

LA MACROFLORE FONGIQUE DE *CEDRUS ATLANTICA* III – LES RELATIONS ENTRE LE CLIMAT ET LA FORMATION DES BASIDIOCARPES

H. NEZZAR-HOCINE^{1*}, M. ABDESSELAM¹, J. GUINBERTEAU²,
R. HALLI-HARGAS¹, F. SAÏDI³ & G. CHEVALIER⁴

¹ Université Mouloud Mammeri, Faculté des Sciences,
Unité de Recherches en Biologie et Agro-Foresterie,
route de Hasnaoua, 15000 Tizi-Ouzou (Algérie)
Fax : (+213) 26 21 29 68
E-mail : h.nezzarhocine@yahoo.com

² INRA, Station de Recherches sur les champignons,
Domaine de la Grande Ferrade, 71 avenue Edouard Bourleaux,
B.P. 81, 33883 Villenave-d'Omon Cedex (France)
Fax : (+ 33) 05 57 12 25 00
E-mail : guinbert@bordeaux.inra.fr

³ Université de Blida, Faculté des Sciences Agro-Vétérinaires,
Département d'Agronomie, Route de Soumaa (Algérie)
Fax : (+ 33) 3 43 80 78

⁴ INRA, Station d'Amélioration des Plantes,
Unité de Pathologie végétale et de Mycologie,
Domaine de Crouelle,
63039 Clermont-Ferrand Cedex 2 (France)
Fax : (+ 33) 4 73 62 44 59
E-mail : g.chevalier@clermont.inra.fr

Résumé — Les données sur l'écologie des champignons mycorrhiziens du cèdre de l'Atlas sont très rares. Une étude sur la fructification des champignons a été réalisée à la cédraie d'Ighil-Inguel, station de Tala-Guilef (massif du Djurdjura, Algérie). Une approche de l'écologie a été effectuée à partir de l'analyse des données climatiques de la station sur quatre années (de l'automne 1989 au printemps 1993) ; elle a permis d'établir une relation entre l'apparition des sporophores et certaines caractéristiques du climat, comme la température, l'humidité relative de l'air et la pluviométrie.

champignons mycorrhiziens / *Cedrus atlantica* / fructifications / climat / Algérie

Abstract — Information about the ecology of mycorrhizal fungi associated with *Cedrus atlantica* is poorly documented. The appearance of sporocarps was monitored in the cedar forest of Ighil-Inguel (Tala-Guilef station, Djurdjura mountains, Algeria). Climatic data

* Correspondence and reprints.

recorded in the stand (autumn 1989 to spring 1993) allowed an ecological study of sporocarps production. Some clear relationships were observed between sporocarps appearance and certain climatic conditions such as temperature, air relative humidity and amount of rainfall.

mycorrhizal fungi / *Cedrus atlantica* / fruitbodies / climate / Algeria

INTRODUCTION

Les champignons jouent un rôle fondamental dans l'écologie des écosystèmes forestiers. La majorité des espèces ligneuses sont associées à des champignons ectomycorhiziens. L'importance de ces champignons n'est plus à démontrer, particulièrement dans des sites présentant des conditions marginales. Dans certaines zones forestières où les conditions climatiques sont parfois extrêmes, les champignons mycorhiziens jouent un rôle dans la résistance à différents stress, notamment hydriques. Dans une synthèse bibliographique, Mousain (1991) montre le rôle joué par les ectomycorhizes dans la tolérance des arbres à la sécheresse. En Afrique du Nord, les études sur l'écologie des champignons ectomycorhiziens sont inexistantes. Les premiers travaux sur la macroflore fongique du cèdre ont été réalisés en grande partie au Maroc (Moyen Atlas et Rif) (Malençon & Bertault, 1970, 1975). Ils tiennent compte également des quelques données connues à l'époque sur les champignons d'Algérie (Maire, 1914, 1927) et de Tunisie (Patouillard, 1901-1906, 1925, *in* Malençon & Bertault, 1970). Une première approche de l'écologie de la macroflore fongique des cédraies algériennes a été faite par Maire (1914), dans les cédraies de l'Atlas tellien (Chrèa), et par Nezzar-Hocine *et al.* (1996), dans celles du Djurdjura. Dans le Midi de la France, Rioussel & Rioussel (1991) ajoutent, à la liste des espèces fongiques des cédraies qu'ils citent, quelques caractéristiques écologiques. En dehors de ces quelques données, il n'existe aucune étude détaillée sur l'écologie des champignons des cédraies.

Dans son aire naturelle (Algérie et Maroc), le cèdre de l'Atlas se développe dans l'ambiance bioclimatique subhumide et humide de l'étage méditerranéen supérieur froid (hiver frais et froid), dans le Moyen-Atlas, le Rif et les Aures, et dans l'étage oro-méditerranéen extrêmement froid, dans le Haut-Atlas, mais son optimum bioclimatique correspond à l'étage montagnard méditerranéen, entre 1 600 m et 2 000 mètres d'altitude (Achhal *et al.*, *in* M'Hirit, 1994). Les cédraies du Djurdjura, ainsi que celles du Moyen Atlas et du Rif (Maroc), se trouvent classées dans les cédraies humides et froides, à précipitations efficaces importantes au début de l'été et au début de l'automne. La cédraie de Chrèa fait partie des cédraies perhumides fraîches à froides, avec des précipitations automnales et printanières élevées.

La composition de la flore mycologique des montagnes va dépendre de l'altitude (importance de la température, de l'ensoleillement et de l'exposition); elle est très tributaire du climat et des conditions édaphiques (Mosse *et al.*, 1981; Tyler, 1989). Les conditions climatiques sont l'un des facteurs principaux qui conditionnent la fructification (Agerer, 1985). Le climat détermine la saison mycologique et conditionne l'abondance des récoltes, tandis que l'association de la nature du sol et du couvert végétal influence la composition et la répartition de la flore (Chesneau, 1990). Selon Nezzar-Hocine *et al.* (1996) la macroflore fongique du cèdre, aussi bien en Algérie qu'au Maroc et dans le Midi de la France, diffère peu

de celle rencontrée chez d'autres essences forestières européennes et méditerranéennes de feuillus et/ou de conifères; beaucoup d'espèces sont caractéristiques des conifères de montagne. Les différences qui existent sont surtout liées à des modifications morphologiques induites par le climat.

D'après Manachère (1978), ainsi que d'autres auteurs, la reproduction des champignons en général comporte différentes étapes: induction fructifère, morphogenèse, sporogenèse, sporulation. Selon cet auteur, la morphogenèse normale des basidiocarpes est fonction de l'interaction de divers facteurs de l'environnement. La naissance et le développement de carpophores à partir de mycéliums génétiquement aptes à fructifier dépendent de divers facteurs chimiques et physiques, inducteurs ou régulateurs (Manachère, 1985). La microflore associée joue également un rôle important dans la stimulation de la fructification (Salas & Hancock, 1972; Wood, 1976, *in* Manachère, 1978). Parmi les facteurs de l'environnement, Cook & Whipps (1993) citent l'humidité, la température, le pH, les besoins en O₂ et la tolérance au CO₂, ainsi que la disponibilité nutritionnelle et, dans certains cas, la tolérance aux métaux lourds et à la salinité. D'autres facteurs jouent également un rôle important dans l'induction fructifère: chocs nutritionnels, hydriques, mécaniques (chocs, pressions...) ou tous facteurs pouvant modifier profondément le métabolisme et déclencher le fonctionnement du système biochimique inducteur (Delmas, 1989).

La lumière et la température ont fait l'objet de nombreuses recherches *in vitro* (spectres d'action et problème des photorécepteurs, interaction de la lumière et de la température, analogie avec la floraison, etc.) (Manachère, 1985). Elliott (1994) retrace les différents facteurs agissant sur le développement des Basidiomycètes et souligne le rôle très important de la lumière dans le développement des sporophores de nombreux agarics.

L'objectif de cette étude est d'analyser les relations entre le climat d'une cédraie du massif du Djurdjura (Algérie) et l'apparition des sporophores d'une manière générale. Ce travail a pu être réalisé grâce aux données récentes d'Abdesselam (1995) sur le climat de cette cédraie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Caractéristiques climatiques du site d'étude

Les champignons ont été récoltés dans la cédraie d'Ighil-Inguel (région de Tala-Guilef, Pic des cèdres) à 1 600 mètres d'altitude (figure 1). La description détaillée du site d'étude a été donnée par Nezzar-Hocine *et al.* (1996). La station de Tala-Guilef (1 450 mètres d'altitude moyenne), située sur le massif du Djurdjura, se caractérise par un climat montagnard à nuances méditerranéennes, avec plusieurs mois d'enneigement. La répartition des précipitations fait apparaître deux saisons distinctes. Les mois les plus humides se concentrent entre novembre et avril. La saison sèche s'étale entre juin et septembre. Durant les trois mois d'hiver, la température moyenne est inférieure à 5 °C (figure 2), les précipitations sont supérieures à 100 mm/mois et la neige est abondante. La part de la neige représente 38 % des apports d'eau, pour 1 269 mm de précipitations par an (tableau 1). A 1 450 mètres d'altitude, sur le flanc nord du site, l'enneigement dure en moyenne 90 jours par an (Abdesselam, 1995). Selon ce même auteur, il pleut ou il neige en moyenne 100 jours par an (1 000 mm d'eau, avec un maximum en hiver

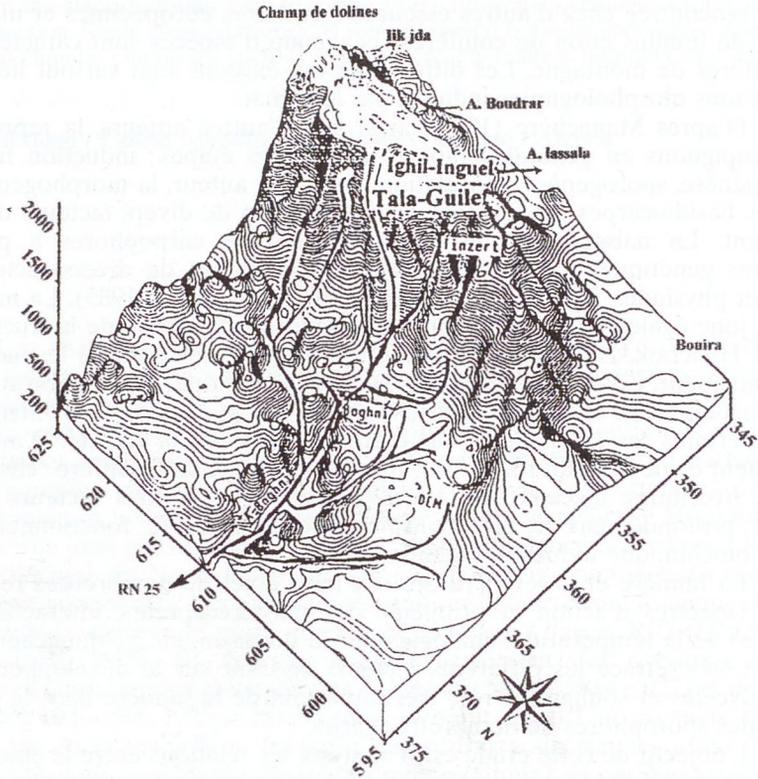


Fig. 1. Situation de la cédraie d'Ighil-Inguel, dans le massif du Djurdjura occidental.

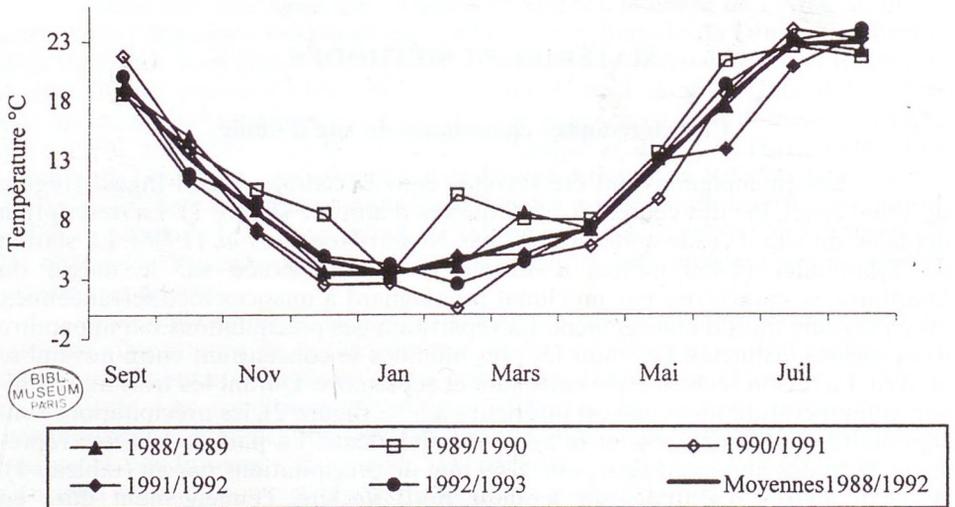


Fig. 2. Evolution des températures moyennes mensuelles à Tala-Guilef, de 1988/1989 à 1992/1993.

Tableau 1. Caractéristiques climatiques de la station de Tala-Guilef (1450 m, 1990/1991) (d'après Abdesselam, 1995).

	Sept	Oct	Nov	Déc	Jan	Fév	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil	Août	Annuelle
Pluviométrie moy. (mm)	7,7	48,5	154,0	234,9	166,4	294,5	207,3	57,8	80,7	6,0	0,5	11,0	1269,3
% de niviosité			18	75	55	50	14	24					38 %
Chutes de neige (j)			7	7	11	8	3	4					40
Enneigement (j)				31	31	28							90
Temp. min. moy. (°C)	18,4	11,3	5,4	1,0	0,8	-0,7	2,5	3,6	7,2	14,7	20,5	19,8	8,7
Temp. max. moy. (°C)	25,2	16,4	8,4	4,0	4,4	1,7	6,7	7,8	12	22,1	27,0	26,1	13,4
Temp. moy. (°C)	21,8	13,9	6,9	2,5	2,6	0,5	4,6	5,7	9,6	18,4	23,8	23,0	11,1
Temp. min. abs. (°C)	14	7	-1,5	-3	-4	-4	-2	-1	1	8	13,5	12	-2,5
Temp. max. abs. (°C)	30	25,5	15,5	15,5	12	8,5	15	16	21,1	28	32	31	18
Humidité relative	55	74	84	76	57	76	75	66	65	57	50	45	65

et un minimum de juin à septembre). Le nombre de jours de pluie supérieure à 1 mm est de 93. Le nombre de jours de brouillard est de 100. Le brouillard peut fournir de 1 à 2 mm d'eau par jour, ce qui constitue un apport non négligeable. Les caractéristiques climatiques de la station, pour l'année 1990/1991, considérée comme année moyenne, d'après Abdesselam (1995), sont données dans le tableau 1 et la figure 3b. Ces données sont complétées par des relevés de température et d'humidité durant la période de récolte des champignons, pendant 3 autres années (1989/1990, 1991/1992 et 1992/1993) (figures 3 à 6).

En utilisant un gradient thermique des moyennes annuelles de températures qui est de 0,6 °C de diminution par tranche d'élévation de l'altitude de 100 mètres, il est possible de calculer les températures au niveau du site d'étude qui se trouve à 1600 mètres. Ce gradient est égal à la valeur calculée en Europe (Remeniéras, 1980, *in* Abdesselam, 1995).

Période de récolte

La collecte des champignons a été faite, sur environ un hectare, durant 4 années consécutives, à raison de deux sorties par mois pendant la saison mycologique, de l'automne 1989 au printemps 1993. Pour les espèces d'automne-hiver, la récolte a été effectuée entre les mois d'octobre et de novembre, parfois jusqu'en décembre. Les espèces printanières se rencontrent de la fin avril à la fin mai, parfois jusqu'à la mi-juin.

RÉSULTATS

Relations entre le climat et la fructification

Bien qu'il n'ait pas été possible d'effectuer des récoltes régulières, nous avons cependant pu établir une chronologie saisonnière de la fructification. L'analyse des données climatiques de la station météorologique de Tala-Guilef,

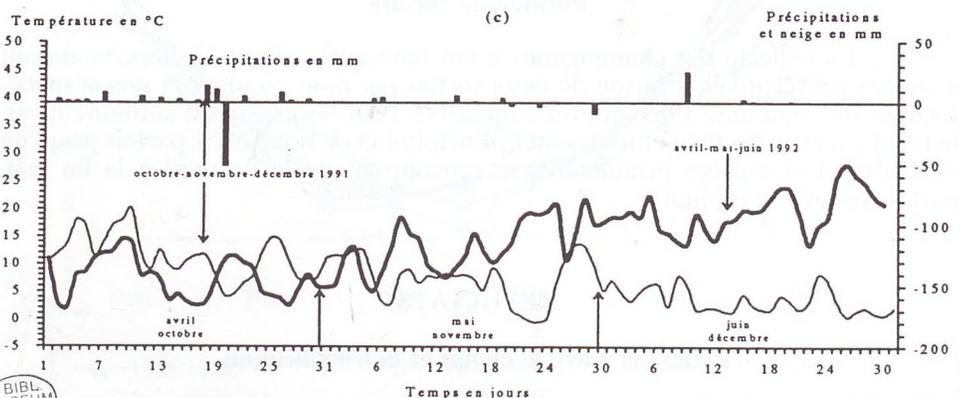
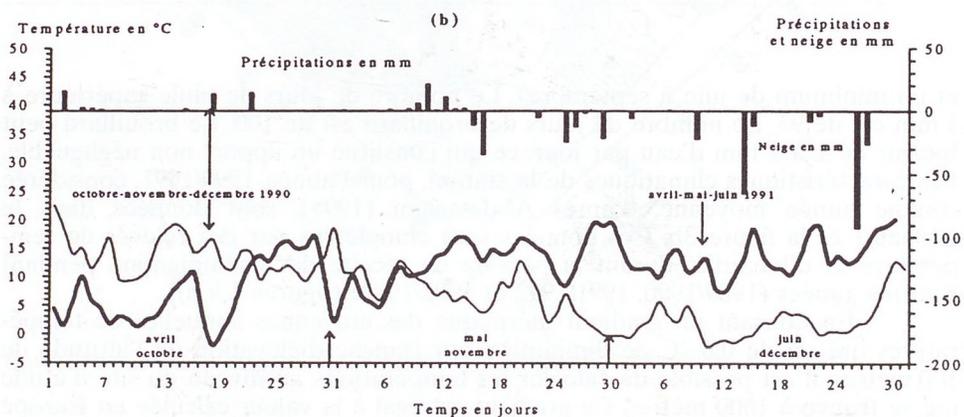
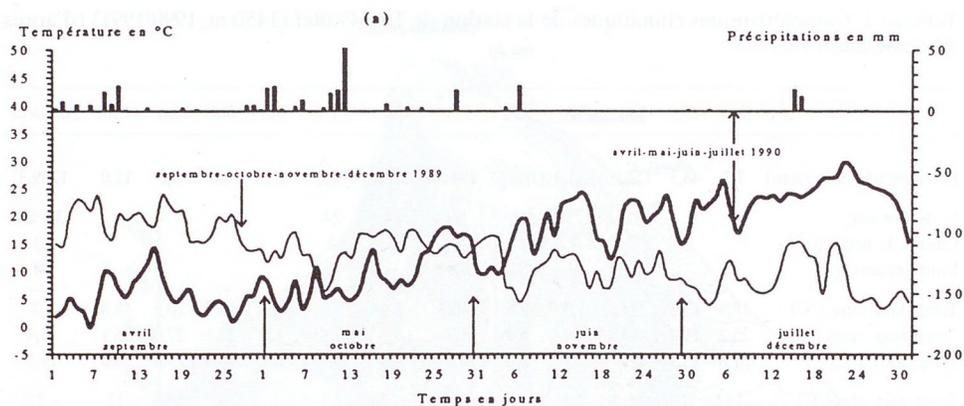


Fig. 3 (a, b, c). Evolution des moyennes journalières des températures et des précipitations (pluie et neige, en équivalent pluie) à Tala-Guilef, durant les 3 années de récolte des champignons.

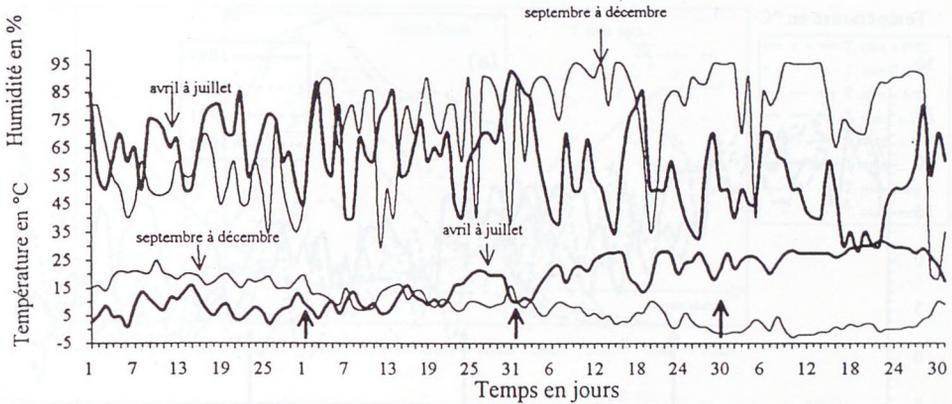


Fig. 4. Evolution des moyennes journalières des températures minimales et maximales et de l'humidité relative, à Tala-Guilef, d'octobre à décembre 1990 et d'avril à juin 1991.

pour l'année moyenne 1990-1991 (tableau 1, figure 3b), permet d'établir certaines corrélations entre le climat et l'apparition des sporophores. La fructification nécessite une association température (air-sol) – humidité favorable. Seule la température de l'air a été prise en considération, les données sur les températures du sol de la cédraie étant inexistantes. L'humidité au niveau des sols comme au niveau de l'atmosphère représente une donnée capitale: elle conditionne en grande partie l'évolution des mycéliums, leur fructification, ainsi que l'aspect même des carpophores.

Dans la cédraie d'Ighil-Inguel, la fructification des champignons s'effectue à deux époques: la plus importante débute après les premières pluies d'automne et dure jusqu'aux gelées et aux premières neiges; la seconde s'étend habituellement de la fin avril jusqu'à la mi-juin (tableau 2).

A Tala-Guilef la saison humide se concentre entre novembre et avril, c'est également la saison froide (Abdesselam, 1995). La période la plus favorable à la poussée des champignons se situe, pour les espèces automnales, au début de cette saison (novembre) et pour les espèces printanières, après cette saison (mai) (figure 6). La saison sèche s'étale de juin à septembre. Les températures maximales moyennes sont enregistrées en juillet et août, rarement en septembre; les maxima absolus peuvent atteindre 30 °C entre juin et septembre inclus (figure 5). Le développement des champignons a lieu généralement en dehors de cette période chaude, excepté si certains paramètres climatiques de l'année sont particulièrement favorables; ainsi, des espèces saprophytes, comme *Agaricus silvicola*, ont pu être récoltées en juillet 1990 (tableau 2, figure 3a).

Généralement, en septembre, les conditions climatiques sont peu propices à l'apparition des champignons: pluviométrie très faible (7,7 mm), température moyenne élevée: 21,8 °C (tableau 1). Les températures moyennes journalières fluctuent entre 18 et 24 °C, les températures maximales peuvent atteindre les 30 °C et le nombre de jours de pluie est de 7 (de 0,1 à 3,4 mm par jour).

La grande majorité des espèces ont été récoltées après septembre. Les plus précoces apparaissent dès la mi-octobre, lorsque la température moyenne de l'air diminue de 21,8 °C à 13,9 °C (tableau 1). Une humidité relative de l'air supé-

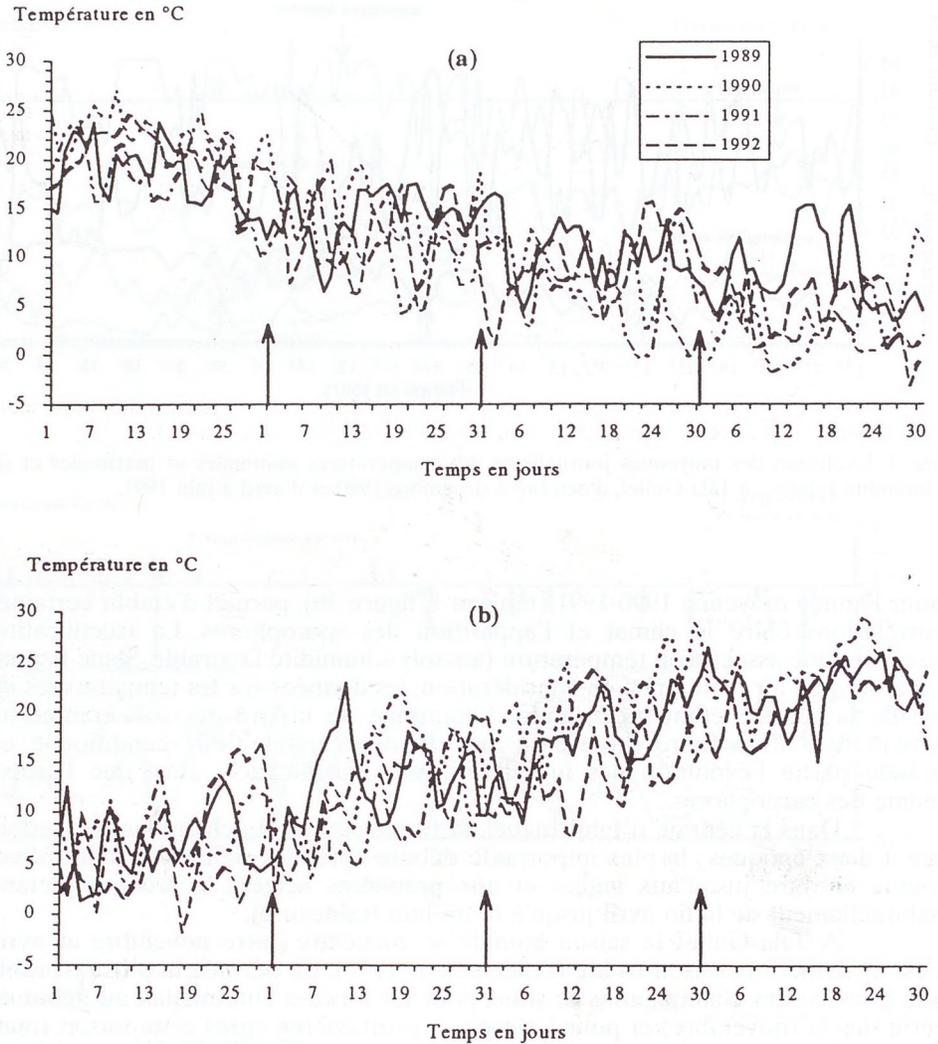


Fig. 5. Evolution de la température moyenne journalière à Tala-Guilef, en automne (a) et au printemps (b) de 1988/1990 & 1991/1992.

rière à 70 % (45 % seulement en août) (tableau 1) accompagnée de chutes de pluie journalière supérieure à 10 mm (en périodes favorables, 2 à 4 jours de pluie supérieure à 5 mm en octobre et 2 à 7 jours de pluie supérieure à 10 mm en novembre) est favorable à l'apparition des espèces automnales.

Une année où les conditions sont particulièrement favorables, comme 1989, les fructifications apparaissent après les premières pluies de fin septembre-début octobre (tableau 2) et lorsque la température maximale est inférieure à 20 °C (températures moyennes entre 6,5 et 14,25 °C). Ce sont les saprophytes humicoles (comme *Agaricus spp.*) qui apparaissent en premier, après une pluie déclen-

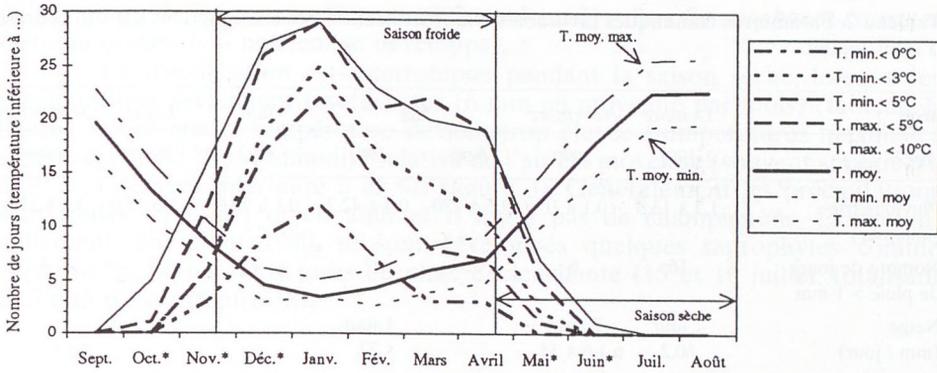


Fig. 6. Nombre de jours où la température moyenne journalière est inférieure à différents seuils particuliers à Tala-Guilef (1988/1992) (* périodes de récolte des champignons).

chante ou à la suite des orages qui sont brusques, brefs et fréquents. Ces orages se produisent en fin d'après-midi sur le Djurdjura, à la fin de la saison chaude (Abdesselam, 1995).

Le mois d'octobre 1991 a été particulièrement propice au développement des champignons : plusieurs jours consécutifs de pluie (2 à 4 jours) au début du mois ; températures journalières moyennes douces, les jours de pluie (12 à 17 °C) ; chute de neige de 60 mm suivie d'une période de froid (4,3 à 7,8 °C), puis élévation de la température à la fin du mois (figure 3c).

Les fructifications abondent de la fin octobre à la fin novembre, lorsque les conditions météorologiques deviennent particulièrement favorables. Les températures moyennes baissent, elles sont comprises entre 5 et 9 °C ; la température maximale absolue est de 15,5 °C (tableau 1). Les données journalières montrent qu'en moyenne une pluie sur trois est supérieure à 10 mm (tableau 2, figure 3c) et l'humidité relative est supérieure à 80 % (tableau 1, figure 4). De telles conditions ont permis de récolter, en novembre 1990, un grand nombre d'espèces ectomycorhiziennes. Ce mois est caractérisé par une période de pluie les premiers jours (1 à 10 mm), suivie de journées sans pluie, ensoleillées, pendant 2 à 7 jours, avec des températures moyennes de 6 à 11 °C, enfin, à la fin du mois, par une période de neige (2 à 34 mm). L'humidité relative varie de 50 à 90 %. D'après Abdesselam (1995), à l'échelle journalière, l'humidité relative à Tala-Guilef se caractérise par de grands écarts, souvent brutaux ; les courbes d'humidité présentent des évolutions répétées (figure 4). Certaines années, comme en 1991, le mois de novembre peut être moins humide (35 mm) alors, les espèces mycorhiziennes sont moins nombreuses ; ce sont surtout les saprophytes qui se développent.

En décembre, le nombre d'espèces se réduit considérablement. Exceptionnellement la fructification peut se poursuivre jusqu'à la mi-décembre (jusqu'en fin décembre en 1989 et 1991) (tableau 2). Décembre 1989 s'est caractérisé par quelques jours de pluie du 1 au 10, suivis par une période sans pluie de 10 jours, puis de nouveau par une période de pluie (en moyenne 1 jour sur 2, avec 1 à 10 mm de pluie par jour) et une température relativement douce, jusqu'à 12 °C. La température moyenne mensuelle était la plus élevée (8,4 °C) durant la période 1988/1993 (figure 2). Ces conditions ont permis le déclenchement de la fructification de quelques espèces saprophytes récoltées le 30 du mois.

Tableau 2. Paramètres climatiques favorables à la fructification des champignons dans la cédraie d'Ighil-Inguel.

Mois	Octobre	Novembre	Mai		Juin	Juillet	Septembre
Année	1991	1990	1990	1991	1992	1990	1989
Pluviométrie (mm/jour)	1,5 à 13,8	0,1 à 10	1,6 à 120	0,4 à 42,2	0,1 à 20,6	0,1 à 17,6	4,6 à 21,8
Nombre de jours de pluie > 1 mm	16	6	13	7	4	5	4
Neige (mm / jour)	1 jour 60,2	7 jours 1,6 à 34		1 jour 22			
Pluviométrie Mensuelle (mm)	134	154	234,4	81	24,5	31,2	51
Températures journalières moy. (°C) (pendant les périodes de pluie)	6,5 à 14,25	6 à 12	8 à 10	7 à 14	11 à 14	15 à 21	15,5
Températures extrêmes (°C) (pendant les périodes de pluie)	7 à 19	2,0 à 15,5	4,0 à 21	17,5 à 24	15 à 23	12 à 21	
Saison	Période de transition	Saison froide très humide	Période de transition		Saison sèche et chaude		
Fructification	Début	Abondante	Quelques espèces		Saprophytes humicoles		

Le développement des sporophores est interrompu par une période de froid (températures moyennes journalières de 0,5 à 2,5 °C, avec un minimum absolu de - 4 °C, de la mi-décembre jusqu'en février) (tableau 1, figure 4).

Au printemps, les mois de mars et avril sont humides et frais. Le mois d'avril est plus enneigé que celui de novembre. Ces deux mois se caractérisent par des pluies importantes, supérieures à 30 mm/jour (Abdesselam, 1995). La température minimale est inférieure à 5 °C, pendant 19 jours en moyenne (figure 6). Les quelques espèces qui se développent apparaissent dès la fonte des neiges, à la suite d'une élévation de la température moyenne de 5,7 °C en avril à 9,6 °C en mai (tableau 1). En 1991, les températures moyennes journalières se sont élevées progressivement pour atteindre 18 °C (fin mai) (figure 3b). Pendant cette période, le régime des précipitations n'est pas limitant. Le sol est saturé en eau, l'évaporation est faible. En mai, la pluviométrie mensuelle est de 80,7 mm et l'humidité relative de 65 % (tableau 1), sauf en mai 1992 où la pluviométrie a été nulle. En mai 1990 et 1991, les conditions climatiques ont été particulièrement favorables au développement de quelques espèces appartenant surtout aux familles des *Boletaceae* (*Boletus erythropus*, *Xerocomus chrysenteron*), *Coprinaceae* (*Coprinus comatus*, *C. picaceus*), *Cortinariaceae* (*Hebeloma versipelle*, *H. eburneum*, *H. mesophaeum*, *H. spp.*), *Helvellaceae* (*Helvella acetabulum*), *Morchellaceae* (*Morchella costata*, *M. spp.*), *Pezizaceae* (*Sarcosphaera crassa*), *Pyronemataceae* (*Geopora sumneriana*) et *Ramariaceae* (*Ramaria aurea*, *R. botrytis*, *R. formosa*). En juin, ces conditions favorables peuvent persister jusqu'à la fin du mois, s'il tombe quelques pluies

faibles un ou deux jours, comme en 1992 (tableau 2) ; alors *Sarcosphaera crassa* et *Helvella acetabulum* peuvent se développer.

La fructification est interrompue pendant la saison sèche, lorsque les précipitations deviennent insuffisantes (6 mm en moyenne par mois) (tableau 1, figures 3a) et que la température devient trop élevée (températures maximales supérieures à 25 °C) ; l'humidité relative de l'air est moyenne (souvent supérieure à 50 %, rarement inférieure à 25 %) (figure 3). Généralement les précipitations sont nulles en juillet et en août et il n'y a pas de champignons. Exceptionnellement, en juillet 1990, se sont développés quelques saprophytes comme *Agaricus sp.*, après deux jours de pluie déclenchante (15 et 16 juillet, totalisant 29,7 mm d'eau) (figure 3a).

DISCUSSION

Relations entre le climat et la formation de sporophores

Comme le signale Durrieu (1993), la vie des champignons est fortement tributaire des conditions du milieu ; de plus, un même individu ne présentera souvent pas la même sensibilité, suivant les phases de sa vie. La germination des spores, la croissance du mycélium, l'induction et le développement des fructifications ou la sporulation, pourront exiger des conditions différentes. Les champignons récoltés à la cédraie d'Ighil-Inguel, et qui nous intéressent particulièrement, sont des mycorrhiziens. Ils appartiennent pour la plupart à la classe des Homobasidiomycètes (Nezzar-Hocine *et al.*, 1996). Dans deux articles de synthèse, Manachère (1978, 1985) résume les données sur la morphogenèse des Basidiomycètes supérieurs. Dans ce qui suit, nous avons emprunté quelques exemples à cet auteur. Chez ces champignons, différents facteurs endogènes et exogènes peuvent jouer un rôle important dans la phase d'initiation fructifère (carpogénèse) et celle du développement du sporophore (morphogénèse) (Manachère, 1978 ; Elliot, 1994).

Pour les champignons ectomycorrhiziens, les exigences de l'hôte et du champignon sont importantes, tant en ce qui concerne le sol que le climat (Poitou *et al.*, 1989). Pour Maublanc (1971, *in* Chesneau, 1990), l'influence du sol est moins nette sur la distribution des champignons, que celle des phanérogames. Selon Favre (1960), la flore fongique est plus sensible à la nature chimique du sol qu'à sa nature physique. Cependant, les travaux de Tyler (1989) montrent que la nature du sol joue un rôle très important dans la répartition des champignons. Un grand nombre de champignons mycorrhiziens a été relevé sur des sols très acides, particulièrement sur les mors-podzoliques. Les différents types d'humus conditionnent également la présence ou non de champignons (Jacquot, 1978). Le sol de la cédraie semble être très favorable au développement de nombreuses espèces fongiques : c'est un sol brun, ocreux, très riche en matière organique, avec un humus abondant ; le pH (6,2) indique une faible acidité en surface (Nezzar-Hocine *et al.* 1996). L'humus est de type mull-moder. Chu-Chou & Grace (1988) soulignent que la différence de climat entre les forêts du nord et celles du sud de la Nouvelle-Zélande ne semble pas affecter la composition des espèces fongiques mycorrhiziennes associées à *Pinus radiata* ; par contre, la nature du sol a une influence sur le nombre et l'abondance de ces mêmes champignons.

Boddy (1983) schématise les différentes interactions existant entre le mycélium des champignons et les facteurs biotiques et abiotiques de l'environnement. Cooke & Whipps (1993a) font remarquer que les différents facteurs exogènes peuvent être étudiés relativement facilement au laboratoire. Cependant, dans la nature, les fluctuations de l'environnement et leurs interactions permettent difficilement d'expliquer leur influence sur la croissance mycélienne des champignons et le développement des sporophores.

Dans la cédraie d'Ighil-Inguel, les sporophores apparaissent pendant les périodes fraîches et humides, durant lesquelles la température n'est ni trop élevée ni trop basse, et l'atmosphère et le sol présentent un bon degré d'humidité. Les deux meilleures périodes de production se situent au début et à la fin de la saison froide. L'analyse des données climatiques d'Abdesselam (1995) (températures, précipitations, humidité de l'air) permet d'établir les relations suivantes: La grande majorité des sporophores apparaissent après une chute brutale de température (de 21,8 à 13,8 °C), pendant une courte période de 3 à 4 jours, parfois une semaine, mi-octobre ou fin octobre suivant les années, accompagnée de pluies froides qui pourraient provoquer un choc thermique dans le sol. Ce phénomène semble commun à de nombreux champignons (Manachère, 1978; Delmas, 1989; Rondet, 1990). Granetti (1992) attribue aussi l'induction fructifère *in vitro* à un choc thermique. Des champignons se reproduisent quand un obstacle s'oppose à la croissance du mycélium: le froid jouerait le rôle d'obstacle en bloquant la végétation du mycélium (initiation des primordia).

Une température moyenne qui diminue progressivement jusqu'à 7 °C (en novembre) est très favorable à la formation de sporophores. La communauté de la macroflore fongique atteint son pic à la mi-novembre. La production diminue progressivement jusqu'à la fin novembre et parfois la fin décembre (selon les années). Pendant cette période, on assiste à une fluctuation des températures absolues allant de - 1,5 °C (en période de neige) jusqu'à 15,5 °C (tableau 1, figure 3). La température basse entre janvier et avril (température minimale absolue de - 1 à - 2,5 °C) provoque un arrêt de la fructification. Les espèces printanières poussent dès la fin avril et le cycle de fructification est interrompu une seconde fois entre juillet et septembre.

Les températures moyennes optimales pour la croissance d'un grand nombre d'espèces de la cédraie, aussi bien automnales que printanières, sont comprises entre 7,8 et 12,9 °C, avec des températures journalières maximales inférieures à 16 °C et minimales supérieures à 5 °C. Dans la cédraie d'Ighil-Inguel, nous avons remarqué que c'est surtout la baisse des températures maximales qui conditionne la formation d'espèces d'automne-hiver, et la hausse des températures minimales qui conditionne les espèces printanières. Ces valeurs sont calculées par rapport à celles observées à la station de Tala-Guilef, en utilisant un gradient de température de 0,6 °C. Ces températures moyennes montrent bien la localisation montagnarde des espèces fongiques de la cédraie. Durrieu (1993) fait remarquer qu'il existe très peu de Basidiomycètes thermophiles. Selon lui, de nombreuses expériences ont été réalisées sur la croissance *in vitro* des champignons, mais il existe peu de données sur les besoins qui favorisent le développement des sporophores dans la nature. Pour Manachère (1978), le facteur « température » joue évidemment un rôle variable selon les espèces, mais également, pour une espèce donnée, selon les phases de développement. Les températures qui favorisent la croissance du mycélium végétatif peuvent différer de celles qui permettent l'initiation fructifère. Il cite l'exemple de trois *Agaricus* étudiés par Couvy (1973, 1974), pour lesquels l'accomplissement de la phase végétative requiert une température optimale de 23-25 °C; ensuite, un abaissement de 7 à 9 °C

est nécessaire pour permettre le déclenchement de la fructification. Selon Delmas (1989), chez les champignons cultivés, il existe une zone de température optimale, en dessous de laquelle la croissance du carpophore est fortement ralentie, voir inhibée à partir d'une certaine température. Au-dessus de cette plage optimale, la transpiration intense des corps fructifères et la présence de compétiteurs entraînent un développement anormal et un risque de domination de ces autres organismes.

D'après Delmas (1989), une humidité élevée est la condition première à l'évolution des primordia pour la plupart des espèces cultivées. Pour Poitou *et al.* (1989) et Rondet (1990), l'initiation fructifère des champignons et leur développement ultérieur dépendent beaucoup de l'apport d'eau.

Un faible apport de pluie suffit pour initier la fructification. En octobre les quantités moyennes de pluie sont variables : 1,5 à 14 mm par jour, en année favorable à la fructification. Les pluies doivent maintenir une quantité d'eau suffisante dans les couches superficielles du sol qui abritent le mycélium. Les pluies peu intenses s'évaporent vite, car la température de l'air est encore élevée en octobre (moyenne des températures maximales : 16,4 °C) ; les pluies intenses satureront vite le sol ; l'écoulement est important (Abdesselam, 1995). Il n'est pas nécessaire que les pluies soient abondantes, mais elles doivent être bien réparties. Comme le fait remarquer Lebreton (1976), ce qui compte surtout, ce n'est pas tellement la quantité d'eau livrée par les précipitations, mais le reliquat disponible après intervention de phénomènes comme le ruissellement, la percolation, et surtout l'évapotranspiration.

Pour Cho & Lee (1995), le total des pluies en septembre et octobre, le nombre de jours de pluie en septembre et le minimum des températures pendant ces deux mois sont des facteurs climatiques très importants corrélés positivement avec la production de *Tricholoma matsutake*, en Corée. Park *et al.* (1995) confirment ces observations et soulignent que des irrigations en septembre, dans un sol sec, permettent le développement des colonies mycéliennes et améliorent la production de ce champignon, également en Corée.

Pour Bertault (1964), certaines espèces d'amanites récoltées à l'automne seraient des espèces printanières dont le développement a été interrompu par les chaleurs précoces. Alessio (1978) considère les naissances de printemps comme le prolongement de celles de l'automne précédent ; pour les champignons qui ont deux périodes typiques de développement, comme *B. edulis*, la poussée printanière ne serait que le résultat du développement de primordia déjà formés à l'automne précédent mais qui seraient restés à l'état latent durant tout l'hiver, en attendant les conditions favorables à leur développement (chaleur, humidité...).

De fin octobre jusqu'à fin novembre, les conditions d'humidité sont largement suffisantes pour la fructification des champignons, avec une moyenne de 7 jours de neige, 12 jours de pluie supérieure à 1 mm et 10 jours de brouillard (Abdesselam, 1995). Les saisons favorables à la fructification se caractérisent par une alternance de périodes de froid et d'ensoleillement.

Cependant, certaines années, comme 1989, les mois de novembre et décembre peuvent être totalement secs. Abdesselam (1995) rapporte que, depuis 1987, on enregistre une baisse généralisée des totaux pluviométriques annuels dans la région d'étude. Les années les plus sèches ont été 1989 et 1990 (784 mm de pluie). Cet auteur considère que la période de 1987 à 1992 (qui englobe nos années de récolte) a été caractérisée par une sécheresse persistante.

Pour Malençon & Bertault (1970), au Maroc, l'apparition des carpophores dépend si étroitement du caprice des pluies saisonnières, qu'il est difficile, même avec une bonne expérience, de prétendre tout connaître sur l'absence de certaines espèces ou la répartition exacte de la plupart des autres. L'irrégularité

des pluies d'une année à l'autre n'a pas permis à Malençon & Bertault (1970) de se faire une idée concrète de la flore accompagnatrice du cèdre.

Il est difficile d'estimer un seuil minimal des précipitations, en deçà duquel la fructification ne peut plus avoir lieu, à partir seulement des 5 années d'études effectuées par Abdesselam (1995). Selon lui, les périodes de transition climatique (mai-juin et octobre) se caractérisent par des précipitations dont la durée et la quantité sont très variables.

En été, les températures trop élevées et le manque de précipitations inhibent la fructification. Maire (1914) rapporte qu'en hiver ou en été ne se développent que quelques xérophytes épixyles reviviscents, comme *Schizophyllum commune* et des polypores à circulation d'eau active, comme *Lariciformes officinalis* (= *Ungulina officinalis*), *Fomitopsis pinicola* (= *U marginata*). Pour Malençon & Bertault (1970), « il est en effet hors de doute que bien des agarics se maintiennent au plus juste dans les sols marocains sous une forme constamment mycélienne et vraisemblablement mycorhizienne, subissant de larges destructions en été, se reconstituant vaillamment que vaillamment à l'automne, mais inapparents et stériles ». Selon ces mêmes auteurs, pour les champignons supérieurs, la saison d'été correspond à l'époque de la destruction mycélienne et constitue une épreuve décisive que les espèces hygrophiles ou à reconstitution végétative trop lente ne peuvent supporter.

D'après Manachère (1978), le rôle du facteur « humidité » pendant la phase d'initiation fructifère est mal connu. Couvy (1973/1974, in Manachère, 1978) avance que « la fructification des macromycètes à chapeau nécessite généralement une hygrométrie d'air élevée ». A l'inverse, une humidité relative excessive peut, dans certaines conditions, empêcher la naissance de primordia de *Polyporus brumalis* (Plunkett, 1956, in Manachère, 1978).

Pendant la phase morphogénétique conduisant à l'élaboration du sporophore, le facteur humidité est particulièrement important (Manachère, 1978). L'auteur ajoute que les ébauches de carpophores de *Collybia velutipes* (Plunkett, 1956, in Manachère, 1978) ne se développent normalement que dans une atmosphère très humide et avec un éclaircissement convenable. Des conditions analogues sont nécessaires à *Pleurotus ostreatus* (Cailleux et al., 1974, in Manachère, 1978), *Pleurotus eryngii* et *Agrocybe aegerita* (Cailleux & Diop, 1974, in Manachère, 1978), encore qu'un excès d'eau atmosphérique puisse être préjudiciable à une bonne fructification de ces espèces. Inversement, le développement des primordia de *Polyporus brumalis* (Plunkett, 1956, in Manachère, 1978) n'est normal que dans un air peu humide, mais il faut cependant suffisamment de lumière. Dans le cas de cette dernière espèce, les effets d'une diminution d'éclaircissement et d'une transpiration faible en atmosphère humide s'additionnent et déterminent une augmentation relative de la longueur finale du pied et une suppression pratiquement totale du développement du chapeau.

Si l'on compare la période favorable à la production de la macroflore fongique de la cédraie d'Ighil-Inguel (novembre) à celle des zones tempérées, on remarque un décalage de 9 à 10 semaines. Dans les forêts de feuillus (*Quercus spp.*) du sud-ouest de la Virginie (U.S.A.), les premières fructifications apparaissent à la fin juin et continuent jusqu'en novembre (avec un optimum fin juillet); dans les forêts de pins (*Pinus pungens* et *P. rigida*), elles apparaissent à partir de début août (avec un optimum fin septembre-début octobre). D'après les observations de Millers (in Palmer et al., 1994), dans les Monts Appalaches, en Virginie, les fructifications sont plus abondantes sous les feuillus que sous les conifères. En Alaska, dans les forêts d'*Alnus crispa* et d'*A. tenuifolia* (situées dans des sites différents), la communauté de la macroflore fongique atteint son maximum en août

et en septembre, avec un pic à la fin août (Brunner *et al.*, 1992). Pourtant, les précipitations et les températures moyennes minimales, en août, sont différentes sur les deux sites, mais d'autres facteurs comme une chute brutale de la température moyenne à la mi-août pourraient également affecter la fructification de la macroflore fongique.

Influence du climat sur la morphologie des champignons

Bertault (1964) et Heinemann (1965) soulignent l'influence de certains facteurs climatiques (humidité, sécheresse, insolation) sur la morphologie des amanites marocaines. Pour Bertault (1964), la sécheresse est le facteur essentiel qui sélectionne toute la flore mycologique marocaine. Il explique que le mycélium ne peut subsister qu'en se réfugiant sous la végétation arborescente. Pour cette raison, les primordia ne peuvent se former qu'à une certaine profondeur et en début de saison automnale, alors que le sol est encore relativement sec.

Favre (1960) et Maublanc (1971) ont constaté un caractère remarquable chez les champignons alpins. Il s'agit d'une réduction souvent importante de la taille du carpophore ; elle peut également être accompagnée d'autres modifications, comme le raccourcissement du pied, qui donne un aspect trapu au champignon, et la réduction de l'élargissement des lamelles (les caractères microscopiques restant les mêmes).

Espèces automnales et espèces printanières

Généralement, l'automne est la saison la plus favorable au développement des sporophores ; en été le nombre d'espèces se trouve considérablement réduit (Tyler, 1989).

Selon Maire (1914), dans la cédraie de Chréa, la période de fructification des espèces automnales s'effectue de mi-octobre à début décembre, et celle des espèces printanières de fin mars jusqu'à début mai. Nous constatons que la fructification des espèces printanières de la cédraie de Chréa est plus précoce que celle des espèces de la cédraie d'Ighil-Inguel (fin avril, au lieu de fin mars). Ce décalage d'un mois peut s'expliquer par le fait que La cédraie de Chréa (1550 mètres d'altitude), bien que située sur l'Atlas tellien, à la même altitude que celle d'Ighil-Inguel, présente une certaine originalité bioclimatique ; en effet, d'après Meddour (1994), elle est localisée entièrement dans l'étage supraméditerranéen, en bioclimat perhumide frais, avec une pluviométrie annuelle de 1382 mm, une température moyenne de 11 °C et des températures minimales absolues ne descendant pas en dessous de 0,5 °C. Au contraire, la cédraie d'Ighil-Inguel se caractérise plutôt par un climat froid (température minimale absolue : - 4 °C). Abdesselam (1995) souligne que les températures moyennes de Tala-Guilef sont inférieures à la moyenne annuelle des températures, de novembre à avril (durant la saison froide) ; c'est la période où il neige. Ces caractéristiques expliquent qu'à Ighil-Inguel la fructification des espèces printanières ne débute généralement que fin avril, tandis qu'à Chréa, où le climat est relativement plus doux, les fructifications printanières apparaissent dès fin mars.

Au Maroc, les principaux relevés mycologiques cités par Maire (1914), Maire & Werner (1937), Malençon & Bertault (1970, 1975) ont été effectués dans les cédraies du Rif et du Moyen Atlas (Ifrane, Azrou). Ces cédraies se situent entre 1 400 et 1 700 mètres d'altitude ; la température moyenne du mois le plus

froid est comprise entre $-8,3$ et $-0,2$ °C (M'Hirit, 1994). La fructification d'un grand nombre d'espèces automnales a lieu entre octobre et novembre. Celle des espèces printanières commence à partir de la fonte des neiges (fin mars) et se poursuit jusque fin mai.

Dans la cédraie du Petit Lubéron (Midi de la France), à 700 mètres d'altitude, la poussée printanière a lieu de début mars à mi-mai ; celle d'automne et d'arrière saison commence dès la fin septembre et se poursuit jusqu'en décembre (Riousset & Riousset, 1991). Ces auteurs fournissent une liste des espèces automnales (49 espèces appartenant à 24 genres) et printanières (14 espèces appartenant à 8 genres) les plus caractéristiques de la cédraie. Maire (1914) relève, dans la cédraie de Chréa, 8 espèces printanières et 10 espèces poussant aussi bien au printemps qu'en automne ; les espèces automnales sont abondantes (85).

Dans tous les relevés, au demeurant peu nombreux, effectués dans les différentes cédraies (Maire, 1914 ; Malençon & Bertault, 1970, 1974 ; Riousset & Riousset, 1991), la grande majorité des espèces sont automnales. Les quelques espèces printanières signalées appartiennent à quelques familles, telles les Cortinariacées (*Cortinarius aurasiacus*, *Inocybe pisciodora*, *I. sambucina*, *I. scabelli*, *Hebeloma versipelle*, *H. eburneum*, *H. mesophaeum*), les Gautieriacées (*Gautieria trabutii*), les Helvellacées (*Helvella acetabulum*), les Hygrophoracées (*Hygrophorus marzuolus*), les Hyménogastracées (*Hymenogaster bulliardii*), les Mélanogastracées (*Melanogaster ambiguus*, *M. broomeianus*), les Morchellacées (*Morchella conica*, *M. costata*, *M. intermedia*, *M. rigida*, *M. umbrina*), les Otideacées (*Hypotarzetta insignis*, *H. ochracea*), les Pezizacées (*Sarcosphaera crassa*), les Pyronematacées (*Geopora sumneriana*, *Geopyxis carbonaria*, *G. majalis*), les Sarcoscyphacées (*Neourmula pouchetii*), les Tricholomatacées (*Clitocybe rhizophora*, *Melanoleuca arcuata*, *M. strictipes*) et les Tubéracées (*Tuber borchii*, *T. maculatum*, *T. nitidum*). Parmi ces espèces, certaines se développent également au printemps, mais elles sont cependant peu nombreuses.

Comme le fait remarquer Durrieu (1993), ce ne sont pas seulement les conditions météorologiques du moment qui doivent être prises en compte, mais celles de l'ensemble de la saison de végétation. Il ajoute que, dans les régions européennes, les bonnes années à champignons sont celles où un automne doux et humide a été précédé d'un été modérément arrosé, sans sécheresse excessive ni pluviosité anormalement élevée. Il faut cependant remarquer qu'en France la production de cèpes a été exceptionnelle à l'automne 1976, lorsque des pluies abondantes sont venues réhydrater un sol desséché à la suite d'un été particulièrement sec.

CONCLUSION

Par son climat relativement humide et froid, avec des précipitations importantes au début du printemps et au début de l'automne, une fonte des neiges progressive à partir de fin avril, une chaleur atténuée et brève en été, la cédraie d'Ighil-Inguel permet le développement abondant d'espèces fongiques méditerranéennes-montagnardes, dont un grand nombre sont mycorrhiziennes.

Les poussées fongiques se limitent à deux périodes de durée inégale. Le plus grand nombre d'espèces fongiques apparaissent en automne. Au printemps, seules se développent quelques espèces ; en été les sporophores sont totalement absents.

La période printanière s'étend de la fin avril à la mi-juin. Jusque fin mai, les précipitations ne constituent pas le facteur limitant. Le sol est saturé en eau. Les poussées fongiques sont conditionnées par une augmentation des températures fin avril-début mai. De la mi-juin jusqu'à la mi-septembre, une sécheresse sévère s'installe, interdisant toute fructification. Une deuxième poussée beaucoup plus importante débute à la mi-octobre et continue parfois jusqu'aux derniers jours de décembre : c'est la période la plus favorable.

Contrairement à la poussée printanière qui se produit à la fin de la saison froide et humide, la poussée automnale a lieu après une saison chaude et sèche. Elle est donc conditionnée à la fois par l'arrivée des pluies mi-octobre (éventuellement mi-septembre) et une chute des températures. Evidemment, les cycles de fructification peuvent être décalés suivant les conditions climatiques de l'année.

Les conditions optimales de température pour l'apparition et le développement d'un maximum d'espèces fongiques, aussi bien à l'automne qu'au printemps, se situent entre 7,8 et 12,9 °C; les températures minimales journalières ne doivent pas descendre en dessous de 5 °C et les températures maximales ne doivent pas dépasser 16 °C. Le seuil minimal de précipitation est de l'ordre de 30 mm de pluie en moyenne par mois, avec 2 à 4 jours consécutifs supérieurs à 5 mm, en octobre et en juin.

Les observations, bien qu'elles n'aient été effectuées que sur 3 saisons, mettent en évidence l'importance de la pluviométrie et des variations de température sur la fructification des champignons dans un écosystème particulier, et apportent une contribution nouvelle à la connaissance des champignons des cédras.

Remerciements. Nous remercions le Dr. J.J. Guillaumin, de l'Unité de Pathologie végétale et de Mycologie de l'INRA de Clermont-Ferrand, d'avoir bien voulu lire notre manuscrit et l'enrichir de ses remarques et suggestions.

REFERENCES

- ABDESSELAM M., 1995 — Structure et fonctionnement d'un Karst de montagne sous climat méditerranéen : exemple du Djurdjura occidental (Grande Kabylie-Algérie). Doctorat d'Université en Sciences de la Terre, Université de Franche-Comté, 232 p.
- AGERER R., 1985 — Zur Ökologie der Mykorrhizapilze. *Bibliotheca Mycologica* 97: 1-160.
- ALESSLO C.L., 1978 — *Il porcino*. Edagricole, 70 p.
- BERTAULT R., 1964 — Amanites du Maroc. 1^{re} contribution. *Bulletin de la Société Mycologique de France* 80 (3) : 364-384.
- BODDY L., 1983 — The micro-environment of basidiomycete mycelia in temperate deciduous woodland. In Jennings D. H. & Rayner A.D. M (ed.). *The Ecology and Physiology of the Fungal mycelium*, Symposium of the British Mycological Society, held at Bath University 11-15 april 1983, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, Cambridge University Press, pp. 261-289.
- BRUNNER I., BRUNNER F. & LAURSEN G.A., 1992 — Characterization and comparison of macrofungal communities in an *Alnus tenuifolia* and an *Alnus crispa* forest in Alaska. *Canadian Journal of Botany* 70: 1247-1258.
- CHESNEAU A., 1990 — Les champignons mycorrhiziques des conifères de Haute-Savoie. Thèse en Pharmacie, Faculté de Pharmacie de Chatenay-Malabry, Unité de Formation et de Recherche, 133 p.

- CHO D.H. & LEE K.J., 1995 — A relation between climatic factors and matsutake production in 29 sites during a 10 – year period in Korea. *Journal Korean Forestry Society* 84 (3) : 277–285.
- CHU-CHOU M. & GRACE L.J., 1988 — Mycorrhizal fungi of radiata pine in different forests of the New Zealand. *Soi Biological Biochemistry* 20 (6) : 883–886.
- COOKE R. C. & WHIPPS J. M., 1993 — Constraints, limitations and extreme environments. In : Cooke R. C. & Whipps J. M. (ed.), *Ecophysiology of Fungi*. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, Paris, Berlin, Vienna, Blackwell Scientific Publications, chapter 4 : 85–110.
- DELMAS J., 1989 — *Les champignons supérieurs et leur culture. Culture actuelle et potentielle des champignons supérieurs*. La Maison rustique, 969 p.
- DURRIEU G., 1993 — *Ecologie des champignons*. Paris, Masson, 207 p.
- ELLIOTT C. G., 1994 — Development of Basidiomycete fruit bodies, and the role of light in fungal reproduction In : Elliott C. G. (ed.), *Reproduction in fungi. Genetical and physiological aspects*. London, Glasgow, NewYork, Tokyo, Melbourne, Madras, Chapman & Hall, pp. 213–246.
- FAVRE J., 1960 — Catalogue descriptif des champignons supérieurs de la zone du parc national suisse. Edition Druck Lüdin, 61 p.
- GRANETTI B., 1992 — Alcuni aspetti della fructificazione *in vitro* di *Boletus aereus*, *Boletus edulis* e *Boletus reticulatus*. *Annales Facoltà di Agraria* 44 : 1001–1011.
- HEINEMANN P., 1965 — Notes sur les psalliotes (*Agaricus*) du Maroc. *Bulletin de la Société Mycologique de France*, 81 (3) : 372–401.
- JACQUIOT C., 1978 — *Ecologie des champignons forestiers*. Gauthier Villars, 94 p.
- LEBRETON P., 1976 — *Éléments d'écologie et de bioclimatologie végétale*. Département de Biologie Végétale, Lyon I, 133 p.
- MAIRE R., 1914 — La fore mycologique des forêts de cèdres de l'Atlas. *Bulletin de la Société Mycologique de France*. 30 : 199–220.
- MAIRE R., 1927 — Compte-rendu de la session extraordinaire de la Société Mycologique de France, à Alger (novembre 1926). *Bulletin de la Société Mycologique de France* 43 (3-4) : 2–19.
- MAIRE R. & WERNER R. G., 1937 — Fungi Marocani. Catalogue raisonné des champignons connus jusqu'ici au Maroc. *Mémoires de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*, Rabat, Liouville J., 45 : 147 p.
- MALENCON G. & BERTAULT R., 1970 — *Flore des champignons supérieurs du Maroc, tome 1*. Faculté des sciences de Rabat, Maroc, 601 p.
- MALENCON G. & BERTAULT R., 1975 — *Flore des champignons supérieurs du Maroc, tome 2*. Faculté des sciences de Rabat, Maroc, 539 p.
- MANACHERE G., 1978 — Morphogenèse des carpophores des Basidiomycètes supérieurs. *Revue de Mycologie* 42 : 191–252.
- MANACHERE G., 1985 — Sporophore differentiation of higher fungi: a survey of some actual problems. *Physiologie Végétale* 23 (2) : 221–230.
- MAUBLANC A., 1971 — *Champignons du Nord et du Midi*. Texte général, 308 p.
- MEDDOUR R., 1994 — La cédraie de l'Atlas Blidéen (Algérie). Valeur bioclimatique, syntaxonomique et dynamique. *Annale de la Recherche Forestière Maroc* 27 (1) : 105–128.
- M'HIRIT O., 1994 — Le cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) : présentation générale et état des connaissances à travers le réseau Silva Méditerranéa « le Cèdre ». *Annale de la Recherche Forestière Maroc* 27 (1) : 350–361.
- MOSSE B., STRIBLEY D.P. & Le TACON F., 1981 — Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. In : Alexander M. (ed.), *Advances in microbial ecology*. New-York, Cornell Union, Plenum publishing corporation 4 : 137–210.
- MOUSAIN D., 1991 — Ectomycorhization et tolérance des arbres à la sécheresse. In : J. Libbey Eurotext (ed.), *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. Groupe d'Etude de l'Arbre, Paris, pp. 167–174.
- NEZZAR-HOCTNE H., BOUTEVILLE R. J., HALLI-HARGAS R. & CHEVALIER G., 1996 — La macroflore fongique de *Cedrus atlantica* (EndI.) Manetti ex. Carriere. I — Inventaire des espèces d'une cédraie du massif du Djurdjura (Algérie) et

- connaissances actuelles sur les champignons des cédraies. *Cryptogamie-Mycologie* 17 (2): 85-103.
- NEZZAR-HOCINE H., 1997 — Etude de la symbiose mycorhizienne chez *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carriere dans le Djurdjura (Algérie) et mycorhization contrôlée. Thèse de Doctorat. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France (sous presse).
- PALMER J. G., MILLER O.K. & GRUHN C., 1994 — Fruiting of ectomycorrhizal basidiomycetes on unburned and prescribed burned hard-pine/hardwood plots after drought-breaking rainfalls on the Allegheny Montains of southwestern Virginia. *Mycorrhiza* 5: 93-104.
- PARK H., KIM K. & KOO C., 1995 — Effects of climatic condition in september on pine-mushroom (*Tricholoma matsutake*) yield and a method for overcoming the limiting factors in Korea. *Journal Korean of Forestry Society* 84 (4): 479-488.
- POITOU N., MAMOUN M., DUCAMP M., GUINBERTEAU J. & OLIVIER J.M., 1989 — Mycorhization contrôlée et culture expérimentale au champ de *Boletus (Suillus) granulatus* et *Lactarius deliciosus*. *Mushroom Sciences XII* (Part II), Proceedings of the twelfth International Congress on the Sciences and Cultivation of Edible Fungi. Braunschweig - Germany (FRG), 551-564.
- RIOUSSET L. & RIOUSSET G., 1991 — *Champignons de la cédraie du Petit Lubéron*. Session de journée de la F.A.M.M.E., Maillane, août 1991, Bordas, France, 4 p.
- RONDET J., 1990 — Une étude pour le Limousin et l'Auvergne : économie et écologie des cèpes en Creuse. Vers une culture des cèpes? Mémoire de fin d'études, E.N.S.S.A.A. Dijon, E.N.S.A. Toulouse, 146 p.
- TYLER G., 1989 — Edaphical distribution patterns of macrofungal species in deciduous forest of south Sweden. *Acta-Ecologia* 10 (3): 309-326.