètes. En l'état des connaissances, nous ne savons pas si des macromycètes calcicoles peuvent vivre dans ces stations et apparaître à la surface à travers les horizons superficiels plus ou moins acides. Cette question est devenue importante depuis l'avènement des techniques de l'analyse moléculaire pour l'identification des mycorhizes récoltées sur les fines radicelles. La connaissance relative à la localisation des mycorhizes et même de l'appareil végétatif des macromycètes dans le profil de sol sera de plus en plus indispensable pour effectuer le prélèvement correct des fines radicelles mycorhizées.

Conclusions

Les résultats de cette étude indiquent que les champignons supérieurs ont une place dans la clé de cartographie et les associations forestières. Chaque association forestière a un nombre important de macromycètes qui y sont fidèles. Les données mycologiques doivent compléter les données phytosociologiques et fournir de précieuses informations aux descripteurs. Grâce aux listes de macromycètes fidèles aux associations forestières, nous disposerons aussi de moyens de comparaison quand il s'agira de juger de l'état de forêts supposées être soumises à des atteintes environnementales.

Contrairement aux plantes autotrophes, les fructifications des champignons supérieurs ne sont pas présentes en permanence dans les surfaces forestières qui doivent être cartographiées. Cette difficulté spécifique ne doit pas empêcher les descripteurs d'utiliser les champignons pour leurs travaux en adaptant les périodes de relevés.

L'interdépendance des arbres et des champignons est si importante que l'on peut apprécier les effets des bouleversements naturels (ouragans, bostryches) et l'incidence des méthodes sylvicoles sur la composition de la flore fongique.

Beaucoup de macromycètes marquent une affinité pour les sols à pH défini. Les macromycètes acidophiles faibles et les neutrophiles, peu nombreux, constituent selon nous des bioindicateurs remarquables parce qu'ils sont susceptibles de disparaître en cas d'acidification ou d'eutrophisation du milieu.

Nous pensons que l'association forestière est une unité idéale pour définir la mycocénose du groupe des macromycètes mycorhiziens et terricoles et les classer par rapport à leur affinité avec le pH du sol.

Pour classer sûrement les macromycètes mycorhiziens et terricoles, nous devrions pouvoir étendre la recherche à toutes les associations forestières et multiplier le nombre d'observations d'une même espèce. Le travail entrepris à ce jour est un début, la banque de données devra être continuellement complétée.

L'étude a démontré que la diversité fongique des pessières et des sapinières est bien plus importante que celle qui leur est attribuée généralement.

Résumé

Une étude mycocénologique a été réalisée pendant 4 ans dans 17 stations forestières des cantons de Berne, Soleure et Fribourg afin de déterminer dans quelle mesure les champignons supérieurs (macromycètes) sont liés à des stations forestières données et s'ils se prêtent à les caractériser. Le tableau synoptique indique l'affinité de chaque espèce inventoriée avec le pH du sol: 32% des espèces fongiques inventoriées sont indifférentes au pH, 50% se développent sur des sols à acidité forte à médiane (pH <5,75) et 18% sur des sols neutres et basiques. Les macromycètes fructifiant sur les sols neutres ou à acidité faible pourraient être utilisés comme bioindicateurs des chan-

gements du milieu (acidification ou eutrophisation). La liste des macromycètes classés en fonction du pH et des types de stations est provisoire. Elle ne sera utilisable par le descripteur que lorsqu'elle aura été complétée par de nouvelles observations afin d'établir la liste exhaustive des macromycètes fidèles à certaines stations. Mais ces premières appréciations montrent déjà que les macromycètes se prêtent bien à la caractérisation des milieux et à leur attribution aux différents types de stations forestières. Les forêts de conifères pures sont dans l'ensemble plus riches en macromycètes qu'on ne le suppose généralement. Elles ont une plus grande proportion d'espèces mycorhiziennes que les forêts de feuillus.

Zusammenfassung

Zur Stellung der höheren Pilze in der Ausscheidung von Waldstandortstypen

Siebzehn Waldstandorte in den Kantonen Bern, Solothurn und Freiburg wurden während vier Jahren mykosoziologisch untersucht, um abzuklären, inwieweit höhere Pilze an bestimmte Waldstandortstypen gebunden sind und ob sie sich eignen, Waldgesellschaften zu charakterisieren. Die Artenlisten zeigen eine artspezifische pH-Abhängigkeit: 32% der inventarisierten Pilzarten sind in allen pH-Bereichen zu finden, 50% wurden in sauren Böden bis pH 5.75 gefunden und 18% in neutralen und basischen Böden. Die Arten, die auf schwach sauren bis neutralen Böden Fruchtkörper bilden, werden als mögliche Indikatorarten für Milieuveränderungen (Versauerung oder Eutrophierung) angesehen. Die Klassierung der höheren Pilze nach pH-Klassen und Waldstandortstypen ist eine vorläufige; mit dem Ziel einer definitiven Klassierung soll die Datenbasis mit zusätzlichen Beobachtungen laufend ergänzt werden. Bereits diese ersten Auswertungen zeigen, dass höhere Pilze für die Standortcharakterisierung geeignet sind und zur Klassierung von Waldstandortstypen ohne weiteres verwendet werden können. Reine Nadelwälder sind insgesamt artenreicher an Makromyceten als allgemein angenommen. Sie haben zudem einen höheren Anteil an Mykorrhizapilzen als Laubwaldgesellschaften.

Summary

What is the status of higher fungi in forest site classification?

17 forest sites in three Swiss cantons (Berne, Solothurn, Fribourg) were investigated mycologically during a four year period to find out to what extent higher fungi are bound to specific forest sites and whether they are suitable for characterizing forest types. The species lists reveal a species specific dependency on soil pH: 32% of the inventorized fungal species can be found in the whole pH range, 50% were found only in acid soils up to a pH of 5.75, and 18% in only neutral to alkaline soils. The species fructifying on slightly acid to neutral soils are considered to be possible indicator species for such environmental changes as acidification or eutrophication. The present classification of higher fungi into pH-classes and forest types is a tentative one. The data set will be supplemented with further observations in order to attain a more definitive classification. These preliminary analyses, however, already reveal the suitability of higher fungi for characterizing and classifying forest types. The four-year investigation showed that pure coniferous forests are richer in macromycetes species than generally supposed and also that they harbour a higher percentage of mycorrhizal fungi than deciduous forests.

Bibliographie

- BGU, 1982: Standortskundliche Kartierung der öffentlichen Wälder im Forstkreis 3 (Baden-Zurzach, AG). Begleitender Kommentar zur Karte 1 : 5000. Baden. Waldwirtschaftsverband des 1. Aargauischen Forstkreises. 118 S.
- BIERI, G., 1995: Mykorrhizapilze und ihre Sukzession im Subalpinen Fichtenwald. Diplomarbeit Geobotanisches Institut, Universität Bern. 101 S.
- BILLS, G.F.; HOLTZMANN, G.L.; MILLER O.K., 1985: Comparison of ectomycorrhizal-basidiomycete communities in red spruce versus northern hardwood forests of West Virginia. *Can. J. Bot.* 64: 760–768.
- BOHUS, G., 1984: Studies on the pH requirement of soil-inhabiting mushrooms: The R-Spectra of Mushroom assemblages in deciduous forest communities. *Acta Botanica Hungaria* 30, 1–2: 155–171.
- BON, M.; GEHU, J.-M., 1973: Unités supérieures de végétation et récoltes mycologiques. *Documents Mycologiques* 6, 73: 1–40.
- BRANDRUD, T.E.; LINDSTRÖM, H.; MARKLUND, H.; MELOT, J.; MUSKOS, S., 1990–1998: *Cortinarius: flora photographica*. *Cortinarius* HB, Matfors, Sweden.
- BURGER, T.; STOCKER, R.; DANNER, E.; KAUFMANN, G.; LÜSCHER, P., 1996: Clé de cartographie des stations forestières des cantons de Berne et Fribourg: Clé de l'utilisateur, Annexe de la clé de l'utilisateur et Commentaires sur les associations forestières. Arge Kaufmann+Partner, Burger + Stocker, Solothurn, Lenzburg.
- COURTECUISE, R.; DUHEM, B., 1994: Guide des champignons de France et d'Europe. Edition Delachaux et Niestlé, Lausanne. 476 p.
- CHEVASSUT, G., 1999: Le grand intérêt des cortinaires comme bio-indicateurs. *Bulletin semestriel de la Fédération des Associations mycologiques méditerranéennes* 16: 25–27.
- DARIMONT, F., 1973: Recherches mycosociologiques dans les forêts de Haute Belgique. Essai sur les fondements de la sociologie des champignons supérieurs, tomes 1 et 2. Institut Royal des sciences naturelles de Belgique, Mémoire No 170. 220 p.
- DERBSCH, H.; SCHMITT, J.A., 1984: Atlas der Pilze des Saarlandes, Teil 1: Verbreitung und Gefährdung, Sonderband 2. Eigenverlag der Delattinia, Saarbrücken. 535 S.
- DURIEU, G., 1993: Ecologie des champignons supérieurs, Chapitre IX, La description des communautés fongiques. Masson Paris. 207 p.
- EGLI, S., 1981: Die Mykorrhiza und ihre vertikale Verteilung in Eichenbeständen. *Schweiz. Z. Forstwes.* 132, 5: 345–353.
- EGLI, S.; AYER, F.; CHÂTELAIN, F., 1997: Die Beschreibung der Diversität von Makromyzeten. Erfahrungen aus pilzökologischen Langzeitstudien im Pilzreservat La Chanéaz, FR. *Mycologia Helvetica* 9, 2: 19–32.
- ELLENBERG, H.; KLÖTZLI, F., 1972: Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitteilungen Schweizerische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen 48, 4: 587–930.
- FAVRE, J., 1948: Les associations fongiques des hauts-marais jurassiens et de quelques régions voisines. Kommissionsverlag Buchdruckerei Büchler, Berne. 228 p.
- GÖTTSCHE, D., 1972: Verteilung von Feinwurzeln und Mykorrhizen im Bodenprofil eines Buchen- und Fichtenbestandes im Solling. Mitt. Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft 88: 1–102.
- GRAHAM, V.O., 1927: Ecology of fungi of the Chicago region. *Bot. Gaz.* 83: 267–287.
- GUINBERTEAU, J.; COURTECUISE, R., 1997: Ecosystèmes forestiers et champignons mycorrhiziens. *Revue forestière française*, numéro spécial 1997: 25–39.
- HAAS, H., 1953: Pilzkunde und Pflanzensoziologie. Zeitschrift für Pilzkunde 13: 1–5.
- HERMANN, E., 1923: Abhängigkeit der Pilze vom Substrat. Zeitschrift für Pilzkunde 2: 118–126.
- KRIEGLSTEINER, J., 1977: Die Makromyceten der Tannen-Mischwälder. Lempp Verlag, Schwäbisch Gmünd. 195 S.
- LÜSCHER, P., 1995: Übersicht der kleinen und grossen Protokolle des Kantons Bern, Freiburg (Document interne non publié).
- MOREAU, P.A., 1999: Répartition spatiale et écologique des champignons supérieurs en pessière subalpine à myrtille. Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies, Université de Savoie. Le Bourget du Lac. 62 p.
- MOSER, M., 1983: Kleine Kryptogamen Flora IIb/2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 533 S.

- NEVILLE, P., 2001: Comment doit-on nommer l'appareil reproducteur des macromycètes? *Bulletin semestriel de la Fédération des Associations mycologiques méditerranéennes* 20: 30.
- PETER, M.; AYER, F.; EGLI, S., 2001: Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. *New Phytologist* 149: 311–325.
- RUNGE, F., 1964: Pflanzengesellschaften als Pilzstandorte. *Zeitschrift für Pilzkunde* 30: 14–29.
- SENN-IRLET, B.; BAUMANN, P.; CHÉTELAT, E., 2000: Räumlich-zeitliche Diversität der Höheren Pilze in verschiedenen Pflanzengesellschaften des Hochmoores von Bellelay. *Mycologia Helvetica* 11, 1: 3–6.
- WESTENDORP, G.D., 1850–1866: *Florae Batavae*, Vol. I, and II. Edited by: C.A.J.A. Oudemans. Vereeniging voor de Nederlandsche Flora, Leiden. 191 S.
- ZEUNER, H., 1923: Über den Einfluss der Temperatur, der Luft- und Bodenfeuchtigkeit auf das Wachstum der höheren Pilze. *Zeitschrift für Pilzkunde* 2: 208–214.

Remerciements

Nous adressons nos vifs remerciements à François Freléchoux et à Heinz Cléménçon pour leurs précieux conseils et suggestions lors de la rédaction de ce travail. Un grand merci à Monique Dousse pour son aide rédactionnelle et à Marco Walser pour la transmission des données concernant les mesures de pH et les formes d'humus. Nos remerciements s'adressent aussi à Edwin Schild, Brien, spécialiste des Clavariales, pour la détermination de *Ramaria ignicolor* et *Ramaria rubella*.

Auteurs

FRANÇOIS AYER, Dr. PETER LÜSCHER, Dr. SIMON EGLI, Eidg. Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf.