



La vallée du Fango, côte ouest de la Corse, au pied de la Paglia Orba. (2525 m)  
La yeuseraie est très riche en cortinaires. Photo F. RICHARD



*Cortinarius luteoperonatus*

Photo J. L. CHEYPE

Remerciements à A. BIDAUD et J. L. CHEYPE pour la photo

**PHÉNOLOGIE DES FRUCTIFICATIONS  
FONGIQUES DANS UNE FORÊT CORSE :  
LE CAS DE LA FORÊT DE CHÊNE VERT  
(*Quercus ilex* L.) DU FANGO**

Franck RICHARD \* et Marc-André SELOSSE \*\*

Résumé : les auteurs présentent les résultats d'une étude mycécologique réalisée en Corse entre 1999 et 2002. Pendant trois saisons consécutives, les profils temporels des fructifications de macromycètes ectomycorhiziens et saprotrophes épigés ont été étudiés sur un transect permanent de 6400 mètres carrés, installé dans une forêt âgée de chêne vert. Les espèces mycorhiziennes ont émis des fructifications au cours d'une période variant entre 63 et 140 jours, en fonction de l'année considérée. Des profils similaires ont été constatés pour les champignons décomposeurs. Pour les deux types trophiques, l'intensité maximum des poussées a eu lieu entre le 3 novembre et le 1<sup>er</sup> décembre. Les implications de ces résultats sur le plan écologique, et leurs conséquences pour l'échantillonnage des communautés de macromycètes sont discutées.

Mots-clés : macromycètes ectomycorhiziens, macromycètes saprotrophes, phénologie des fructifications, chêne vert, Corse, échantillonnage.

Title : Phenology of fungal fruiting in a corsican forest : the case of the Fango holm oak (*Quercus ilex* L.) forest.

Abstract : the authors present the results of a mycœnological survey carried out in Corsica from 1999 to 2002. During three consecutive seasons, fruiting patterns of epigeous ectomycorrhizal and saprobic macromycetes have been weekly monitored on a 6400 m<sup>2</sup> permanent plot that was set up in an old-growth holm oak forest. Depending on the year, mycorrhizal species produced fruitbodies for periods ranging from 63 to 140 consecutive days. Similar patterns were observed for saprobic species. For the two trophic guilds, a fruiting maximum was observed between November, the 3<sup>rd</sup> and December, the 1<sup>st</sup>. Ecological implications of these results, as well as consequences for sampling of macromycete communities are discussed.

Key words : ectomycorrhizal macromycetes, saprobic macromycetes, phenology of fruiting, holm oak, Corsica, sampling.

---

\* 201 Morrison Avenue, 02144 SOMERVILLE MA, USA

\*\* CEFÉ-CNRS, UMR 5175, 1919 Route. de Mende, 34293 Montpellier cedex 5 France

## INTRODUCTION

En botanique, on regroupe généralement sous le terme « phénologie » un ensemble de paramètres décrivant les variations au cours du temps de divers paramètres de biologie des organismes (floraison, sortie des feuilles, etc...). Chez les champignons, la phénologie porte surtout sur l'intensité et la diversité des fructifications au cours du temps. Sur le plan fondamental, la connaissance de ces variations saisonnières de production de sporophores est de première importance. Elle permet de mieux appréhender certains facteurs régissant le déterminisme de la fructification, par exemple en documentant de manière précise la réponse de certaines espèces aux variations climatiques (Wasterlund & Ingellog, 1981 ; Vogt et al. 1992 ; Selosse et al., 2001). Sur le plan méthodologique, une bonne connaissance des périodes de poussées est également précieuse pour le mycologue, qu'il soit désireux d'évaluer la richesse d'une mycocœnose (Straatsma et al., 2001) ou qu'il souhaite estimer la biomasse produite par une espèce comestible (Pilz & Molina, 1996).

Malgré l'importance du sujet, les travaux consacrés à la phénologie des poussées fongiques sont rares, et essentiellement issus des forêts boréales et tempérées froides (Vogt et al., 1992 ; Amirati et al. 1994). Peu d'études ont été consacrées au domaine méditerranéen, y compris dans les écosystèmes forestiers les plus représentatifs, au premier rang desquels figure la forêt de chêne vert (ou yeuse-raie), avec 7.55 M d'hectares (Quézel & Médail, 2003). Cette situation s'explique en partie par les difficultés d'échantillonnage des mycocœnoses méditerranéennes. En effet, les propriétés du climat méditerranéen (fluctuations inter-annuelles) conduisent à des fructifications particulièrement chaotiques d'une année sur l'autre (Chevassut, 1999), et pouvant se produire à tout moment de l'année (Chevassut & Berteau, 1992 ; Lafuente, 1994 ; Fouchier & Neville, 1998). Dans le domaine méditerranéen, l'étude de la phénologie des poussées fongiques est donc soumise à d'importants aléas, et nécessite d'importants efforts d'échantillonnage.

Dans le cadre de travaux conduits en Corse entre septembre 1999 et mars 2002, nous avons étudié la richesse des communautés fongiques hébergées par la yeuse-raie âgée du Fango. Nous avons successivement analysé les fructifications de macromycètes épigés (Richard et al., 2004) et les assemblages souterrains (mycorhizes à l'aide d'outils moléculaires - Richard et al., 2005). Avec 260 taxons mycorhiziens sur 6400 m<sup>2</sup>, ce type d'écosystème s'est révélé particulièrement riche, conformément aux résultats déjà acquis dans d'autres parties de l'aire de répartition du chêne vert (Chevassut, 1988 ; Signorello, 1996 ; Laganà et al., 2001 ; de Román & de Miguel, 2002). Dans le cadre de ce travail, nous avons également effectué, pendant trois saisons consécutives, un suivi hebdomadaire des fructifications, afin d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes : dans quelle mesure l'intensité et la durée des poussées fongiques varient-elles d'une année à l'autre ? A quel moment et avec quelle régularité les maxima

annuels de fructification se produisent-ils ? Existe-t-il des différences entre les communautés saprotrophes et mycorhiziennes ? Les premiers résultats de ces travaux sont présentés ici.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### **Site d'étude.** (*Photo, p. 4*)

La vallée du Fango s'étire au nord-ouest de la Corse entre le niveau de la mer (Galeria) et 2525 mètres d'altitude (Paglia Orba). La forêt y couvre une superficie de 4318 ha, dont à peine quelques dizaines d'hectares de yeuseraie subnaturelle. La présence de ces peuplements âgés de chêne vert a conduit au classement de la vallée en réserve Man and Biosphere (MAB) par l'UNESCO en 1973 (Viale & Frontier, 1980).

Notre site d'étude est situé au sein d'un massif forestier dans lequel les interventions humaines ont été minimales depuis 1827 au moins (Panaïotis et al., 1995). La végétation se présente sous la forme d'une mosaïque associant des bouquets de chênes verts et des plages de maquis à Ericacées (*Erica arborea* L., *Arbutus unedo* L.) plus ou moins étendues. Pour une description plus détaillée des caractéristiques climatiques, géologiques, pédologiques et botaniques du site, voir Richard et al. (2004).

### **Plan d'échantillonnage.**

Les fructifications de macromycètes ectomycorhiziens et saprotrophes ont été échantillonnées sur un transect permanent de 6400 m<sup>2</sup> (160 x 40) installé in situ.

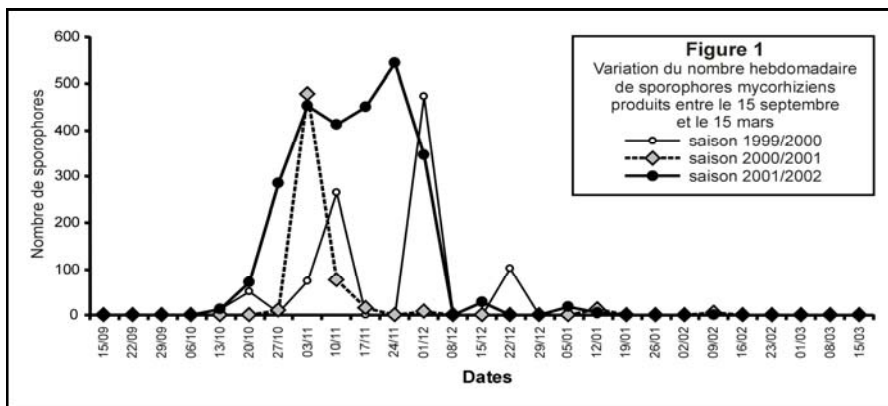
Afin de faciliter les relevés, la zone étudiée a été divisée en 64 quadrats de 100 m<sup>2</sup> (10 x 10) dont les sommets ont été matérialisés sur le terrain. Pendant trois saisons consécutives (1999-2000, 2000-2001, 2001-2002), le site d'étude a été parcouru tous les 7 jours du 15 septembre au 15 mars. Lors de chaque visite, les sporophores de macromycètes épigés ont été positionnés avec une précision décimétrique, puis marqués à l'emporte-pièce pour limiter le risque de double-comptage. Pour chaque espèce, l'abondance annuelle a été calculée en sommant le nombre de sporophores produits sur le site au cours des six mois de la période d'échantillonnage. Les espèces parasites, saproxylophages et coprophiles ont été exclues de l'échantillonnage.

De même, les espèces à sporophores résupinés, hypogées, ou peu visibles à l'œil nu (i.e. micromycètes) ont été également ignorées. Les taxons pour lesquels des mycorhizes ont été décrites ont été considérés comme mycorhiziens. En revanche, quatre genres dont le statut mycorhizien de certaines espèces au moins est controversé (i.e. *Clavulina*, *Clavulinopsis*, *Entoloma*, *Hygrocybe*) ont été considérés comme saprotrophes.

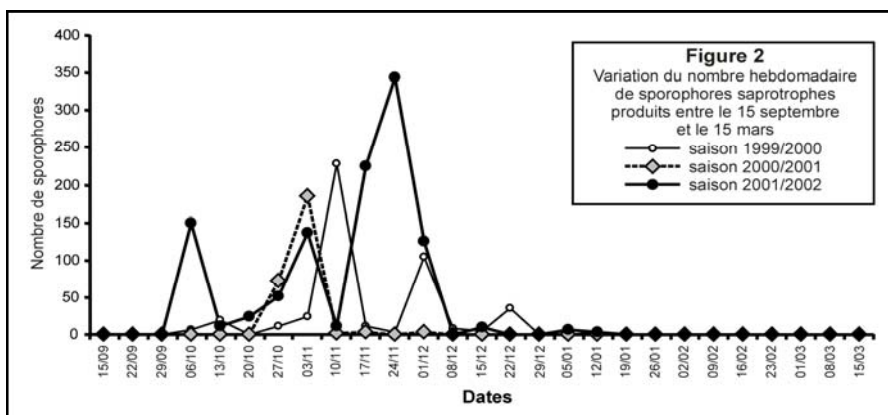
## RÉSULTATS

### Longueur de la saison de fructification

Pour les espèces mycorhiziennes, la durée de la saison de fructification a varié entre 63 (1999-2000) et 140 jours (2001-2002 - Tableau I). Les premiers sporophores ont été enregistrés entre le 13 octobre (1999-2000 et 2001-2002) et le 3 novembre (2000-2001), et les dernières émissions constatées entre le 22 décembre (2001-2002) et le 15 mars (2000-2001 - Figure 1).



Pour les espèces saprotrophes, des fructifications ont été observées sur une période variant de 70 (1999-2000) et 98 jours (2001-2002 - Tableau I). Plusieurs interruptions d'une durée supérieure à une semaine ont été constatées au cours de chaque saison de fructification (Figure 2). Les premières poussées ont été enregistrées entre le 6 (1999-2000 et 2001-2002) et le 26 octobre (2000-2001 - Figure 2). Les dernières fructifications ont été relevées entre le 22 décembre (1999-2000) et le 12 janvier (2000-2001 et 2001-2002 - Figure 2).



En terme de durée moyenne de la saison de fructification, le test non paramétrique de Mann-Whitney n'a révélé aucune différence significative entre les deux types trophiques (Tableau I).

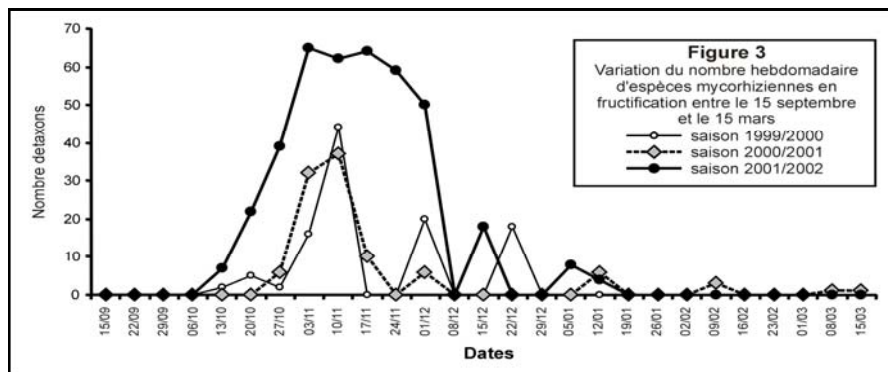
**TABLEAU I.** Durée de la saison de fructification des espèces ectomycorhiziennes (ECM) et saprotrophes (S) au cours de la période septembre 1999-mars 2002.

Durée de la fructification ( en jours)	ECM	S
Saison 1 (1999-2000)	63	70
Saison 2 (2000-2001)	140	77
Saison 3 (2001-2002)	91	98
Moyenne 1999-2002 *	98 a	82 a

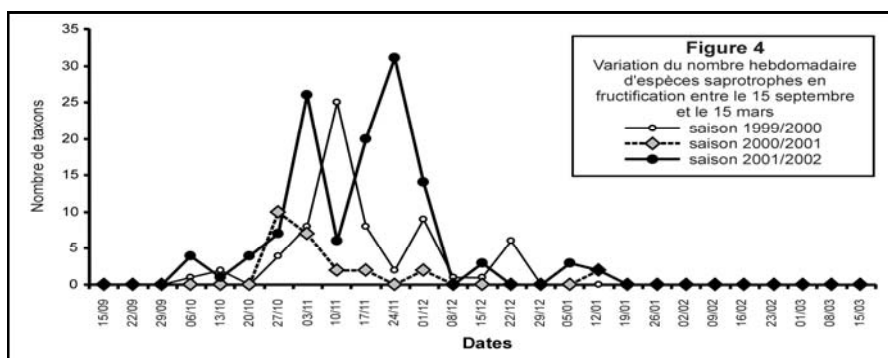
\* des lettres identiques indiquent l'absence de différence significative ( $p < 0.05$ ) par test non paramétrique de Mann-Whitney

#### Variations temporelles d'intensité.

Le pic de fructification mycorhizienne a été constaté entre le 3 novembre (saison 2000-2001) et le 1er décembre (saison 1999-2000 – Figure 1). Une situation intermédiaire a caractérisé la saison 2001-2002, l'optimum de poussée se produisant le 24 novembre. Au cours des trois saisons, l'intensité des pics a peu varié, avec successivement 474, 478 et 545 sporophores produits lors des dates précédemment citées (Figure 1). Pour les saisons 1999-2000 et 2001-2002, il a été constaté l'existence d'un second pic de fructification, plus précoce, se situant respectivement le 10 et le 3 novembre (Figure 1). Pour ces espèces, le maximum de diversité a été enregistré dès le 3 (2001-2002), et jusqu'au 10 novembre (1999-2000 et 2000-2001) : le nombre d'espèces visibles lors de ces épisodes a oscillé entre 37 (2000-2001) et 65 (2001-2002 - Figure 3)



Les plus fortes poussées saprotrophes se sont produites entre le 3 (2000-2001) et le 24 novembre (2001-2002 – Figure 2). Pour cette guild, l'intensité des épisodes a sensiblement varié selon les saisons, avec 185 sporophores produits en 2000-2001, et 344 en novembre 2001-2002 (Figure 2). Les fructifications les plus diversifiées ont été observées dès le 27 octobre (2000-2001), et jusqu'au 10 novembre (1999-2000 – Figure 4). Lors de ces épisodes, entre 10 (2000-2001) et 26 (2001-2002) espèces ont été observées (Figure 4).



## DISCUSSION

Le premier résultat frappant de cette étude est la durée importante de la saison de fructification dans l'écosystème étudié. De manière similaire aux observations réalisées par Lafuente (1994) et par Fouchier & Neville (1998) en zone méditerranéenne continentale, des poussées hivernales semblent se produire chaque année, dont certaines se poursuivent jusqu'en mars. En 1999, ces fructifications tardives (post-novembre) ont constitué 58% du nombre annuel de sporophores relevés (Figure 1). De plus, l'absence de ce travail d'un suivi des espèces hypogées a sans doute conduit à une sous-estimation des fructifications hivernales. En effet, ces champignons peuvent appartenir à des groupes riches en espèces, sont abondants dans la plupart des écosystèmes forestiers étudiés, et fructifient généralement en période hivernale, voire au printemps (Fogel, 1976 ; Hunt & Trappe, 1987 ; Smith et al., 2002).

Ces résultats mettent en évidence l'intérêt de poursuivre l'échantillonnage des mycocœnoses au-delà des principales périodes connues de poussée. A titre d'exemple, une réduction de la période d'échantillonnage aux seuls mois d'octobre et de novembre aurait conduit, au terme des trois saisons d'échantillonnage, à une sous-évaluation de 23% du nombre de sporophores mycorrhiziens émis. De plus, le pic de fructification de la saison 1999-2000 n'aurait pas été observé. Nos résultats appuient les suggestions de Hering (1966) et de Richardson (1970), qui préconisent d'échantillonner les mycocœnoses sur une période supérieure à trois mois (centrée sur les périodes de fortes poussées) afin d'éviter une sous-

évaluation trop importante de la production fongique. Dans un travail sur la phénologie des Laccaires (Selosse et al., 2001) en zone tempérée, une poussée inhabituelle en juin-juillet a par exemple été détectée grâce à cette précaution.

Même si ce second résultat était attendu, les saisons de fructification se sont distinguées par la remarquable variabilité de leur durée. Cette variation a atteint 220% pour les espèces mycorrhiziennes, entre les saisons 1999-2000 (63 jours) et 2000-2001 (140 jours).

Le déterminisme de ce phénomène, qui associe sans doute des facteurs climatiques et biologiques (notamment pour les espèces mycorrhiziennes), reste peu clair. Son exploration nécessite (i) la poursuite des relevés sur plusieurs années (recherche de corrélations) et (ii) la conduite d'expériences permettant de contrôler les facteurs mis en évidence (test de causalité). A titre d'exemple, de telles corrélations, liant facteurs climatiques (températures des mois de juillet et août) et caractéristiques phénologiques des poussées (longueur de la saison de fructification) ont été mises en évidence à l'aide de 21 années de suivi hebdomadaire par Straatsma & coll. (2001).

Comparativement aux espèces mycorrhiziennes, les espèces saprotrophes se sont distinguées par des fructifications plus chaotiques, se traduisant à la fois par (i) des interruptions plus nombreuses au cours de la saison et (ii) des fluctuations plus importantes au moment des pics de production. Sur le plan écologique, la forte irrégularité des poussées saprotrophes pourrait traduire une réponse rapide de ces espèces aux variations de disponibilité en substrats favorables à leur développement (Vogt et al., 1992).

D'autre part, les résultats précédents pourraient traduire l'existence d'une zonation verticale (selon le profil édaphique) des mycéliums appartenant aux deux types trophiques étudiés. Bien qu'à l'heure actuelle aucun travail ne démontre l'existence d'une telle répartition, l'exploitation préférentielle des horizons de surfaces (riches en matière organique) par les espèces saprotrophes pourraient ainsi expliquer (i) leur réponse plus rapide aux épisodes climatiques (ces horizons sont les premiers et les plus fréquemment arrosés) et (ii) leur caractère chaotique (ces horizons subissent les plus fortes dessiccations et les écarts de température les plus importants).

Comparativement, les espèces ectomycorrhiziennes, en exploitant préférentiellement les horizons organo-minéraux (riches en racines), pourraient bénéficier de conditions microclimatiques plus tamponnées.

Le suivi des communautés saprotrophes apparaît donc particulièrement exigeant en terme d'intensité (fréquence des visites) d'échantillonnage, d'autant plus que les sporophores de certains groupes majeurs sont très peu durables (1 à 3 jours en moyenne pour les genres *Mycena* et *Galerina* – Richardson, 1970). A titre d'exemple, Richardson (1970) préconise une fréquence de visite de 3 à 5 jours en période de pic de production pour caractériser ce type de communautés.



## CONCLUSION

La distribution temporelle des poussées, telle que nous l'avons observée, constitue un premier éclairage phénologique sur la yeuseraie corse. Compte tenu des variations considérables généralement constatées sur des périodes d'échantillonnage plus longues (Vogt et al., 1992 ; Straatsma et al., 2001), notre travail s'avère sans doute insuffisant pour caractériser sa variabilité et sa régulation dans l'écosystème chêne vert. La base de données générée par nos travaux demande à être enrichie par d'autres études, réalisées à d'autres échelles spatiales et sur des périodes plus longues. A titre d'exemple, de tels travaux pourraient permettre de documenter les intéressants épisodes printaniers, dont les yeuseraies corses sont parfois le siège, mais que nous n'avons eu la chance d'observer au cours de notre étude. Pour de tels suivis, les liens entre universitaires et sociétés savantes permettrait de cumuler utilement les temps d'observation et les savoirs faire, et d'envisager des suivis de long terme.

## BIBLIOGRAPHIE

- AMMIRATI J., NORWELL L., O'DELL T., PUCCIO M., SEIDL M., WALKER G. 1994.** A preliminary report on the fungi of Barlow Pass, Washington. *Mcllvainea* 2: 10-33.
- CHEVASSUT G. 1988.** Premiers résultats de l'étude écologique et coenologique des macromycètes de la chênaie verte méditerranéenne française (Quercetum ilicis Gallo-provinciale). *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 104(2) : 73-78.
- CHEVASSUT G. 1999.** Extraordinaire poussée de cortinaires (*Cortinarius*) dans les bois de chêne vert (*Quercus ilex*) de la plaine languedocienne en novembre 1997. *Bull. Fédér. Assoc. Mycol. Médit.* 15 : 13-16.
- CHEVASSUT G., BERTEA P. 1992.** La poussée fongique de l'automne 1991 en Languedoc. *Bull. Fédér. Assoc. Mycol. Médit.* 2 : 11-16.
- FOGEL R. 1976.** Ecological studies of hypogeous fungi. II. Sporocarp phenology in a western Oregon Douglas-fir stand. *Can. J. Bot.* 54 : 1152-1162.
- FOUCHIER F., NEVILLE P. 1998.** *Hypotarzetta insignis*, *Neornula pouchetii* et *Geopora sumneriana*, Ascomycota printaniers de la cédraie du Petit Lubéron. *Bull. Fédér. Assoc. Mycol. Médit.* 13 : 32-44.
- HERING T.F. 1966.** The terriculous higher fungi of four lake district woodlands. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 49 : 369-383.
- HUNT G.A., TRAPPE J.M. 1987.** Seasonal hypogeous sporocarp production in a western Oregon Douglas-fir stand. *Canadian Journal of Botany* 65 : 438-445.
- LAFUENTE G.A. 1994.** Les champignons d'hiver dans l'extrême sud méditerranéen français. *Bull. Fédér. Assoc. Mycol. Médit.* 6 : 21-25.
- LAGANÀ A., SALERNI E., BARLUZZI C., PERINI C. 2001.** Mycocoenological studies in some Mediterranean forest ecosystems (province of Siena, Italy). *Ecol. Medit.* 27(1) : 125-140.

- PANAÏOTIS C., LOISEL R., PARADIS G. 1995.** Dating natural gaps in the holm oak forest (*Quercus ilex* L.) in Fango MAB reserve (Corsica) by reading rings of maquis components. *Ann. Sci. For.* 52 : 477-487.
- PILZ D., MOLINA R. 1996.** Managing forest ecosystem to conserve fungus diversity and sustain wild mushroom harvests. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-371. Portland, Oregon : US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station : 104 p.
- QUÉZEL P., MÉDAIL F. 2003.** *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen.* Paris, France : Elsevier.
- RICHARD F., MOREAU P.-A., SELOSSE M.-A., GARDES M. 2004.** Diversity and fruiting patterns of ectomycorrhizal and litter saprobic fungi in an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex* L. *Can. J. Bot.* 82: 1711-1729
- RICHARD F., MILLOT S., GARDES M., SELOSSE M.-A. 2005.** Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. *New Phytol.* 166 : 1011-1023.
- RICHARDSON M.J. 1970.** Studies on *Russula emetica* and other agarics in a Scots pine plantation. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55 : 217-229.
- ROMÁN M., DE MIGUEL A.M. 2002.** Post-fire dynamics of the ectomycorrhizal community in a *Quercus ilex* subsp. *ballota* forest. In : Traub-Lidzbarsky R, Prodon R (eds) *Fire and biological processes.* Leiden, The Netherlands : Backhuys Publishers, 131-136.
- SELOSSE M.-A. 2001.** Apport des techniques génétiques et moléculaires à la connaissance des communautés et des populations de champignons ectomycorhiziens. *Lejeunia* 165 : 1-108.
- SIGNORELLO P. 1996.** Indagini micocenologiche sulle cenosi a *Quercus ilex* L. dell'Etna. *Micol. Ital.* 1 : 74-80.
- SMITH J.E., MOLINA R., HUSO M.M.P., LUOMA D.L., MC KAY D., CASTELLANO M.A., LEBEL T., VALACHOVIC Y. 2002.** Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ECM fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. *Canadian Journal of Botany* 80 : 186-204.
- STRAATSMA G., AYER F., EGLI S. 2001.** Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. *Mycol. Res.* 105(5) : 515-523.
- VIALE D., FRONTIER S. 1980.** La vallée du Fango (Haute-Corse) réserve de biosphère. *For. Médit.* 2(1) : 89-93.
- VOGT K.A., BLOOMFIELD J., AMMIRATI J.F., AMMIRATI S.R. 1992.** Sporocarp production by basidiomycetes, with emphasis on forest ecosystems. In : *The fungal community : its organization and role in the ecosystem.* Carroll GC, Wicklow DT (eds) New York, USA : Marcel Dekker, Inc., 563-581.
- WASTERLUND I., INGELOG T. 1981.** Fruit body production of larger fungi in some young Swedish forests with special reference to logging waste. *For. Ecol. Manage.* 3 : 209-294.