
Écologie des Basidiomycètes dans les tourbières: quels facteurs expliquent la répartition des carpophores?

PIERRE-ARTHUR MOREAU^{1*} & RÉGIS COURTECUISSÉ²

¹ *Laboratoire d'Ecologie Alpine, Université de Savoie, F-73290 Le Bourget-du-Lac;* ² *Département de Botanique, Faculté des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques, B.P. 83, F-59006 Lille Cedex, France;* * *adresse présente: Geobotanisches Institut ETH, Zollikerstrasse 107, CH-8008 Zurich;* *moreau@geobot.umnw.ethz.ch*

Résumé

1 La macro-écologie des champignons supérieurs dans les tourbières des Alpes françaises est peu connue. Le recherche présentée ici vise à déterminer les facteurs environnementaux qui expliquent la répartition des espèces de basidiomycètes et par suite, la composition mycofloristique des milieux.

2 Cent-six placettes ont été étudiées sur 18 sites tourbeux en Isère et en Savoie (France). Les carpophores de basidiomycètes ont été recensés exhaustivement lors de visites mensuelles en 2000 et 2001, et plusieurs facteurs environnementaux susceptibles de déterminer la répartition des espèces ont été déterminés: altitude, ombrotrophie, acidité du sol, degré d'humification de la tourbe, niveau de la nappe phréatique, composition floristique de la végétation.

3 Chacune des 139 espèces présentes sur au moins quatre placettes est corrélée à un ou plusieurs des facteurs mesurés. Le couvert arboré est corrélé à la présence de 87 espèces et représente le premier facteur influençant la composition mycologique globale d'un site; suivent le niveau de la nappe phréatique (55 espèces), l'acidité (52 espèces), la composition floristique de la strate herbacée (48 espèces), l'altitude (45 espèces), la composition floristique de la strate muscinale (39 espèces), le degré d'humification (16 espèces), l'ombrotrophie (6 espèces).

4 Une analyse différenciée par groupes fonctionnels de basidiomycètes montre que les espèces saprotrophes sont déterminées par plusieurs facteurs d'importance comparable, avec la plus faible diversité et la plus forte spécialisation écologique des espèces liées à un pH bas; les espèces ectomycorhiziques sont déterminées principalement par l'essence arborée dominante, et les espèces bryotrophes par la composition spécifique des strates herbacée et muscinale ainsi que par l'altitude.

5 Une analyse plus pertinente de l'écologie des communautés fongiques est donc obtenue en distinguant les groupes fonctionnels, leur composition spécifique étant déterminée par des facteurs environnementaux différents.

Summary

Ecology of Basidiomycetes in Alpine mires: which factors explain the distribution of fruit bodies?

1 The distribution and ecology of fungal species in Alpine mires is poorly known. This research aims to determine which environmental factors explain the distribution of

basidiomycete species and thus, the fungal species composition of different types of habitats.

2 Within 18 mires in the French Alps a total of 106 plots were surveyed monthly in 2000 and 2001. All fruit bodies of Basidiomycetes were recorded at each survey. The peak abundance of each species in each plot during the two-year period was related to environmental factors likely to influence fungal species distribution: altitude, ombrotrophy, acidity, humification of the peat, groundwater level, and species composition of the vegetation (vascular plants and bryophytes).

3 Each of the 139 species present in at least four plots showed an association with one or several of the environmental variables. Tree cover correlated with the abundance of 87 species and was the main factor explaining the fungal species composition, followed by groundwater level (55 species), acidity (52 species), species composition of the herbaceous vegetation layer (48 species), altitude (45 species), bryophyte species composition (39 species), humification of the peat (16 species) and ombrotrophy (6 species).

4 Separate analyses by functional type showed that the distribution of saprophytic species is controlled to a similar degree by several factors; furthermore, the lowest species numbers and the most specialised species occurred on very acidic peat. Ectomycorrhizic species composition mainly depended on tree composition and cover, while the distribution of bryotrophic species was mostly related to vascular plant and bryophyte species composition as well as altitude.

5 These results show that an accurate analysis of the ecology of fungal communities entails the distinction of functional types given that their species composition is determined by different environmental factors.

Keywords: acidity, ectomycorrhiza, functional types, mires, mycology, plant-soil relationships

Bulletin of the Geobotanical Institute ETH (2003), 69, 31–44

Introduction

L'étude macro-écologique des champignons a été initiée par deux travaux publiés simultanément, tous deux consacrés aux tourbières. Celui de Favre (1948) compare 54 tourbières du Jura et des régions voisines; celui de Lange (1948) analyse une tourbière danoise échantillonnée par 130 quadrats de 1 m². Paradoxalement, bien que ces deux études pionnières aient inspiré la plupart des travaux de myco-écologie modernes (Arnolds 1981, 1982; Winterhoff 1984), l'étude des communautés turficoles n'a quasiment pas

été approfondie. Les inventaires mycologiques portant sur les milieux tourbeux se limitent à des catalogues écologiques commentés (Favre 1948; Einhellinger 1976, 1977), des tableaux de contingence par association végétale ou type de milieu (Bon & Géhu 1978; Krisai 1987; Ménès *et al.* 1992; Senn-Irlet *et al.* 2000; Bächler 2002; Krieglsteiner 2002). Les prairies tourbeuses alcalines, mégaphorbiaies et magnocaricaies n'ont fait l'objet que de publications isolées à vocation taxonomique (Redhead 1981, 1984; Aronsen 1993).

Les petits marais arctico-alpins, inclus dans plusieurs études myco-écologiques (Gulden & Lange 1971; Senn-Irlet 1986, 1993), se révèlent peu représentatifs des milieux tourbeux, leur mycoflore se rapprochant plus nettement des communautés alpines non hygrophiles que des cortèges fongiques des tourbières des altitudes et latitudes inférieures (Senn-Irlet 1993). Quelques travaux plus analytiques ont été publiés sur les milieux tourbeux boisés: aulnaies (Carbiener 1973; Griesser 1992) et saulaies (Bon & van Haluwyn 1981); les populations lignicoles de ces formations ont été analysées par Dämon (1996).

Plus généralement, à l'exception des espèces les plus caractéristiques ou les plus emblématiques (Bouteville 1990–1991; Manneville *et al.* 1999), les informations précises sur l'écologie et la répartition biogéographique des espèces associées aux milieux tourbeux sont très rares. Par ailleurs, la connaissance des champignons associés aux tourbières des Alpes françaises se limitait aux relevés de Favre (1948) en Haute-Savoie, et à quelques inventaires locaux sur le lac Luitel en Isère (Ménès *et al.* 1992) et sur la tourbière des Saisies en Savoie (Moreau 1995). L'unique base bibliographique de référence quant à l'écologie des espèces reste le précieux recueil d'observations naturalistes de Favre (1948), qui ne fournit pas d'indication quantitative sur les spectres écologiques des espèces.

Notre étude (Moreau 2002), consacrée aux communautés fongiques des tourbières des Alpes françaises, a cherché à décrire plus précisément l'écologie des champignons supérieurs en analysant à la fois la répartition des espèces en fonction des conditions environnementales (synécologie) et les communautés fongiques comme descripteurs de ces conditions (myco-coenologie). C'est la partie synécologique de ce travail qui est

exposée ici, cherchant à tester l'influence des facteurs environnementaux sur la répartition des carpophores.

Matériel et méthodes

CHOIX DES SITES

Dix-huit sites tourbeux ont été choisis en Isère et en Savoie (France), comme représentatifs des tourbières des Alpes françaises (voir Manneville *et al.* 1999; Coïc *et al.* 2001). Une liste des sites est donnée dans l'Annexe 1. Sur chaque site, une à huit placettes ont été définies, considérées comme écologiquement homogènes d'après la physionomie de la végétation, suivant la méthode d'échantillonnage stratifié suggérée par Rodwell *et al.* (1991) pour l'étude de la végétation en milieu tourbeux. La surface des 106 placettes étudiées ainsi varie de 500 à 5000 m² en fonction de la représentation du milieu sur le site. Ceci correspond aux estimations d'aire minimale d'échantillonnage pour les champignons supérieurs (entre 500 et 1000 m²) calculées par Winterhoff (1975) et Arnolds (1992). Selon la typologie des biotopes français CORINE (ENGREF 1997; Collectif 2002), les milieux représentés par cet échantillonnage sont:

- bois de bouleaux (CORINE 41.B: 3 placettes)
- prairies humides et mégaphorbiaies (CORINE 37: 6 placettes)
- bois marécageux (CORINE 44.9: 26 placettes), dominés par *Alnus*, *Salix* ou *Betula* spp.
- tourbières bombées boisées (CORINE 44.A: 20 placettes)
- tourbières hautes (CORINE 51: 16 placettes)
- végétation de ceinture du bord des eaux (CORINE 53: 8 placettes): roselières et magnocariçaiques

- bas-marais, tourbières de transition (CORINE 54: 23 placettes)
- tourbe nue perturbée (hors code CORINE: 4 placettes)

RELEVÉS DE FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

L'altitude de chaque placette a été dérivée des cartes topographiques. La présence de conditions ombrotrophiques a été jugée visuellement d'après la présence ou non de bombement de sphaignes. Comme mesure d'acidité du sol, le pH de l'eau d'expression de la tourbe a été mesuré par pH-mètre électronique à 15 °C sur 2-3 échantillons par placette, en distinguant deux horizons: 0-10 cm et 10-20 cm. Le degré d'humification de la tourbe a été évalué par le test de von Post (Laplace-Dolonde 1992), selon une échelle de 1 (décomposition très faible) à 10 (humification totale), pour les deux horizons précités; les placettes en boisements alcalins paratourbeux n'ont pas été évaluées vu que le test de von Post n'est applicable qu'aux milieux typiquement tourbeux. Le niveau de la nappe phréatique a été attribué à l'une des catégories suivantes: 1 = sol saturé en permanence (radeaux flottants); 2 = sol saturé en permanence, niveau d'eau dépassant périodiquement la strate muscinale; 3 = sol saturé en permanence, niveau d'eau visible dans les dépressions, affleurant; 4 = sol non saturé en permanence, constamment humide au toucher, niveau d'eau non visible; 5 = sol non saturé, périodiquement sec au toucher.

La composition floristique de la végétation phanérogamique ainsi que des bryophytes (espèces visuellement dominantes) a été relevée en utilisant les indices de recouvrement de Braun-Blanquet (1928); pour les Sphagnales, la détermination a été limitée à la section (d'après Daniels & Eddy 1985). Le recouvrement total des sphaignes, toutes espèces

confondues, a également été relevé par indices de recouvrement de Braun-Blanquet.

RELEVÉS DE CARPOPHORES

Les carpophores ont été dénombrés exhaustivement sur chaque placette lors de relevés mensuels en 2000 et 2001. Vu la taille différente des placettes, le nombre de carpophores par unité de surface (100 m²) a été converti en indice d'abondance: 1 = un carpophore isolé par placette; 2 = 0.04-0.50 carpophores 100 m⁻²; 3 = 0.51-1.0 carpophores 100 m⁻²; 4 = 1.1-2.0 carpophores 100 m⁻²; 5 = plus de 2.1 carpophores 100 m⁻².

L'identification des carpophores a été confirmée aussi souvent que nécessaire par examen microscopique. Des spécimens de la plupart des 609 espèces déterminées sont conservés en exsiccata dans l'herbier P.-A. Moreau (Z+ZT, Geobotanisches Institut ETH).

ANALYSE DES DONNÉES

Les relations entre les facteurs environnementaux relevés sur les placettes et l'abondance des carpophores ont été analysées pour les espèces présentes sur au moins quatre placettes, soit 24% des espèces relevées. L'indice d'abondance maximal de chaque espèce (observé lors d'un relevé mensuel) a été utilisé comme mesure de son abondance dans la placette en question. Cet indice étant une variable ordinale, son association avec les facteurs environnementaux a été analysée par des tests de corrélation de K-Pearson (tests du Chi²). L'hypothèse H₀ (abondance des carpophores de l'espèce indépendante du facteur testé) a été rejetée pour $P < 0.05$. Les résultats bruts de ces tests (liste des espèces avec les facteurs auxquels leur abondance est corréllée) se trouve dans l'Annexe 2.

Pour ces test de corrélation, les variables environnementales quantitatives (altitude, pH)

ont été subdivisées en cinq catégories à largeur égale. Le degré d'humification a été relevé en indices de 1 à 10, mais pour l'analyse, les indices de 4 à 10, trouvés dans peu de parcelles seulement, ont été regroupés dans la même classe; les placettes auxquelles aucun indice n'a pu être attribué (sols paratourbeux) ont été exclues de cette analyse. Les corrélations significatives ont été par suite subdivisées en corrélations positives ou négatives, selon que l'espèce est associée aux valeurs élevées ou basses de la variable environnementale analysée.

Les associations avec le niveau de nappe phréatique ont été testées séparément pour chaque classe d'hygrophilie de manière à identifier les espèces significativement associées à l'une de ces classes.

Les relations avec le recouvrement des espèces végétales ont été analysées par espèce

en utilisant les indices Braun-Blanquet de 1 à 5 comme catégories, une catégorie «0» regroupant les placettes où l'espèce est absente ou très peu abondante (indices Braun-Blanquet '+', 'r').

Pour déterminer si l'influence relative des différents facteurs environnementaux sur les populations fongiques diffère selon les groupes fonctionnels de champignons, quatre statuts biologiques ont été distingués: ectomycorhiziques, saprotrophes humicoles, saprotrophes non humicoles (graminicoles, lignicoles, fongicoles, etc.) et bryotrophes. Pour chaque groupe, le nombre d'espèces corrélées à chacun des facteurs (résultats donnés dans les tableaux de cette publication) a été exprimé en pourcentage du nombre total de corrélations obtenues, une espèce corrélée à n facteurs étant comptabilisée n fois dans ce total.

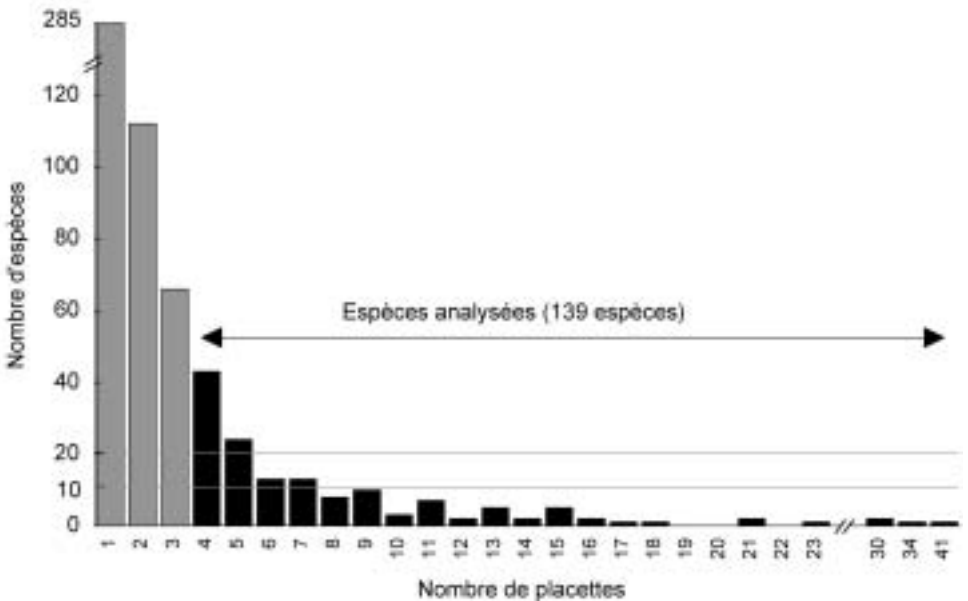


Fig. 1. Distribution de la fréquence (nombre de placettes) des 609 espèces fongiques déterminées sur l'ensemble des placettes. Les axes ont été raccourcis aux valeurs extrêmes. Les lignes grises correspondent à 10 et 20 espèces. Voir Annexe 2 pour l'identité des espèces.

Tableau 1. Nombre d'espèces fongiques associées à l'altitude ou aux conditions ombrotrophiques, pour l'ensemble des espèces ainsi que pour quatre groupes fonctionnels. Les espèces associées à l'altitude ont été subdivisées en espèces planitiaires (altitude moyenne des placettes < 1100 m) et espèces orophiles (altitude moyenne des placettes ≥ 1100 m).

	Altitude		Ombrotrophie
	< 1100 m	≥ 1100 m	
Ectomycorhiziques	14	1	1
Saprotrophes humicoles	6	1	1
Saprotrophes non humicoles	7	0	0
Bryotrophes	0	8	3
Toutes espèces confondues	27	10	5

Tableau 2. Nombre d'espèces fongiques associées à l'acidité du sol, mesurée comme pH de l'eau d'expression de la tourbe dans l'horizon superficiel (0–10 cm) et l'horizon inférieur (10–20 cm) pour l'ensemble des espèces ainsi que pour quatre groupes fonctionnels. Les espèces ont été subdivisées en celles liées à une acidité faible (pH moyen des placettes ≥ 5) et celles liées à une acidité forte (pH moyen < 5).

	Horizon superficiel		Horizon inférieur	
	pH ≥ 5	pH < 5	pH ≥ 5	pH < 5
Ectomycorhiziques	13	10	7	5
Saprotrophes humicoles	10	0	7	0
Saprotrophes non humicoles	4	0	1	1
Bryotrophes	0	4	0	0
Toutes espèces confondues	27	14	16	6

Résultats

DISTRIBUTION GÉNÉRALE DES ESPÈCES FONGIQUES

Un nombre total de 609 espèces a été déterminé sur l'ensemble des placettes (Annexe 2). La distribution de ces espèces est très hétérogène (Fig. 1). Alors que 7 espèces (1%) ont été trouvées sur plus de 20 placettes, 463 espèces (76%) étaient présentes sur moins de quatre placettes.

VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

Les principaux milieux étudiés sont différenciés par les conditions écologiques suivantes:

- Bois de bouleaux: niveau hydrique 4 et 5, présence de *Betula pubescens*, altitude faible
- Prairies tourbeuses: altitude élevée, présence de *Eriophorum angustifolium*, *Drosera rotundifolia*, *Carex echinata*, *Potentilla erecta*, *Sphagnum* spp.
- Bois marécageux: niveaux hydriques 2 et 3; altitude faible; pH élevé, présence de *Salix aurita*, *Alnus glutinosa*
- Tourbières bombées: caractère ombrotrophe, pH bas, présence de *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum capillifolium*
- Bas-marais, tourbières de transition: niveau hydrique 1, présence de *Menyanthes triflora*

Tableau 3. Nombre d'espèces fongiques associées au degré d'humification de la tourbe, déterminé par le test de von Post dans l'horizon superficiel (0–10 cm) et l'horizon inférieur (10–20 cm), pour l'ensemble des espèces ainsi que pour quatre groupes fonctionnels. Les espèces ont été subdivisées en espèces turfophiles (indice de von Post moyen des placettes < 3) et espèces humiphiles (indice de von Post moyen ≥ 3).

Indice de von Post moyen	Horizon superficiel		Horizon inférieur	
	< 3	≥ 3	< 3	≥ 3
Ectomycorhiziques	7	0	6	0
Saprotrophes humicoles	2	2		1
Saprotrophes non humicoles	0	0	0	0
Bryotrophes	0	2	0	2
Toutes espèces confondues	10	4	8	3

liata, *Carex limosa*, *C. rostrata*, *Scheuchzeria palustris*

CORRÉLATIONS ENTRE ESPÈCES FONGIQUES ET VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

L'altitude des placettes varie de 400 à 2100 m, avec une moyenne à 1100 m. Sur les 139 espèces analysées, 37 sont corrélées avec l'altitude, dont la plupart sont plus fréquentes en basse altitude (Tableau 1). En conséquence, la diversité fongique moyenne des milieux tourbeux de plaine, dominés par les boisements alcalins, est supérieure à celle des milieux d'altitude, avec en moyenne 25.8 espèces par placette pour les sites à moins de 1000 m et 10.4 espèces pour les sites de plus de 1000 m.

Les conditions ombrotrophiques (bombement des sphagnaies) influencent l'abondance de cinq espèces seulement (Tableau 1). Trois espèces bryotrophes associées aux Sphagnum (*Galerina paludosa*, *Omphalina sphagnicola* et *Omphalina oniscus*), ainsi qu'un saprotrophe humicole considéré comme très rare (*Cystoderma saarenoksae*), sont positivement associées au caractère ombrotrophe. Ces espèces sont rares ou absentes dans les sphagnaies non bombées.

L'acidité du sol (pH de l'eau d'expression de la tourbe) varie de 3.5 à 7.5. La plupart des 41 espèces dont l'abondance est reliée au pH de l'horizon superficiel (0–10 cm) corréleront également au pH de la couche plus profonde (10–20 cm); certaines espèces cependant ne sont corrélées qu'au pH superficiel (Tableau 2). Seules deux espèces ectomycorhiziques (*Lactarius helvus* et *L. rufus*) et une espèce saprotrophe associée à la tourbe profonde (*Gymnopilus fulgens*) sont uniquement corrélées aux mesures de l'horizon 10–20 cm, ce qui suggère une répartition du mycélium plus profonde que chez les autres espèces testées.

La tourbe est peu humifiée dans la plupart des placettes (indice de von Post inférieur à 3). Seules 14 espèces sont significativement influencées par le degré d'humification (Tableau 3), dont sept espèces ectomycorhiziques qui sont associées à un taux de décomposition élevé (*Alnicola sphagneti*, *Cortinarius flexipes*, *Cortinarius subtortus*, *Laccaria anglica*, *Lactarius tabidus*, *Paxillus involutus*, *Russula claroflava*). Les espèces bryotrophes les plus typiques des sphagnaies (surtout prairies sphagneuses d'altitude) sont au contraire associées aux niveaux d'humification les plus faibles (*Galerina tibicystis*, *Hygrocybe cocci-*

Tableau 4. Nombre d'espèces fongiques associées à un certain niveau de nappe phréatique. Les catégories de 1 à 5 correspondent à une humidité décroissante (1 = sol saturé en permanence; 5 = sol périodiquement sec; voir Méthodes pour détails). La colonne «tous» indique le nombre total d'espèces reliées au niveau de nappe.

Catégorie de niveau de nappe	1	2	3	4	5	Tous
Ectomycorhiziques	1	2	5	5	9	22
Saprotrophes humicoles	0	0	1	1	11	1
Saprotrophes non humicoles	0	4	3	0	2	9
Bryotrophes	4	0	0	1	0	5
Toutes espèces confondues	5	6	9	7	22	49

neocrenata, *Hypholoma elongatum* et *Trichoglossum hirsutum*). Comme pour l'acidité, toutes les espèces corrélées au degré d'humification de l'horizon inférieur sont également corrélées à celui de l'horizon superficiel; les bryotrophes, à mycélium en contact direct avec les mousses vivantes, ne sont corrélés qu'à l'humification de l'horizon superficiel.

Le niveau de la nappe phréatique influence 49 espèces (Tableau 4). Les espèces associées aux niveaux d'eau plus bas (notamment les boisements paratourbeux) sont plus nombreuses que celles associées aux sols saturés en permanence, mais elles sont aussi beaucoup moins typiques des milieux tourbeux: il s'agit d'espèces mésophiles à large écologie.

Le recouvrement des espèces ligneuses de la strate arborée est un facteur important pour la distribution de plus de la moitié des espèces étudiées (Tableau 5a). L'analyse révèle une forte influence de *Betula* sur la composition ectomycorhizique de la mycoflore et sur la diversité spécifique générale. Il en est de même pour *Alnus* et *Salix*, chacun possédant un cortège ectomycorhizique spécifique mais peu diversifié. *Picea* et *Pinus* présentent peu d'espèces fongiques caractéristiques; leur apport à la diversité fongique est marquée par des espèces plus occasionnelles, peu représentées sur l'échantillonnage (présence sur moins de 3 placettes).

Parmi les Phanérogames de la strate herbacée, 22 espèces montrent des corrélations significatives avec plus de trois espèces de Basidiomycètes (Tableau 5b). Les Bryophytes, et en particulier les sphaignes, sont fortement corrélées à la composition mycofloristique des milieux étudiés (Tableau 5c). Ces corrélations concernent à la fois des espèces de champignons directement associées aux mousses (espèces bryotrophes) et des espèces ectomycorhiziques associées aux ligneux colonisateurs. Le recouvrement global de sphaignes est généralement plus important que la présence d'espèces de sphaignes particulières, avec toutefois une diversité fongique plus élevée associée à *S. palustre*. *Polytrichum strictum*, tout comme *Vaccinium myrtillus*, occupent des milieux ombrotrophes généralement boisés qui possèdent des espèces mycorhiziques caractéristiques; cependant, cette corespondance ne reflète pas une relation fonctionnelle mais des exigences écologiques semblables. Les Bryophytes peu acidophiles (*Aulacomnium*, *Tomen-thypnum* et *Sphagnum* sect. *Subsecunda*) sont pauvres en espèces de champignons associées pour tous les types fonctionnels.

Tableau 5. Nombre d'espèces fongiques associées au recouvrement d'espèces végétales (a) de la strate arborée, (b) de la strate herbacée et (c) de la strate muscinale, pour l'ensemble des espèces fongiques («Tous») ainsi que pour quatre groupes fonctionnels (EM, espèces ectomycorhiziques; SH, espèces saprotrophes humicoles; SnH, espèces saprotrophes non humicoles; B, espèces bryotrophes).

	Tous	EM	SH	SnH	B
(A) Strate arborée					
<i>Alnus glutinosa</i>	37	20	7	9	1
<i>Betula</i> spp.	50	34	3	12	1
<i>Picea excelsa</i>	11	10	0	1	0
<i>Pinus</i> spp.	9	9	0	0	0
<i>Salix aurita</i>	23	11	5	5	1
<i>Salix repens</i>	5	2	2	0	1
Au moins une espèce de la strate arborée*	90	60	14	12	4
(B) Strate herbacée					
<i>Calluna vulgaris</i>	10	8	2	0	0
<i>Caltha palustris</i>	6	0	5	1	1
<i>Carex davalliana</i>	6	1	4	0	1
<i>Carex echinata</i>	11	2	3	0	6
<i>Carex limosa</i>	8	0	3	0	8
<i>Carex rostrata</i>	10	3	2	0	5
<i>Drosera rotundifolia</i>	12	3	2	0	7
<i>Eriophorum angustifolium</i>	6	0	2	0	4
<i>Eriophorum vaginatum</i>	3	2	1	0	0
<i>Menyanthes trifoliata</i>	10	0	4	0	6
<i>Potentilla erecta</i>	10	0	2	0	8
<i>Potentilla palustris</i>	7	0	3	0	4
<i>Scheuchzeria palustris</i>	2	0	0	0	2
<i>Succisa pratensis</i>	6	0	4	0	2
<i>Swertia perennis</i>	9	1	6	0	2
<i>Trichophorum caespitosum</i>	6	0	1	0	5
<i>Vaccinium myrtillus</i>	18	15	3	0	0
<i>Vaccinium oxycoccos</i>	9	2	1	1	5
<i>Viola pratensis</i>	10	1	5	0	4
Au moins une espèce de la strate herbacée*	43	21	8	2	12
(C) Strate muscinale					
<i>Aulacomnium palustre</i>	2	1	0	0	1
<i>Polytrichum strictum</i>	15	11	2	0	2
<i>Tomenthypnum nitens</i>	6	1	3	0	2
<i>Sphagnum</i> sect. <i>Cuspidata</i>	6	1	1	0	4
<i>Sphagnum</i> sect. <i>Acutifolia</i>	15	6	3	0	0
dont <i>S. capillifolium</i> ss. str.	12	5	3	0	2
<i>Sphagnum</i> sect. <i>Subsecunda</i>	2	0	0	0	2
<i>Sphagnum</i> sect. <i>Sphagnum</i>	23	12	3	1	9
dont <i>S. magellanicum</i>	6	2	0	0	
dont <i>S. palustre</i>	21	11	3	1	6
Recouvrement total de <i>Sphagnum</i> spp.*	15	6	3	0	6

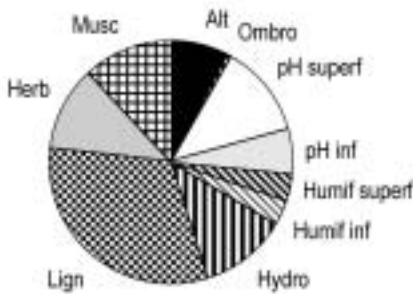
* Ces données synthétiques ont été utilisées pour les calculs de pourcentages représentés en Fig. 2.

IMPORTANCE RELATIVE DES VARIABLES EXPLICATIVES

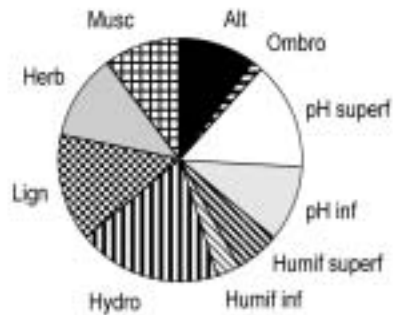
Les espèces ectomycorhiziques dépendent en premier lieu de la nature du couvert arboré, qui représente 31% des corrélations significatives (Fig. 2a). Les espèces saprotrophes non humicoles, pour la plupart associées au bois mort et débris ligneux, dépendent princi-

palement de la nature du substrat ligneux (29% des corrélations) et du niveau de la nappe phréatique (24% des corrélations; Fig. 2b). En revanche, les saprotrophes humicoles sont déterminés principalement par le niveau hydrique du sol (20% des corrélations), à moindre titre par l'acidité (14%) et le couvert arboré (14%), ainsi que par divers autres

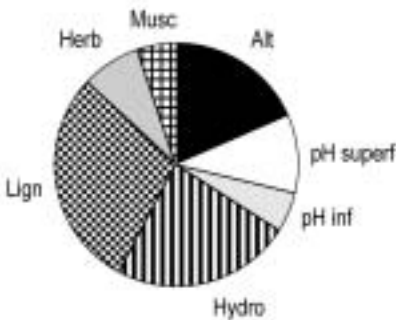
(a) Ectomycorhiziques



(b) Saprotrophes humicoles



(c) Saprotrophes non humicoles



(d) Bryotrophes

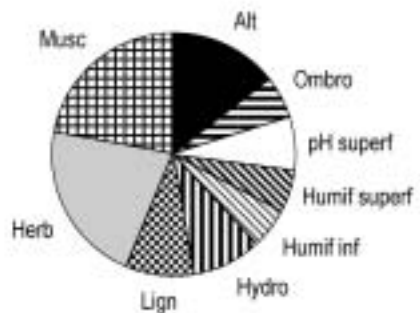


Fig. 2. Influence relative des différents facteurs environnementaux étudiés sur la composition spécifique des communautés fongiques, donnée séparément pour les quatre groupes fonctionnels de basidiomycètes. L'influence d'un facteur (en %) a été calculée en divisant le nombre d'espèces associées significativement à ce facteur par le nombre d'associations obtenues pour l'ensemble des facteurs, une espèce corrélée à n facteurs étant comptée n fois. Les abbréviations des facteurs sont: Alt, altitude (Tableau 1); Ombro, ombrotrophie (Tableau 1); pH superf, acidité du sol, horizon 0–10 cm (Tableau 2); pH inf, acidité du sol, horizon 10–20 cm (Tableau 2); Humif, degré d'humification (Tableau 3); Hydro, niveau de nappe phréatique (Tableau 4); Lign, végétation ligneuse (Tableau 5a); Herb, végétation herbacée (Tableau 5b); Musc, végétation muscinale (Tableau 5c).

facteurs d'importance équivalente, qui expliquent les fortes différences observées d'un site à l'autre (Fig. 2c). Les espèces bryotrophes sont principalement déterminées par la composition de la strate muscinale, mais aussi par la composition herbacée (23 % des corrélations) et l'altitude (15 %). Les autres facteurs n'ont qu'une importance marginale, indiquant une ressemblance des mycocoenoses bryotrophes pour un même type d'association végétale à altitude équivalente (Fig. 2d).

Discussion

Ces analyses ont montré une influence significativement différente des facteurs environnementaux sur la composition respective des différentes communautés fongiques (espèces ectomycorhiziques, saprotrophes et bryotrophes, voir Fig. 2). De ces comparaisons ressortent notamment une influence prépondérante du couvert arboré sur la composition ectomycorhizique, et de la nature des strates herbacées et muscinales, ainsi que de l'altitude, sur la composition bryotrophe: ceci suggère une certaine prévisibilité du cortège fongique dominant dans les formations tourbeuses pour les communautés ectomycorhiziques et bryotrophes, connaissant la nature de la végétation et l'altitude. La composition spécifique de ces cortèges sera déterminée par une étude mycocoenologique, publiée séparément.

En revanche, les populations saprotrophes apparaissent déterminées par une association de facteurs co-dominants (composition floristique, acidité, altitude, humidité) qui ne permettent pas, d'après cette analyse, de prédire la composition spécifique des communautés saprotrophes d'un milieu donné. Les raisons peuvent être un éclectisme écologique de toutes les espèces dominantes, ou plus pro-

bablement une nécessité de distinguer différentes catégories saprotrophes (par ex. en fonction du substrat), selon une typologie encore embryonnaire (Moreau *et al.* 2002).

Si des corrélations entre espèces fongiques et facteurs environnementaux ou espèces végétales ont été décrites dans ce travail, aucune relation fonctionnelle n'a été envisagée ici; de telles relations devraient être établies à d'autres échelles d'étude. Par exemple, la détermination d'une relation ectomycorhizienne s'effectue soit par observation directe des carpophores (Favre 1948), soit par identification des mycorhizes (Gardes *et al.* 1990). De même, les corrélations entre plantes de la strate herbacée et champignons (Tableau 5b) ne décrivent qu'une convergence écologique, puisqu'aucune relation fonctionnelle entre ces plantes et les Basidiomycètes étudiés n'est attestée. On note en particulier que *Vaccinium myrtillus*, qui accompagne le boisement des tourbières, est relié à la présence de champignons ectomycorhiziques des arbres voisins. Le nombre élevé d'espèces bryotrophes corrélées avec *Drosera rotundifolia* est insolite, mais peut décrire la répartition superficielle des racines de *Drosera* et du mycélium de ces espèces, tous confinés à l'horizon superficiel de sphagnes vivantes.

L'influence inégale des facteurs écologiques sur les communautés fonctionnelles suggère que l'analyse écologique des communautés fongiques n'a de sens que si elle distingue ces différentes communautés. L'analyse mycocoenologique (ou mycosociologique) traditionnelle mettant sur le même plan toutes les espèces (Jahn *et al.* 1967; Darimont 1973) ne décrit qu'une superposition locale de substrats et n'a guère de sens sur le plan écologique; elle devient pertinente en dissociant ces différentes communautés, chacune étant déterminée par des facteurs écologiques différents, et peut être comparée aux analyses

synusiales de végétation (Barkman 1973; Gillet *et al.* 1991). Chaque communauté fonctionnelle devient assimilable à une «mycosynusie» (Barkman 1976; Winterhoff 1984; Arnolds 1992), et peut être analysée séparément des autres en relation avec les conditions écologiques. Ces différents déterminismes suggèrent également que le rapport entre ces différentes communautés (et notamment le rapport du nombre d'espèces ectomycorhiziques par le nombre d'espèces saprotrophes, cf. Courtecuisse *et al.* 2000; Moreau *et al.* 2002) puisse être un élément descriptif ou diagnostique à part entière d'un milieu donné; des recherches sont actuellement conduites dans ce sens. La principale limite à la reconnaissance de ces «mycosynusies» est l'absence d'information précise sur le statut écologique de nombreuses espèces, en particulier dans les milieux forestiers (*Clitocybe*, *Leucopaxillus*, *Lycoperdon*, *Lyophyllum*, etc., très minoritaires dans les milieux tourbeux), dont les comportements saprotrophes ou mycorhiziques sont incertains (Trappe 1962; Ogawa 1985).

Les corrélations présentées ici ne concernent que 24% de la diversité fongique totale, qui est représentée par une forte majorité d'espèces trop rares pour être analysées statistiquement. Il s'agit donc de décrire les principaux traits caractéristiques du milieu, qui se limitent à définir le spectre écologique des espèces les plus représentatives. L'étude des associations fongiques (ou «mycocoenologie»), à l'aide d'analyses statistiques multifactorielles (voir Salo 1979), permet de prendre en compte les espèces plus rares présentes sur 2 ou 3 placettes en comparaison des espèces mieux représentées et dont l'écologie est mieux définie; ces résultats feront l'objet de publications ultérieures. Ces deux aspects complémentaires de l'écologie des carpophores, s'ils n'apportent pas

d'information directement interprétable sur la biologie des espèces, trouvent en revanche une application très directe dans les démarches d'inventaire et de bioévaluation des communautés fongiques (Arnolds 1988; Gulden *et al.* 1992; Courtecuisse 1997).

Remerciements

Nous remercions le Conservatoire du Patrimoine Naturel de Savoie (Le Bourget-du-Lac, France), l'Agence pour la Valorisation des Espaces Naturels Isérois Remarquables (Grenoble, France), et l'Office National des Forêts (Grenoble, Isère), gestionnaires des sites étudiés, pour leur aide technique et financière au cours de cette étude. Merci également à Jean-François Dobremez (Université de Savoie) et à Olivier Manneville (Université Grenoble I) pour leur aide et leurs conseils au cours de la réalisation de cette étude. Merci enfin à Sabine Gusewell (Geobotanisches Institut, ETH, Zürich) pour ses corrections et suggestions de rédaction.

Références

- Arnolds, E. (1981) *Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands, Part 1: introduction and synecology*. Cramer, Vaduz.
- Arnolds, E. (1982) *Ecology and coenology of macrofungi in grasslands and moist heathlands in Drenthe, the Netherlands, Part 2*. Cramer, Vaduz.
- Arnolds, E. (1988) The changing Macromycetes flora in the Netherlands. *Transactions of the British Mycological Society*, **90**, 391–406.
- Arnolds, E. (1992) The analysis and classification of fungal communities with special reference to macrofungi. *Fungi in vegetation science* (Ed. W. Winterhoff). *Handbook in Vegetation Science*, **19**, 113–149.
- Aronsen, A. (1993) Agarics from wetland areas in South-East Norway. *Agarica*, **12** (21), 22–64.
- Barkman, J.J. (1973) Synusial approaches to classification. *Classification of plant communities* (Ed. R.-H. Whittaker), pp. 111–165. Junk, The Hague.

- Barkman, J.J. (1976) Algemene inleiding tot de oecoaogic en sociologie van macrofungi. *Coolia*, **19**, 57–66.
- Bächler, J. (2002) Pilze im Naturschutzgebiet Furenmoos bei der Krienseregg. *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern*, **37**, 269–288.
- Bon, M. & Géhu, J.-M. (1973) Unités supérieures de végétation et récoltes mycologiques. *Documents Mycologiques*, **6**, 1–48.
- Bon, M. & van Haluwyn, C. (1981) *Lactarietum lacunarum*, nouvelle association fongique des lieux inondables. *Documents Mycologiques*, **44**, 19–27.
- Bouteville, R.-J. (1990–1991) Macroflore fongique des tourbières d’Auvergne. *Revue des Sciences naturelles d’auvergne*, **56**, 85–91.
- Braun-Blanquet, J. (1928) Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. *Biologische Studienbücher*, **7**, Berlin.
- Carbiener, R. (1973) Les stations à *Gyrodon lividus* en Alsace et en Corse. *Documents Mycologiques*, **6**, 41–49.
- Coïc, B., Frappa, F. & Laza, L. (2001) *Tourbières en Rhône-Alpes, un patrimoine commun à gérer*. Conservatoire Rhône-Alpes des Espaces Naturels, Vourles.
- Collectif (2002) *Connaissance et gestion des habitats et des espèces d’intérêt communautaires*. «Cahiers d’habitat» Natura 2000. Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris.
- Courtecuisse, R. (1997) Liste rouge des champignons menacés de la région Nord-Pas-de-Calais (France). *Cryptogamie, Mycologie*, **18** (3), 183–219.
- Courtecuisse, R., Daillant, O., Moreau, P.-A. (2000) *RENECOFOR – Inventaire des champignons sur 12 placettes dont 11 placettes RENE-COFOR, année 1998*. Lille.
- Dämon, W. (1996) Die Rindenpilze des Moorswäldchens in Sam. *Naturschutz-Beiträge*, **18/96**. Salzburg.
- Daniels, R.E. & Eddy, A. (1985) *Handbook of European sphagna*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon.
- Darimont, F. (1973) *Recherches mycosociologiques dans les forêts de Haute-Belgique. Essai sur les fondements de la sociologie des champignons supérieurs. Tome I*. Institut Royal des Sciences Matorielles de Belgique – Mémoire n° 170.
- Einhellinger, A. (1976) Die Pilze in primären und sekundären Pflanzengesellschaften oberbayerischer Moore. Teil 1. *Berichte der Bayerischen botanischen Gesellschaft zur Erforschung der heimischen Flora*, **47**, 75–149.
- Einhellinger, A. (1977) Die Pilze in primären und sekundären Pflanzengesellschaften oberbayerischer Moore. Teil 2. *Berichte der Bayerischen botanischen Gesellschaft zur Erforschung der heimischen Flora*, **48**, 61–146.
- ENGREF, sous la direction de J. C. Rameau (1997) *Nomenclature CORINE biotopes. Types d’habitats français*. ENGREF, Nancy.
- Favre, J. (1948) Les associations fongiques des hauts-marais jurassiens. *Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz*, **10** (3), 1–228.
- Gardes, M., White, T. J., Fortin, J. A., Bruns, T. D. & Taylor, J. W. (1990) Identification of indigenous and introduced symbiotic fungi by amplification of nuclear and mitochondrial ribosomal DNA. *Canadian Journal of Botany*, **69**, 180–190.
- Gillet, F., de Foucault, B. & Julve, P. (1991) La phytosociologie synusiale intégrée: objets et concepts. *Candollea*, **46**, 315–340.
- Griesser, B. (1992) Mykosoziologie der Grauerlen- und Sanddorn-Auen (*Alnetum incanae, Hippophaëtum*) am Hinterrhein (Domleschg, Graubünden, Schweiz). *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich*, **109**, 1–235.
- Gulden, G., Høiland, K., Bendiksen, K., Brandrud, T.E., Foss, B.S., Jenssen, H.B. & Laber, D. (1992) *Macromycetes and air pollution. Mycocoenological studies in three oligotrophic spruce forests in Europe*. Cramer, Vaduz.
- Gulden, G. & Lange, M. (1971) Studies in the Macromycetes flora of Jotundheimen, the Central Mountain massif of South Norway. *Norwegian Journal of Botany*, **18**, 1–46.
- Jahn, H., Nespiak, A. & Tüxen, R. (1967) Pilzsoziologische Untersuchungen in Buchenwäldern der Wesergebirges. *Mitteilungen der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft in Niedersachsen*, **11/12**, 159–197.
- Kriegelsteiner, L. (2002) Pilze im NSG Sippenauer Moor bei Saal a. d. Donau (südwestlich Regensburg). Resultate einer einjährigen Untersuchung. *Regensburger mykologische Schriften*, **10**, 67–133
- Krisai, I. (1987) Über den sommerlichen Pilzaspekt in einigen subalpinen Mooren des Oberen Murtales (hauptsächlich des östl. Lungaus) (Österreich). *Nova Hedwigia*, **45** (1–2), 1–39.

- Lange, M. (1948) The Agarics of Maglemose. *Dansk botanisk Udgivnet af dansk botanisk Forening*, **13** (1), 1–141.
- Laplace-Dolonde, A. (1992) Histosols. *Référentiel pédologique, principaux sols d'Europe* (Ed. Association Française pour l'Etude des Sols), pp. 119–128. INRA éditions, Paris.
- Manneville, O., Vergne, V. & Villepoux, O. (1999) *Le monde des tourbières et des marais*. France, Suisse, Belgique et Luxembourg. Delachaux & Niestlé, Lausanne.
- Ménès, J.-C., Seigle-Murandi, F. & Steinman, R. (1992) Macroflore fongique des tourbières alpines. *Bulletin trimestriel de la Société Mycologique de France*, **108** (4), 173–189.
- Moreau, P.-A. (1995) Quelques notes sur la zone humide des Saisies. *Bulletin trimestriel de la Fédération Mycologique Dauphiné-Savoie*, **139**, 24–37.
- Moreau, P.-A. (2002) *Analyse écologique et patrimoniale des champignons supérieurs dans les tourbières des Alpes du Nord*. Thèse doctorale de l'Université de Savoie, Le Bourget-du-Lac.
- Moreau, P.-A., Daillant, O., Corriol, G., Gueidan, C. & Courtecuisse, R. (2002) *RENECOFOR. Inventaire des champignons supérieurs et des lichens sur 12 placettes du réseau et dans un site atelier de l'INRA/GIP ECOFOR. Résultats d'un projet pilote (1996–1998)*. Office National des Forêts, Département recherche et Développement, Fontainebleau.
- Ogawa, M. (1985) Ecological characters of ectomycorrhizal fungi and their mycorrhizae. An introduction to the ecology of higher fungi. *Japan Agricultural Research Quarterly*, **9**, **18** (4), 305–314.
- Redhead, S.A. (1981) Agaricales on wetland Monocotyledonae in Canada. *Canadian Journal of Botany*, **59**, 574–589.
- Redhead, S.A. (1984) Additional Agaricales on wetland Monocotyledonae in Canada. *Canadian Journal of Botany*, **62**, 1844–1851.
- Rodwell, J.S. (ed.) (1991) *British plant communities. Volume 2 : mires and heaths*. Cambridge University Press.
- Salo, K. (1979) Mushrooms and mushroom yield on a transitional peatland in central Finland. *Annales Botanici Fennici*, **16**, 181–192.
- Senn-Irlet, B. (1986) *Ökologie, Soziologie und Taxonomie alpiner Makromyzeten (Agaricales, Basidiomycetes) der Schweizer Zentralalpen*. Thèse doctorale de l'université de Berne.
- Senn-Irlet, B. (1993) The mycoflora of Alpine mire communities rich in *Salix*. *Arctic and Alpine Mycology*, **3**, 235–249.
- Senn-Irlet, B., Baumann, P. & Chételat, E., (2000) Räumlich-zeitliche Diversität der höheren Pilze in verschiedenen Pflanzengesellschaften des Hochmoores von Bellelay (Berner Jura). Ergebnisse von 15 Jahren Beobachtung. *Mycologia Helvetica*, **11** (1), 17–97.
- Trappe, J.M. (1962) Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. *Botanical Reviews*, **28**, 538–606.
- Winterhoff, W. (1975) Die Pilzvegetation der Dünenrasen bei Sandhausen (Nördl. Oberrheinebene). *Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland*, **34**, 445–462.
- Winterhoff, W. (1984) 20. Analyse der Pilze in Pflanzengesellschaften, insbesondere der Makromyzeten. *Sampling methods and taxon analysis in vegetation science* (Ed. R. Knapp), pp. 226–370. W. Junk, The Hague.

Reçu le 28 avril 2003

Version révisée acceptée le 13 juin 2003

Annexes électroniques

Annexe 1. Liste des sites d'étude avec leur altitude, superficie, le type de site, le nombre de placettes étudiées et une carte de leur distribution.

Annexe 2. Liste des espèces fongiques recensées avec le nombre de placettes sur lesquelles l'espèce était présente ainsi que les variables environnementales auxquelles son abondance était corrélée.

Ces annexes peuvent être téléchargés sous <http://www.geobot.umnw.ethz.ch/publications/periodicals/bulletin.html> (choisir 'Electronic Appendices', App. 2003–4 et App. 2003–5).