

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR
ECOLE DOCTORALE : SCIENCES DE LA VIE, DE LA SANTE ET DE
L'ENVIRONNEMENT

FACULTE : SCIENCES ET TECHNIQUES

Année : 2016-2017

N° d'ordre : 201741



THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Biotechnologies Végétales et Microbiennes et Amélioration des plantes

Présentée par:

M^{lle} Helvyne Christelle Mémarisse MICHAËLLA EBENYE

Titre : Diversité et rôle des champignons ectomycorhiziens dans la régénération naturelle des peuplements monospécifiques à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J. Léonard, dans une forêt tropicale humide au sud-est du Cameroun

Soutenue le 06 Septembre 2017 devant le jury composé de :

Président :	M. Samba Ndao SYLLA, Professeur Titulaire	UCAD
Rapporteur :	M. Laurent LAPLAZE, Directeur de Recherches	IRD
	M. Tahir DIOP, Professeur Titulaire	UCAD
	M. Diégane DIOUF, Professeur Titulaire	UCAD
Examineur :	M. Saliou Fall, Maître de Recherches	ISRA
Directeur de thèse :	M. Ibrahima NDOYE, Professeur Titulaire	UCAD
Co-directeur de thèse :	M. Amadou BÂ, Professeur Titulaire	UA
	M. Marc-André SELOSSE, Professeur Titulaire	MNHN

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR

ECOLE DOCTORALE : SCIENCES DE LA VIE, DE LA SANTE ET DE L'ENVIRONNEMENT

FACULTE : SCIENCES ET TECHNIQUES

THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Biotechnologies Végétales et Microbiennes et Amélioration des plantes

Présentée par M^{lle} Helvyne Christelle Mémarisse MICHAËLLA EBENYE

Titre de la thèse : Diversité et rôle des champignons ectomycorhiziens dans la régénération naturelle des peuplements monospécifiques à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J. Léonard, dans une forêt tropicale humide au sud-est du Cameroun

Soutenue le 06 Septembre 2017 devant le jury composé de :

Président :	M. Samba Ndao SYLLA, Professeur Titulaire	UCAD
Rapporteur :	M. Laurent LAPLAZE, Directeur de Recherches	IRD
	M. Tahir DIOP, Professeur Titulaire	UCAD
	M. Diégane DIOUF, Professeur Titulaire	UCAD
Examineur :	M. Saliou FALL, Maître de Recherches	ISRA
Directeur de thèse :	M. Ibrahima NDOYE, Professeur Titulaire	UCAD
Co-directeur de thèse :	M. Amadou BÂ, Professeur Titulaire	UA
	M. Marc-André SELOSSE, Professeur Titulaire	MNHN

Résumé :

Gilbertiodendron dewevrei est une légumineuse arborescente (Caesalpinioideae) qui forme des peuplements monospécifiques couvrant plusieurs hectares et contrastant avec la forte diversité végétale observée au sein du bassin du Congo. Outre son importance socio-économique et écologique, *G. dewevrei* s'associe à une diversité de champignons ectomycorhiziens (EM) qui constituent un déterminant important de sa régénération et de sa dominance. La connaissance de ses partenaires fongiques permettrait d'envisager une meilleure restauration des forêts dégradées de *G. dewevrei*. Les objectifs de cette thèse étaient (i) d'étudier la diversité des sporophores EM et des ectomycorhizes (ECMs) de différentes catégories d'âge de *G. dewevrei* ; (ii) Vérifier par des méthodes d'écologie moléculaire que les arbres et leurs semis partagent des champignons EM et par conséquent les mêmes réseaux mycorhiziens communs (RMCs); (iii) Evaluer par des méthodes isotopiques d'éventuels transferts de C et N des arbres aux semis *via* les RMCs.

Dans les trois sites étudiés, nous avons détecté beaucoup moins de taxons fongiques EM des sporophores (59 espèces) que des ECMs (au moins 75 taxons fongiques EM) identifiées par séquençage de la région ITS de l'ADNr. Les espèces fongiques EM identifiées des sporophores et des apex racinaires ont été attribuées à 16 lignées phylogénétiques de champignons EM dont 11 dans les basidiomycètes et 5 dans les ascomycètes. Certaines espèces de champignons basidiomycètes appartenant aux lignées /*russula-lactarius-lactifluus* et /*thelephora-tomentella* qui étaient dominantes sur les systèmes racinaires étaient absentes des inventaires de sporophores. Les espèces de champignons basidiomycètes appartenant aux lignées /*boletus*, /*cantharellus* et /*clavulina* dominantes chez les sporophores étaient moins abondantes sur les systèmes racinaires. Ces résultats suggèrent que les sporophores ne sont pas de bons indicateurs de la richesse spécifique souterraine. Les trois catégories d'âge de *G. dewevrei* ont partagé 49 taxons fongiques EM (65,3% de la communauté souterraine) dont 19 ont été les plus abondants (49,9% des apex échantillonnés) et les 30 taxons fongiques restants considérés comme rares (28,1% des apex échantillonnés). Les propriétés du sol n'ont pas impacté la diversité et la structure des communautés EM. Les trois catégories d'âge de *G. dewevrei* ont partagé des communautés fongiques EM appartenant aux cinq familles suivantes : Thelephoraceae, Russulaceae, Sebacinaceae, Boletaceae et Clavulinaceae. Ces communautés fongiques ont formé des réseaux mycorhiziens communs (RMCs) entre les arbres et les semis. Pourtant, aucun transfert de C et N n'a été détecté des arbres vers les semis par la méthode de l'abondance naturelle respectivement en ¹³C et ¹⁵N. Nous avons discuté de la structure similaire et de la différence de composition des communautés fongiques EM entre les trois catégories d'âge de *G. dewevrei* et du rôle potentiel des RMCs reliant les arbres et les semis dans le sous-bois.

Mots clés : Caesalpinioideae, Ectomycorhizes, Sporophores, ITS, Séquençage, Réseau mycorhizien commun, ¹³C, ¹⁵N

Title of thesis: Diversity and role of ectomycorrhizal fungi in natural regeneration of *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard monospecific stands in a tropical rainforest of southeast Cameroon

Abstract

Gilbertiodendron dewevrei is a tree legume (Caesalpinioideae) that forms monospecific stands covering several hectares and contrasting with the high plant diversity observed in the Congo Basin. In addition to its socio-economic and ecological importance, *G. dewevrei* is associated with a variety of ectomycorrhizal (EM) fungi that are an important determinant of its regeneration and dominance. The knowledge of its fungal partners would make it possible to envisage a better restoration of the degraded forests of *G. dewevrei*. The objectives of this thesis were (i) to study the diversity of EM sporophores and ectomycorrhizae (ECMs) of different age categories of *G. dewevrei*; (ii) Verify by molecular ecology methods that trees and their seedlings share EM fungi and therefore the same common mycorrhizal networks (CMNs); (iii) Evaluate by isotopic methods possible C and N transfers from trees to seedlings via CMNs.

At the three studied sites, we detected much less EM fungal taxa from sporocarps (59 species) than from ECM (at least 75 EM fungal taxa) identified by sequencing the rDNA internal Transcribed Spacer (ITS) region. The identified EM fungal species from sporocarps and root tips were then assigned to 16 of the phylogenetic lineages of EM fungi, 11 in basidiomycetes and 5 in ascomycetes. Some *russula-lactarius-lactifluus* and *thelephora-tomentella* species that were dominant on root systems were absent from sporocarps survey, while the *boletus*, *cantharellus* and *clavulina* species dominant on sporocarps were less abundant on root systems. These discrepancies suggest that epigeous sporocarps are not perfected indicators of belowground species richness. Of the 49 shared EM fungal species (65.3% of the total EM communities), 19 were the most abundant on root tips of the three age categories (49.9% of the EM roots) and the 30 remaining fungal species could be considered as rare (28.1% of the EM roots). Soil does not drive EM community diversity and structure. The three age categories of *G. dewevrei* had overlapping EM fungal communities, with species of Thelephoraceae, Russulaceae, Sebacinaceae, Boletaceae and Clavulinaceae, potentially forming a CMN between trees and seedlings. Nevertheless, no evidence for nutrient transfer from trees to seedlings was detected base on isotopic content. We discuss the similar structure and difference of composition of EM fungal community among the three size classes and the possible role of CMN linking trees and seedlings in understorey.

Key words: Caesalpinioideae, Ectomycorrhizae, Sporocarps, ITS, Sequencing, common mycorrhizal network, ¹³C, ¹⁵N

Dédicace

A Daniela et tous ceux qui m'ont soutenu

REMERCIEMENTS

Je remercie Pr. Samba Ndao SYLLA, responsable de la formation doctorale Biotechnologies Végétales et Microbiennes et Amélioration des Plantes, ainsi que Pr. Abdoulaye SAMB, Directeur de l'Ecole Doctorale des Sciences de la Vie, de l'Environnement et de la Santé (ED-SEV) d'avoir permis mon inscription à cette formation doctorale. Je remercie également tous les enseignants de cette formation doctorale pour tous les précieux enseignements dispensés.

Je remercie Dr. Mame Samba MBAYE, chef de département de Biologie Végétale de la FST-UCAD pour avoir autorisé mon inscription en thèse. Je remercie aussi les enseignants de la FST-UCAD et plus particulièrement du département de Biologie Végétale pour m'avoir fourni les bases scientifiques qui m'ont permis de me lancer dans des travaux de recherche.

Je remercie infiniment mes directeurs de thèse, Pr. Ibrahima NDOYE, Pr. Amadou BÂ et Pr. Marc-André SELOSSE, pour la confiance et la sympathie qu'ils m'ont témoignées, pour la patience et la compréhension dont ils ont fait preuve, pour les conseils et les discussions scientifiques, pour le soutien moral et les mots d'encouragements. Je ne vous remercierai jamais assez.

Un grand merci encore au Pr. Samba Ndao SYLLA d'avoir bien voulu présider le jury de thèse et pour ses nombreux conseils et encouragements.

Je remercie Pr. Diégane DIOUF, Directeur du Laboratoire Commun de Microbiologie IRD/ISRA/UCAD, d'avoir accepté d'être rapporteur, et aussi pour son soutien et ses mots d'encouragements.

Je remercie Pr. Tahir DIOP et Dr. Laurent LAPLAZE d'avoir accepté d'être rapporteurs, et pour leur soutien et leurs encouragements.

Je remercie Dr. Saliou FALL d'avoir accepté d'être examinateur et pour son soutien et ses encouragements.

Je remercie infiniment Pr. Nérée ONGUENE AWANA et Dr. Abdala G. DIEDHIOU, d'avoir participé à l'encadrement de ma thèse, pour les conseils et les discussions scientifiques, pour le soutien moral et les mots d'encouragements. Un grand merci à Adrien TAUDIERE et à Omar SADIO pour leur aide précieuse et leurs conseils lors des analyses statistiques.

Je remercie Pr. Anne Mieke VERBEKEN et Dr. André DE KESEL pour leur aide précieuse dans l'identification des champignons récoltés.

Je remercie les chercheurs du LCM: Dr. Ramatoulaye MBAYE, Dr. Tatiana WADE, Dr. Adama DIOUF, Dr. Dioumacor FALL, Dr. Mansour THIAO, Dr. Sergio SVISTOONOFF, Dr. Nathalie DIAGNE, Dr. Fatou NDOYE, Dr. Niokhor BAKHOUM, Dr. Abdoulaye SOUMARE, Dr. Godar SENE, Dr. Amadou DIENG, Dr. Ibou DIOP pour les discussions et les conseils.

Je remercie l'ensemble du personnel du LCM : Mathieu FAYE, Francis do REGO, Paul TENDENG, Marie Claire DASYLVA, Halima NDIAYE. Un grand merci à Cheikh NDIAYE, Ousseynou GUEYE et Maïmouna CISSOKHO pour leur appui technique. Je n'oublie pas les aînés qui ont pris leur retraite : Omar TOURE, Jean BAKHOUM, Anne Marthe KONTE, merci pour

vosre sympathie et vos conseils bien avisés. Merci tonton François KOUADJO pour ta bonne humeur et ta disponibilité.

Je remercie l'ensemble des étudiants en Master et doctorat que j'ai connu au LCM durant ma thèse, pour leur amitié et tous les bons moments partagés ensemble : Fatoumata FALL, Seynabou SENE, Fatou DIOUF, Nogaye NANG, Christine OUATTARA, Issa DIEDHIOU Mariama NGOM, Herman PRODJINOTO, Babacar THIOYE, ARLETTE ZAIYA, Arona SONKO, Saly DIATTA, Pape DJIGHALY, Adama NDOUR, Souleymane KONE, Yves TCHIECHOUA, Khoudia CISSE, Aida NDIAYE, Mame Ndella DIOUF, Babacar FAYE, Mansour, Aïchatou DJIBO, Ablaye FOFANA, Alassane BALDE, Mbaye WADE, Charmila M. ANOIR, Awa NGUERE, Cheikh MBODJ. J'ai une pensée particulière pour toi, Fatou Kiné MBAYE, que ton âme repose en paix.

Je remercie l'ensemble des chercheurs et du personnel de l'Institut de Recherche Agronomique pour le Développement (IRAD), ainsi que tous les membres du Laboratoire de Microbiologie des Sols (LMS) pour leur accueil chaleureux et pour leur soutien logistique durant mon séjour à l'IRAD de Nkolbisson.

Je remercie la représentation de l'IRD au Cameroun pour son appui logistique durant nos missions sur le terrain. Je remercie le Dr. Vincent DROISSART. Merci à tonton Emmanuel de nous avoir fait profiter de son expérience des routes du Sud-est Cameroun.

Je remercie tous les membres du CEFÉ-CNRS qui m'ont apporté soutien moral, conseils et appui technique durant tout mon séjour au sein de l'équipe d'interaction biotique : Dr. Marie-Pierre DUBOIS, Séverine BIGNON, Dr. Franck RICHARD, Mathieu SAUVE, Dr. Alexandre GEOFFROY, Guillaume GARY, Céline, Roula, Véro, Marjorie, Adeline, les secrétaires et tous ceux dont je n'ai pas cité les noms.

Je remercie les étudiants en Master et doctorat que j'ai eu la joie de côtoyer au CEFÉ : Elisa TASCHEN, Hélène VOGT, Eric PEREIRA, Oula SHAHIN, Eloise de TREDERN, Marie VASSE, Cécile, Francisco. Merci beaucoup de votre soutien, des échanges scientifiques et culturels, des soirées de détente.

Je remercie l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) qui m'a accordé trois années de bourse avec mobilité. Votre aide a permis l'aboutissement de ce travail.

Je remercie Dr. Didier BOGUSZ pour son aide et son appui.

Je remercie Mme Manuelle RIVAL pour son accompagnement, son aide, son soutien moral. Vous êtes un modèle de force et de courage. Merci d'avoir été présente pour ma fille et moi. Une grande pensée à M. Alain RIVAL, Jeanne et ses deux frères. Merci encore.

Je remercie Daniel et Agnès CLESSE, La famille DIKONGUE, pour leur accueil chaleureux, pour leur patience, leur soutien moral, pour toute l'aide qu'ils m'ont tous apporté.

Je remercie la famille MOUTOME, Crystel KINGUE, la famille ETONGO, la famille BEBEY KINGUE, Marlène MBONDI, Yanis, Keyla, Mme Olive DUPRES, tata Jessi, Dada, la famille MEYO pour toute l'affection qu'ils m'ont tous témoigné et pour tout le soutien qu'ils m'ont apporté.

Je remercie les familles MOUSSONGUI, NJONGO et KOTTE pour leur soutien moral, leur aide, leurs prières et leurs mots d'encouragements.

Je remercie mon époux pour son soutien, sa patience et ses encouragements. Merci d'avoir cru en moi.

Je remercie mes parents pour tous les sacrifices consentis pour mon éducation, pour leur confiance, pour leurs prières et tous les soins qu'ils m'ont apportés. Je vous aime très fort.

Je remercie toutes les personnes que j'ai rencontrées ces dernières années, qui m'ont aidé, encouragé, soutenu moralement et dont j'ignore les noms.

Enfin, je remercie Dieu tout Puissant de m'avoir ouvert les portes difficiles d'accès, de m'avoir montré le chemin à prendre et surtout d'avoir fait de moi ce que je suis. Eternel, que ta volonté soit toujours faite dans ma vie. Amen.

LISTE DES ABBREVIATIONS

ADN : Acide désoxyribonucléique

ADNr : ADN ribosomique

AFLP : Polymorphisme de longueur des fragments amplifiés

AIA : Acide indole 3-acétique

ARNr : Acide ribonucléique ribosomique

BAM : Bactéries auxiliaires à la mycorhization

C : Carbone

cm : centimètre

EM : Ectomycorhizien(ne)

ECM : Ectomycorhizes

FAO : Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture

g : gramme

i.e. : c'est à dire

IGS : Intergenic Spacer

ITS : Internal Transcribed Spacer

m : mètre

MA : Mycorhize Arbusculaire

N,P,K : Azote, Phosphore, Magnésium

pb : Paire de bases

PCR : Polymerase Chain Reaction

Pi : Phosphate inorganique

RAPD : Amplification aléatoire d'ADN polymorphe.

RMC : Réseau mycorhizien commun

RFLP : Polymorphisme de longueur des fragments de restriction

Zn, Cu : Zinc, Cuivre

% : pourcentage

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Schéma d'une coupe transversale montrant les principaux types d'associations symbiotiques entre des champignons du sol et des racines de végétaux.....	6
Figure 2 : Cycle de vie de champignon appartenant à l'ordre des Agaricales.....	10
Figure 3 : Région ITS (ITS1, 5.8S et ITS2) de l'ADNr nucléaire et les sites d'appariement des amorces.....	16
Figure 4 : Interactions entre les plantes, les champignons mycorhiziens et les bactéries auxiliaires dans la rhizosphère.....	25
Figure 5 : Distribution des arbres à ECMs en Afrique tropicale.....	27
Figure 6 : <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> au sud-est du Cameroun.....	34
Figure 7 : Localisation des sites d'étude dans le sud-est du Cameroun.....	43
Figure 8 : Distribution des lignées fongiques EM des sporophores à chaque site.....	49
Figure 9 : Sporophores récoltés sous <i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	50
Figure 10 : Distribution des taxons fongiques EM trouvés parmi les sporophores dans les trois sites.....	52
Figure 11 : Courbes d'accumulation des taxons fongiques EM identifiés sur les apex racinaires et les sporophores à tous les sites.....	53
Figure 12 : Photos de quelques morphotypes EM identifiés sur les racines de <i>G. dewevrei</i> dans trois sites au sud-est Cameroun.....	54
Figure 13 : Distribution des lignées fongiques EM sur l'ensemble des apex racinaires traités à chaque site (a) et sur les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres à tous les sites (b).....	55
Figure 14 : Distribution des taxons fongiques EM sur les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres de <i>G. dewevrei</i> à tous les sites.....	56
Figure 15 : Distribution des taxons fongiques EM sur les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres de <i>G. dewevrei</i> au site 1 (a), site 2 (b) et site 3 (c).....	57
Figure 16 : Diagramme de Venn montrant le nombre d'OTUs partagés par les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres de <i>G. dewevrei</i> et les sporophores.....	60
Figure 17 : Courbes d'accumulation des taxons fongiques EM identifiés sur les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres (a) et parmi les sporophores (b) à chaque site.....	61
Figure 18 : Ordination non-métrique multidimensionnelle (NMDS) de la communauté fongique EM	62
Figure 19 : Courbes d'accumulation des taxons fongiques EM identifiés sur les apex racinaires des semis, des arbres intermédiaires et des grands arbres à tous les sites.....	65
Figure 20 : Courbe d'accumulation des OTUs partagés par les trois catégories d'âge (semis, arbres intermédiaires et grands arbres).....	65
Figure 21 : Echantillonnage des feuilles d'un grand arbre (a) et de sporophores au pied d'un semis de <i>G. dewevrei</i> (b).....	73
Figure 22 : Valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$, $\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$ et du C/N dans les sites S1 (a, d et g), S2 (b, e et h) et S3 (c, f et i).....	76
Figure 23 : Valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$, $\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$ et du C/N dans les trois sites poolés	77

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Comparaison des différents types de mycorhizes observées chez les végétaux.....	7
Tableau 2 : Principaux genres de champignons EM et (ou) ectendomycorhiziens.....	12
Tableau 3 : Fréquence des espèces d'arbres, d'arbustes, d'herbacées et de lianes à ECM natives d'Afrique tropicale.....	28
Tableau 4 : Diversité des sporophores associés aux arbres natifs d'Afrique de l'Ouest (Burkina Faso, Guinée et Sénégal).....	31
Tableau 5 : Liste des espèces de sporophores EM putatifs dans les forêts humides du Sud Cameroun.....	32
Tableau 6 : Sporophores récoltés sous <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> en République Démocratique du Congo.....	37
Tableau 7 : Nombre moyen d'individus de 3 catégories d'âge de <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> , et leur diamètre moyen à hauteur de poitrine.....	44
Tableau 8 : Propriétés physiques et chimiques des sols des trois sites étudiés.....	48
Tableau 9 : Nombre d'apex racinaires EM échantillonnés et de taxons fongiques EM (OTUs) obtenus, pourcentage de colonisation d'apex racinaires EM, richesse spécifique et indices de diversité des semis (S), arbres intermédiaires (I) et des grands arbres (G) de <i>G. dewevrei</i> dans une forêt humide tropical au sud-est du Cameroun.....	51
Tableau 10 : Taxons fongiques ectomycorhiziens identifiés au niveau des sporophores et des ECMs des trois catégories d'âge de <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> dans les trois sites localisés dans une forêt humide au sud-est du Cameroun.....	87
Tableau 11 : Morphotypes EM récoltés sur les racines de semis (S), d'arbres intermédiaires (AI) et de grands arbres (GA) de <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> au sud-est du Cameroun dans trois sites (S1, S2 et S3) situés au sud-est du Cameroun.....	95
Tableau 12 : Effet du site, de la catégorie d'âge de <i>G. dewevrei</i> et de leurs interactions sur la distribution des OTUs EM	63
Tableau 13 : Effet des propriétés physiques et chimiques du sol sur la composition des communautés fongiques EM des apex racinaires des trois catégories d'âge de <i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	63

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE.....	1
1. Problématique de la thèse.....	1
2. Objectifs et présentation de la thèse.....	3
CHAPITRE 1 : REVUE BIBLIOGRAPHIQUE.....	5
1. La symbiose mycorhizienne.....	5
1.1. Les différents types d'associations mycorhiziennes.....	5
1.2. Les mycorhizes à arbuscules.....	8
1.3. Les ectomycorhizes.....	8
2. La symbiose ectomycorhizienne.....	9
2.1. Cycle de vie des champignons ectomycorhiziens.....	9
2.2. Diversité des champignons EM et des ECMs.....	10
2.2.1. Caractérisation morpho-anatomique.....	14
2.2.2. Caractérisation moléculaire.....	14
2.3. Spécificité d'hôtes.....	16
2.4. Importance des RMCs.....	18
2.5. Etablissement et fonctionnement.....	19
2.5.1. Etablissement.....	19
2.5.2. Fonctionnement.....	20
2.5.2.1. Approches écophysiologiques.....	20
2.5.2.2. Approches biochimiques.....	21
2.5.2.3. Approches isotopiques.....	22
2.6. La mycorhization contrôlée.....	23
2.7. Interaction entre champignons ectomycorhiziens et les bactéries du sol.....	24
3. La symbiose ectomycorhizienne en Afrique tropicale.....	26
3.1. Distribution des arbres EM dans les forêts tropicales africaines.....	26
3.2. Diversité des champignons EM dans les forêts tropicales africaines	29
4. Quelques indications sur <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> (de Wild.) J. Léonard.....	33
4.1. Taxonomie de <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> (de Wild.) J. Léonard.....	33
4.2. Caractéristiques botaniques.....	34
4.3. Distribution géographique	35
4.4. Importance écologique.....	35
4.5. Importance socio-économique.....	35

4.6. Les sporophores récoltés sous <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> en Afrique centrale	36
---	----

CHAPITRE 2 : DIVERSITE DES CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS ASSOCIES A *GILBERTIODENDRON DEWEVREI* (DE WILD.) J. LEONARD DANS UNE FORET TROPICALE HUMIDE AU SUD-EST DU CAMEROUN.....40

1. Introduction.....	40
2. Matériel et méthodes.....	42
2.1 Sites d'étude et plan d'échantillonnage.....	42
2.2 Analyse physico-chimique des sols.....	44
2.3 Stratégie d'échantillonnage et de morphotypage des ECMs.....	44
2.4 Echantillonnage et identification des sporophores.....	45
2.5 Extraction de l'ADN et séquençage de la région ITS.....	45
2.6 Analyses statistiques.....	46
3. Résultats.....	47
3.1. Propriétés physiques et chimiques des sols.....	47
3.2. Identification des sporophores.....	48
3.3. Identification morphologique et moléculaire des ECMs.....	53
3.4. Distribution EM parmi les sites étudiés.....	60
3.5. Composition EM des grands arbres, des arbres intermédiaires et des semis.....	64
4. Discussion.....	66
4.1. Une diversité limitée des lignées fongiques mais grande pour les OTUs.....	66
4.2. Une différence entre les communautés fongiques des ECMs et des sporophores.....	67
4.3. Une structure similaire mais une différence de composition des communautés fongiques EM parmi les trois catégories d'âge.....	69
5. Conclusion.....	70

CHAPITRE 3 : EVALUATION DES TRANSFERTS DE CARBONE ET D'AZOTE DES ARBRES VERS LES SEMIS DE *GILBERTIODENDRON DEWEVREI* PAR DES METHODES ISOTOPIQUES.....71

1. Introduction.....	71
2. Matériel et méthodes.....	73
2.1. Echantillonnage du matériel végétal	73
2.2. Analyse isotopique du ¹³ C et du ¹⁵ N de des échantillons récoltés.....	74
2.3. Analyse statistiques.....	74
3. Résultats.....	74

3.1. Abondances naturelles en ^{13}C et ^{15}N et rapport C/N des feuilles, des champignons et des graines.....	74
4. Discussion.....	77
5. Conclusion.....	79
CHAPITRE 4 : DISCUSSION GENERALE, CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....	80
1. Discussion générale.....	80
1.1. Les communautés fongiques EM de <i>G. dewevrei</i> sont fortement diversifiées	81
1.2. Les trois catégories d'âge de <i>G. dewevrei</i> partagent des RMCs.....	83
1.3. Pas de transfert évident de C et N des arbres vers les semis.....	83
2. Conclusion générale et perspectives.....	84
ANNEXES.....	86
Tableau 10 : Taxons fongiques ectomycorhiziens identifiés au niveau des sporophores et des ECMs des trois catégories d'âge de <i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	87
Tableau 11 : Morphotypes EM récoltés sur les racines de semis (S), d'arbres intermédiaires (AI) et de grands arbres (GA) de <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> au sud-est du Cameroun.....	95
Résumé de l'article publié dans <i>Biotropica</i>	125
Texte de présentation de l'article dans <i>Biotropica</i> sélectionné dans le blog de l'éditeur à paraître dans le numéro 49(2).....	126
Chapitres d'ouvrage.....	128
Liste des communications.....	168
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	171

INTRODUCTION GENERALE

1. Problématique de la thèse

Les scénarios de l'IPCC (« Intergovernmental Panel on Climate Change ») sur les changements globaux d'origine climatique et anthropique à l'horizon 2100 prédisent une diminution annuelle moyenne de la pluviométrie et une augmentation concomitante de la fréquence des périodes de sécheresse en Afrique de l'Ouest et du Centre. Parallèlement, la pression anthropique sur le couvert végétal continue de s'accroître car les populations sont tributaires des produits forestiers pour leur survie. De plus, les prélèvements forestiers ne sont pas toujours compensés par la régénération naturelle et les plantations forestières. La forte pression démographique entraîne donc une dégradation du couvert forestier, d'où une réduction des ressources en bois d'œuvre et en produits non-ligneux, ainsi qu'une perte importante de la biodiversité des espèces d'arbres et des microorganismes associés. En 5 ans (2000-2005), la couverture forestière d'Afrique a été amputée de 4 millions d'ha à cause de la déforestation qui touche en particulier les forêts denses humides d'Afrique de l'Ouest et du Centre (FAO, 2009).

La forêt du bassin du Congo en Afrique centrale est la deuxième étendue de forêt humide la plus vaste après le bassin de l'Amazonie. Elle concerne onze pays d'Afrique centrale dont le Cameroun, sur une superficie d'environ 241 millions d'ha. Le Bassin du Congo est un massif forestier remarquable pour la grande diversité de ses écosystèmes, de sa flore et de sa faune. Il abrite une biodiversité exceptionnelle avec plus de 20000 espèces de plantes dont 8000 seraient endémiques. Les forêts du bassin du Congo jouent un rôle important dans la régulation du climat et dans la séquestration du CO₂ (0,6% tonnes de C/ha/an), responsable du réchauffement. Cependant, les activités humaines (ex. surexploitation du bois, exploitations minières, agriculture itinérante), qui s'y développent, dégradent environ un million d'ha chaque année. Il en résulte une diminution de la biodiversité avec des conséquences sociales et économiques affectant le mode de vie et les moyens de survie des populations. La COMIFAC (Commission des Forêts d'Afrique Centrale), qui regroupe onze pays d'Afrique centrale, a lancé des programmes de gestion durable des ressources forestières en attribuant de façon plus transparente les concessions forestières et minières tout en instaurant des normes d'exploitation durables permettant la régénération de la forêt.

Dans le contexte général évoqué ci-dessus, les forêts denses humides d'Afrique de l'Ouest et du Centre constituent des objets suscitant un très grand intérêt lié à : (i) l'importance qualitative et quantitative de ces forêts dans les équilibres biogéochimiques planétaires (régulation du climat, séquestration du CO₂), (ii) l'importance des produits ligneux et non ligneux (p.ex. bois d'œuvre,

fourrage, fruit, champignon comestible) fournis par la grande diversité des arbres dont certains sont associés à une richesse et une diversité de champignons ectomycorhiziens (EM) (parfois comestibles) tout à fait remarquables (Buyck et al., 1996 ; Rivière et al., 2007). Cette association mutualiste entre les racines des arbres et les champignons du sol est à l'origine d'un organe mixte appelé ectomycorhize (ECM) grâce auquel la plante fournit du C aux champignons et reçoit en retour des nutriments du sol. (iii) la particularité des arbres à ECMs de former des peuplements monospécifiques ou de se regrouper en communauté de plusieurs espèces différentes et d'abriter une importante régénération naturelle (Hart, 1995 ; Torti et Coley, 1999; Newbery et al., 2000 ; Torti et al., 2001 ; Onguene et Kuyper, 2001). Les forêts à dominance d'une espèce d'arbre à ECMs ou qui regroupent des arbres à ECMs vivant en communauté, pauvres en diversité, ne sont pas conformes à l'image que l'on se fait des forêts tropicales caractérisées par une grande diversité floristique. Leur origine et évolution restent encore mal connues. Toutefois, les ECMs pourraient jouer un rôle important dans la régénération et la structuration des peuplements d'arbres à ECMs en Afrique tropicale (Torti et al., 2001 ; Diédhiou et al., 2010a).

Dans les forêts denses humides très diversifiées du bassin du Congo, on trouve des peuplements d'arbres à ECMs ou regroupés en communauté pouvant atteindre une dizaine d'espèces différentes (Torti et al., 2001 ; Onguene et Kuyper, 2001). La forêt à dominance de *Gilbertiodendron dewevrei*, espèce à ECM, est un cas remarquable de peuplements presque purs, occupant de grandes surfaces notamment dans le district congolais du Dja au Cameroun (Aubréville, 1950, 1957 ; Letouzey, 1985 ; Peh et al., 2011). La dominance de *G. dewevrei* dans les forêts humides varie en taille, atteignant parfois plusieurs centaines d'ha où l'espèce domine la canopée à plus de 70% (Hart, 1995). Les forêts à *G. dewevrei* sont entourées de plusieurs types de forêts mixtes comportant des espèces d'arbres et de grands arbustes à MA. *G. dewevrei*, communément appelé Ekobem au Cameroun, est un arbre qui peut atteindre 30 à 40 m de hauteur. Il a un tempérament d'essences d'ombre, produisant des graines lourdes, ne pouvant se régénérer que dans la pénombre des forêts denses et humides. *G. dewevrei* constitue à lui seul des forêts de très grande surface dans la région congolaise centrale et qui s'étend dans l'Est du Gabon et dans le Sud-Est du Cameroun sur de grandes distances en suivant les vallées (Aubréville, 1957). Les déterminants de la monospécificité des peuplements à *G. dewevrei* sont encore peu connus (Hart, 1995 ; Gross et al., 2000). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer la monospécificité des peuplements purs à *G. dewevrei*. Les cimes de cet arbre sont densément feuillues et le couvert est sombre. La régénération, en dépit de la faible luminosité, est plus abondante que les rejets de souches. L'environnement de sous-bois (ex. faible luminosité, litière foliaire épaisse, carence des sols en azote et phosphore minéral) limiterait la concurrence des espèces végétales héliophiles et exigeantes en nutriments (Torti et al., 2001). *G. dewevrei*

possèdent aussi des graines lourdes (4-5 cm de diamètre, 18-26 g en poids sec) qui, du fait de leurs réserves, s'enracineraient plus facilement à travers la litière épaisse (5-13 cm) que les arbres à petites graines. De plus, en période de fructification intense, la production massive des graines lourdes couvre les besoins des prédateurs tout en maintenant une abondante régénération (Blake et Faye, 1997; Hart, 1995; Henkel, 2003). On peut concevoir, en effet, que *G. dewevrei*, à graines lourdes, à régénération abondante, peu exigeante en nutriments, se développant dans des sous-bois sombres, puissent s'établir et limiter la concurrence des essences héliophiles. Dans la pénombre du sous-bois, les jeunes plants de *G. dewevrei* sont colonisés par des champignons EM (Torti et al., 1999). Elles se nourriraient d'abord de leurs cotylédons. Une fois ces derniers épuisés de leurs réserves, les plantules deviendraient alors tributaires des nutriments du sol donc des ECMs pour leur croissance. Pour s'alimenter en nutriments, les plantules, grâce aux ECMs, pourraient avoir accès aussi bien aux formes d'N, de C et de P organiques que minérales (Courty et al., 2005). On peut donc émettre l'hypothèse que les jeunes plants de *G. dewevrei*, pour avoir accès aux nutriments du sol et au carbone dans la pénombre des forêts, se connecteraient aux réseaux mycorhiziens communs (RMCs) des arbres.

2. Objectifs et présentation de la thèse

Cette thèse a pour but d'étudier la diversité des champignons EM et des ECMs, et de déterminer leur rôle dans la régénération et la structuration de peuplements monospécifiques à *G. dewevrei* dans une forêt humide situé au sud-est du Cameroun. Cette thèse comporte trois objectifs :

- (i) Étudier la diversité des champignons EM et des ECMs des arbres et leurs semis ;
- (ii) Vérifier par des méthodes d'écologie moléculaire que les arbres et leurs semis partagent, en partie au moins les mêmes RMCs, voire identifier des partenaires spécifiques des plantules ;
- (iii) Quantifier par des méthodes isotopiques d'éventuels transferts de C et N des arbres aux semis via les RMCs.

Le plan de présentation de cette thèse est organisé en quatre chapitres:

Le chapitre 1 est une synthèse bibliographique qui présente l'état des connaissances sur la diversité et le fonctionnement des ECMs en particulier dans les forêts tropicales.

Le chapitre 2 traite de la diversité des champignons EM et des ECMs associés aux grands arbres, aux arbres intermédiaires et aux semis de l'espèce *G. dewevrei* dans une forêt tropicale humide au sud-est du Cameroun.

Le chapitre 3 étudie les transferts de carbone et d'azote des grands arbres vers les semis de *G. dewevrei* par des mesures d'abondance naturelle des isotopes ^{13}C et ^{15}N .

Le chapitre 4 comporte une discussion générale, une conclusion générale et des perspectives.

Les chapitres 2 et 3 ont fait l'objet de deux chapitres d'ouvrage et d'une publication acceptée dans la revue *Biotropica*.

CHAPITRE 1 : REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

1. LA SYMBIOSE MYCORHIZIENNE

La symbiose mycorhizienne est l'association entre un champignon du sol et la racine fine d'une plante, à l'origine d'un nouvel organe nommé mycorhize, lieu des échanges entre les deux partenaires. Elle constitue la symbiose végétale la plus répandue dans les écosystèmes terrestres (Fortin et al., 2008 ; Smith et Read, 2008). On estime à 86% le nombre de plantes terrestres formant des mycorhizes (Brundrett, 2009). Les espèces de quelques familles de plantes en sont quelques fois dépourvues, à l'exemple des Crucifères et des Chénopodiacées. La symbiose mycorhizienne est un phénomène fondamental et universel chez les plantes vasculaires et les bryophytes, qui existe depuis plus de 450 millions d'années (Fortin et al., 2008).

1.1. Les différents types d'associations mycorhiziennes

Il existe sept types de symbioses mycorhiziennes classés selon leur écologie, leur morphologie et leur structure : les mycorhizes à arbuscules (MAs), les ectomycorhizes (ECMs), les mycorhizes arbutoïdes, les mycorhizes monotropoïdes, les mycorhizes éricoïdes, les mycorhizes orchidoïdes et les ectendomycorhizes (Figure 1 ; Tableau 1). De par leur intérêt agronomique et écologique, les MAs et ECMs sont les plus importants dans les écosystèmes terrestres.



Sporophore

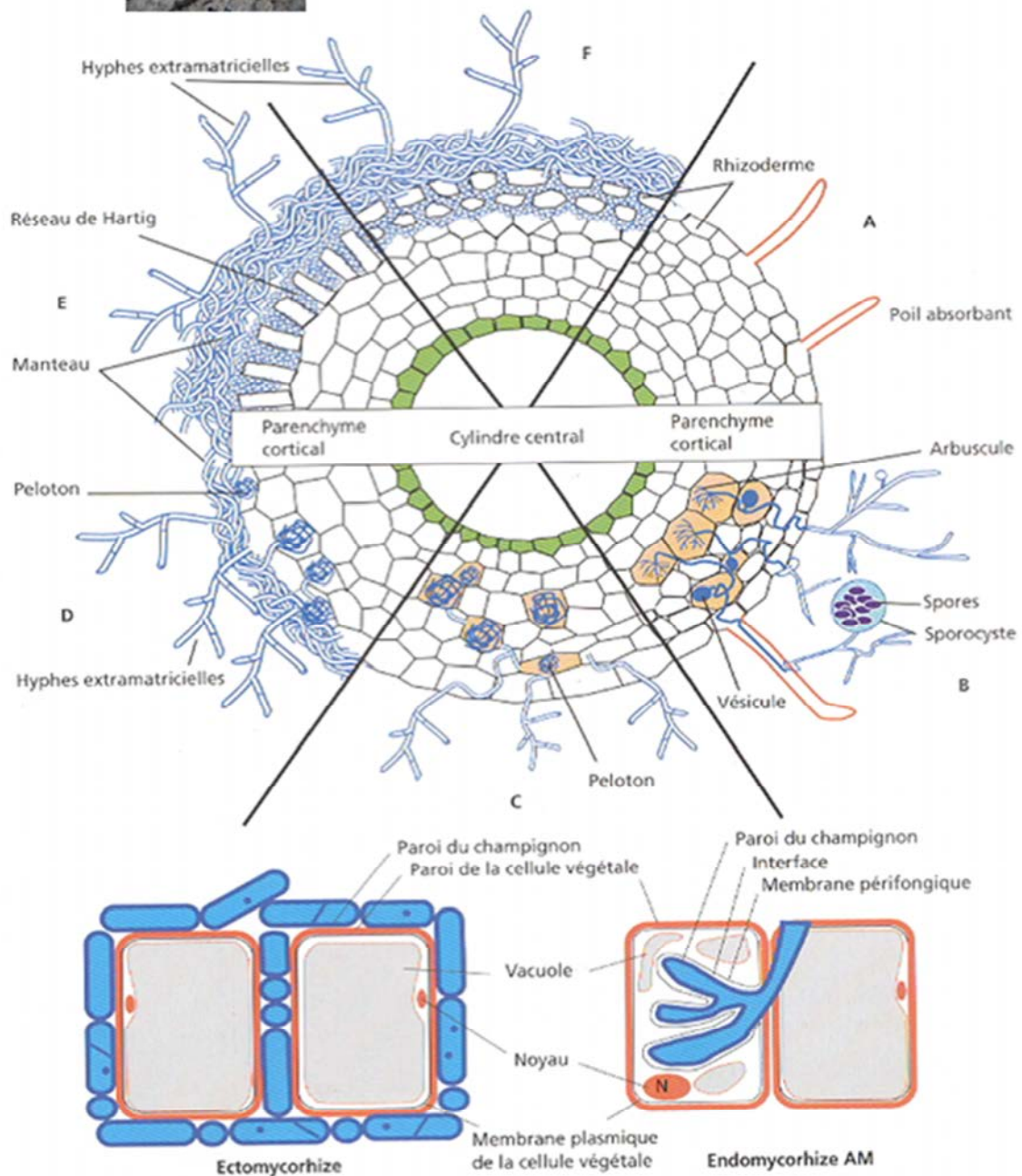


Figure 1 : Schéma d'une coupe transversale montrant les principaux types d'associations symbiotiques entre des champignons du sol et des racines de végétaux ; (A) racine sans mycorhize, (B) endomycorhizes à vésicules et à arbuscules, (C) endomycorhizes à pelotons, (D) ectendomycorhizes, (E) ECM chez les angiospermes, (F) ECM chez les gymnospermes (Source : Duhoux et Nicole, 2004).

Tableau 1 : Comparaison des différents types de mycorhizes observées chez les végétaux ; MA = Mycorhizes à arbuscules ; ⁽²⁾ ECM = Ectomycorhizes ; Myc. = Mycorhizes ; - = absent ; + = présent ; [§] = rare ; * = les Orchidaceae ne sont pas chlorophylliennes au stade juvénile ; plusieurs Orchidaceae sont chlorophylliennes au stade adulte ; Gloméro. = Gloméromycète ; Basidio. = Basidiomycète ; Asco. = Ascomycète ; Bryo. = Bryophyte ; Ptérido. = Ptéridophyte ; Gymno. = Gymnosperme ; Angio. = Angiosperme ; Erica. = Ericaceae ; Monotropa. = Monotropaceae ; Orchida. = Orchidaceae (Source : Smith et Read, 2008).

	MA ⁽¹⁾	ECM ⁽²⁾	Ectendomycorhizes	Myc. arbutoides	Myc. monotropoides	Myc. éricoïdes	Myc. orchidoïdes
Champignon							
Hyphes							
avec cloison	-	+	+	+	+	+	+
sans cloison	+	-	-	-	-	-	-
Arbuscules	+	-	-	-	-	-	-
Pelotons	-	-	+	+	+	+	+
Manteau	-	+	+ ou -	+ ou -	+	-	-
Réseau de Hartig	-	+	+	+	+	-	-
Taxon	Gloméro.	Basidio./Asco. (Gloméro.) [§]	Basidio./Asco.	Basidio.	Basidio.	Asco.	Basidio.
Plante-hôte							
Taxon	Bryo./Ptérido. Gymno./Angio	Gymno./Angio.	Gymno./Angio.	Erica.	Monotropa.	Erica./Bryo.	Orchida.
Chlorophylle	+ (-) [§]	+	+	+	-	+	- *

1.2. Les mycorhizes à arbuscules

Les MAs sont les plus primitives (450 millions d'année) et les plus répandues dans les écosystèmes naturels ou cultivés (Tedersoo et al., 2010a). En zone tropicale humide, les MAs dominent en général les forêts secondaires et un grand nombre de forêts primaires (Janos, 1980, 1996). Les filaments mycéliens du champignon pénètrent les cellules du cortex racinaire en traversant la paroi des cellules et en repoussant le plasmalemme (Figure 1). Les hyphes intracellulaires peuvent se dilater en vésicules à rôle de réserve ou se ramifier en arbuscules à rôle d'échanges (Smith et Read, 2008). Les hyphes extra-racinaires assurent l'exploration du sol et augmentent ainsi le volume de sol accessible à la plante dans la recherche des nutriments. Les champignons mycorhiziens à arbuscules sont des symbiotes obligatoires qui ne peuvent se développer sans la plante hôte. Les champignons impliqués sont des Gloméromycètes et les plantes hôtes appartiennent à tous les taxons végétaux (ex. arbres, arbustes, plantes agricoles).

1.3. Les ectomycorhizes

Les ECMs constituent le groupe de mycorhizes le plus rencontré après les MAs. Les espèces de plantes qui forment des ECMs sont majoritairement des angiospermes (Taylor et Alexander 2005; Tedersoo et al. 2010a). Ces espèces sont essentiellement des arbres appartenant aux familles et sous-famille des Betulaceae, Cesalpiniaceae, Dipterocarpaceae, Fagaceae, Myrtaceae, Papilionaceae, Polygonaceae, Pinaceae, Casuarinaceae, Cistaceae, Fabaceae, Ericaceae, Sarcolaenaceae, Phyllanthaceae, Tiliaceae, Sapindaceae, etc, bien qu'il existe quelques, herbacées et lianes qui possèdent aussi des ECMs (Selosse et al. 2006; Bâ et al. 2011). La majorité des arbres à ECMs, en particulier les Ericaceae, possèdent aussi des MAs et/ou plus rarement des ectendomycorhizes avec une dominance des MAs sur les jeunes plants et des ECMs sur les arbres adultes (Read, 1997; Egerton-Warburton et Allen, 2001;). Le nombre d'espèces de plantes et de champignons impliqués dans cette association est habituellement estimé respectivement à 6000 et 20000-25000 (Rinaldi et al., 2008 ; Tedersoo et al., 2010a). Les ECMs sont observées dans la plupart des régions tempérées et boréales et dans une moindre mesure dans les forêts tropicales et subtropicales (Verbeken et Buyck, 2001 ; Wang et Qiu, 2006 ; Smith et Read, 2008 ; Peay et al., 2010 ; Diédhiou et al., 2010a ; Bâ et al., 2012). Elles sont apparues plus récemment (50 millions d'années) que les mycorhizes à arbuscules.

2. LA SYMBIOSE ECTOMYCORHIZIENNE

La formation des ECMs entraîne des modifications importantes de la racine: disparition des poils absorbants, multiplication des racines latérales, allongement des cellules du cortex et formation d'un manteau d'hyphes, appelé « manteau fongique », visible à l'œil nu, entourant les racines nourricières (Martin et al., 2001; Marmeisse et al., 2004). Sur la face interne du manteau, les filaments s'insèrent entre les cellules du cortex racinaire pour former le réseau de Hartig au niveau duquel s'effectuent les échanges entre les deux partenaires (Smith et Read, 2008). Sur la face externe du manteau, les hyphes explorent un grand volume de sol pour mobiliser des nutriments pour la plante hôte (Figure 1). De ce manteau partent des hyphes qui s'insèrent entre les cellules corticales de la racine, sans jamais traverser la paroi, pour former le réseau de Hartig. Ce réseau qui peut se limiter à l'épiderme chez les feuillus ou s'étendre jusqu'à l'endoderme chez les résineux (Voiry, 1981), constitue le lieu d'échanges bidirectionnels entre les deux partenaires de la symbiose. Vers l'extérieur, des hyphes partent du manteau fongique et explorent un grand volume de sol allant au-delà de la rhizosphère, formant ainsi un réseau extra-matriciel. Ce dernier détermine la mycorrhizosphère et est relié aux fructifications des ECMs ou sporophores qui peuvent être épigés ou hypogés sous le houppier des plantes hôtes (Bâ et al., 2011). Cette symbiose implique des champignons appartenant principalement aux Ascomycètes et Basidiomycètes (Rinaldi et al., 2008). Parmi les Ascomycètes, on trouve par exemple des Truffes, comestibles et à forte valeur ajoutée, et l'espèce *Cenococcum geophilum* très répandue dans les écosystèmes forestiers. Parmi les Basidiomycètes, des Russules, Lactaires, Amanites, Bolets, Chanterelles, Sclerodermes sont les plus communément rencontrés et certains sont comestibles (Russules, Lactaires, Bolets, Chanterelles).

2.1. Cycle de vie des champignons ectomycorhiziens

Le cycle de vie des champignons EM varie selon le groupe de champignons étudiés. Nous prendrons comme exemple le cycle typique d'un champignon du groupe des Agaricales appartenant au phylum des Basidiomycètes (Figure 2). Le cycle de vie commence par la germination d'une spore en un mycélium primaire (haploïde) qui va se développer et coloniser le milieu au cours de sa croissance végétative. Lorsqu'un mycélium primaire rencontre un autre avec lequel il est sexuellement compatible, les deux vont s'associer et fusionner leur cytoplasme (plasmogamie) pour former un mycélium secondaire à 2 noyaux haploïdes. Ce dernier peut se maintenir au stade dicaryotique pendant très longtemps. Le mycélium secondaire formera ensuite un primordium qui

évoluera en un sporophore. À son tour, le sporophore produira des cellules fertiles appelées basides dont les 2 noyaux haploïdes vont fusionner (caryogamie) pour donner une baside à un noyau diploïde. Après la caryogamie, le noyau de la baside va subir la méiose et former 4 basidiospores haploïdes. Les basidiospores, qui vont être disséminé par le vent, germeront dans des conditions de milieu propices pour former un mycélium primaire, et le cycle recommence.

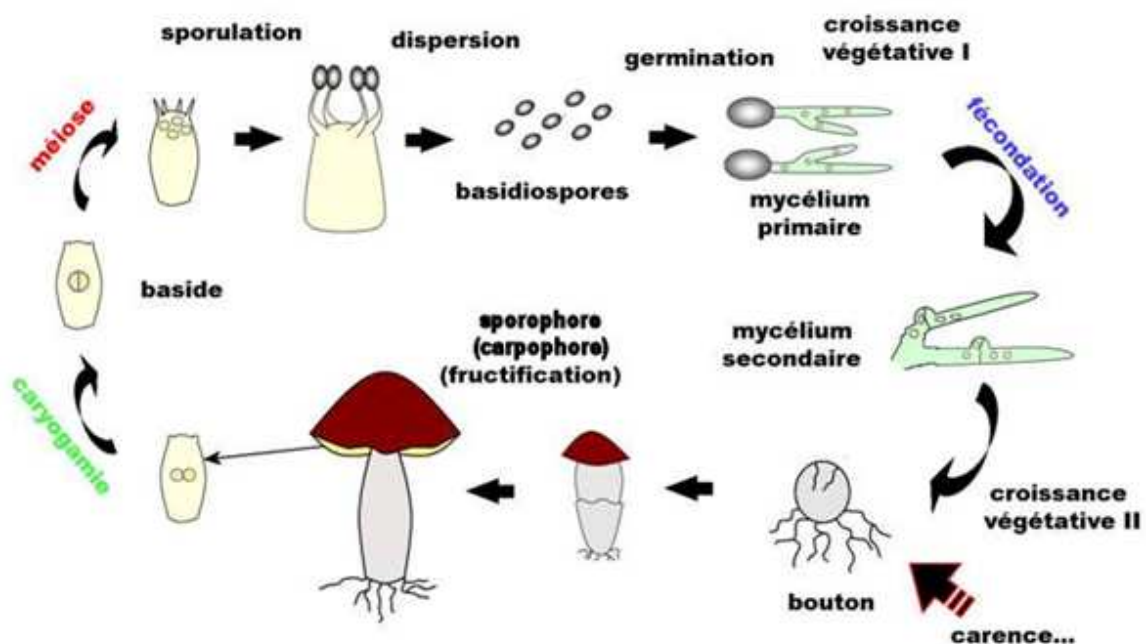


Figure 2 : Cycle de vie de champignon appartenant à l'ordre des Agaricales.

(Source : http://cgdc3.igmors.u-psud.fr/microbiologie/partie1/chap3_07_basidiomycota.htm; le 20 octobre 2014).

2.2. Diversité des champignons EM et des ECMs

Il existe une grande diversité de champignons EM et d'ECMs impliquant majoritairement des Basidiomycètes et Ascomycètes. La diversité des champignons EM (Tableau 2) est estimée entre 20 000 et 25 000 espèces (Rinaldi et al., 2008 ; Tedersoo et al., 2010a, Bâ et al., 2011) et 343 genres sur la base d'études morphologiques, moléculaires et isotopiques (Rinaldi et al., 2008). Les ECM apparaissent sur la plupart des arbres des forêts tempérées et boréales, et aussi sur de large étendues forestières tropicales et subtropicales (Rinaldi et al., 2008). Les ECMs ont été décrites sur un nombre varié d'arbres EM et certaines sont facilement reconnaissables à l'observation. C'est le cas des

ECMs noires du genre *Cenococcum* très présentes en région tempérée, des ECMs blanches de *Scleroderma bermudense* spécifique à *Coccoloba uvifera* au Sénégal (Séne et al., 2015), des ECMs jaunes vifs de *Austrogautiera* sp. sur *Uapaca guineensis* (Thoen et Bâ, 1989), des ECMs jaunes de *Scleroderma sinnamariense* sur *Gnetum* spp. (Bechem et Alexander 2009) ou encore des ECMs jaunâtres à surface laineuse de Sebacinales BM03M3 sur *Pakaraimaea dipterocarpacea* ssp. *nitida* (Moyersoen, 2012). Certaines études ont suggéré que les forêts tropicales arborent une diversité fongique EM limitée comparativement aux forêts tempérées et boréales (Tedersoo et Nara, 2010). Il existe en effet une diversité EM à l'échelle mondiale qui diminue des régions tempérées vers les régions tropicales (Tedersoo et al., 2010a). Cette idée ne semble pas être liée par le faible nombre d'espèces d'arbres à ECMs dans les régions tropicales. Elle pourrait être due à une colonisation secondaire des régions tropicales par les champignons EM ou à une plus faible diversité des sols qui limiterait la diversification fongique EM (Tedersoo et al., 2010a). Malgré tout, de nombreux travaux en régions tropicales ont révélé une diversité fongique relativement élevée au niveau des ECMs et des sporophores, généralement dominée par des espèces appartenant aux Russulaceae, Boletaceae, Thelephoraceae, Clavulinaceae, Amanitaceae, Cantharellaceae et Sclerodermataceae (Rivière et al 2007 ; Diédhiou et al., 2010a ; Peay et al., 2010 ; Smith et al., 2011 ; Tedersoo et al., 2011 ; Henkel et al., 2012 ; Smith et al., 2013 ; Henry et al., 2015). Toutefois, l'abondance et la diversité de ces champignons peuvent varier d'une région à l'autre. C'est le cas de la lignée fongique /clavulina qui a été la plus diversifiée (21 OTUs) et abondante au Guyana (Smith et al., 2011) comparé aux 6 espèces documentées sur le continent européen (Olariaga et al., 2009). C'est aussi le cas des espèces de Sclerodermataceae très présentes en Afrique de l'Ouest (Rivière et al 2007 ; Diédhiou et al., 2010a).

Tableau 2 Principaux genres de champignons EM et (ou) ectendomycorhiziens

Classes/Familles	Genres	Habitats
Ascomycète		
Ascobolaceae	<i>Sphaerosoma</i>	H
Balsamiaceae	<i>Balsamia</i> , <i>Picoa</i>	H
Elaphomycetaceae	<i>Cenococcum</i> , <i>Elaphomyces</i>	H
Geneaceae	<i>Genea</i> , <i>Geneaba</i>	H
Geoglossaceae	<i>Geoglossum</i> , <i>Leotia</i> , <i>Trichoglossum</i>	E
Helvellaceae	<i>Gyromitra</i> , <i>Helvella</i>	E
	<i>Barssia</i> , <i>Fischerula</i> , <i>Gymnohydnotrya</i> , <i>Hydnotrya</i> , <i>Mycoclelandia</i>	H
Pezizaceae	<i>Aleuria</i> , <i>Peziza</i> , <i>Phillipsia</i> , <i>Pulvinia</i> , <i>Sarcosphaera</i>	E
	<i>Amylascus</i> , <i>Hydnotryopsis</i> , <i>Muciturbo</i> , <i>Pachyphloeus</i> , <i>Mycoclelandia</i>	H
Pyronemataceae	<i>Geopora</i> , <i>Humaria</i> , <i>Jafneadelphus</i> , <i>Lamprospora</i> , <i>Sphaerosporella</i> , <i>Trichophaea</i> , <i>Wilcoxina</i>	E
	<i>Choiromyces</i> , <i>Dingleya</i> , <i>Elderia</i> , <i>Geopora</i> , <i>Hydnobolites</i> , <i>Hydnocystis</i> , <i>Labyrinthomyces</i> , <i>Paurocotyis</i> , <i>Reddellomyces</i> , <i>Sphaerozone</i> , <i>Stephensia</i>	H
Sarcoscyphaceae	<i>Plectania</i> , <i>Pseudoplectania</i> , <i>Sarcocypha</i>	E
Terfeziaceae	<i>Choiromyces</i> , <i>Terfezia</i>	H
Tuberaceae	<i>Mukagomyces</i> , <i>Paradoxa</i> , <i>Tuber</i>	H
Basidiomycète		
Amanitaceae	<i>Amanita</i> , <i>Limacella</i> , <i>Torrendia</i>	E
Astraeaceae	<i>Astraeus</i>	E
	<i>Pyrenogaster</i> , <i>Radiigera</i>	H
Boletaceae	<i>Austroboletus</i> , <i>Boletellus</i> , <i>Boletochaete</i> , <i>Boletus</i> , <i>Buchwaldoboletus</i> , <i>Chalciporus</i> , <i>Gyrodon</i> , <i>Gyroporus</i> , <i>Heimiella</i> , <i>Leccinum</i> , <i>Phebopus</i> , <i>Phylloporus</i> , <i>Pulveroboletus</i> , <i>Rubinoboletus</i> , <i>Suillus</i> , <i>Typopilus</i> , <i>Xanthoconium</i> , <i>Xerocomus</i>	E
	<i>Alpova</i> , <i>Boughera</i> , <i>Chamonixia</i> , <i>Gastroboletus</i> , <i>Rhizopogon</i> , <i>Royoungia</i> , <i>Truncollumella</i>	H
Cantharellaceae	<i>Cantharellus</i> , <i>Craterellus</i>	E
Chondrogastraceae	<i>Chondrogaster</i>	H
Clavariaceae	<i>Aphelaria</i> , <i>Clavaria</i> , <i>Clavariadelphus</i> , <i>Clavicornia</i> , <i>Clavulina</i> , <i>Clavulinopsis</i> , <i>Ramaria</i> , <i>Ramariopsis</i>	E
Corticiaceae	<i>Amphinema</i> , <i>Byssocorticium</i> , <i>Byssosporia</i> , <i>Piloderma</i>	E
Cortinariaceae	<i>Astrosporina</i> , <i>Cortinarius</i> , <i>Cuphocybe</i> , <i>Dermocybe</i> , <i>Descolea</i> , <i>Hebeloma</i> , <i>Inocybe</i> , <i>Leucocortinarius</i> , <i>Rozites</i> , <i>Stephanopus</i>	E
	<i>Cortinarius</i> , <i>Cortinomyces</i> , <i>Descomyces</i> , <i>Destunzia</i> , <i>Hymenogaster</i> , <i>Quadrisona</i> , <i>Setchelliogaster</i> , <i>Thaxterogaster</i> , <i>Timgrovea</i>	H

Tableau 2 (suite)

Classes/Familles	Genres	Habitats
Cribbiaceae	<i>Cribbea, Mycolevis</i>	H
Elasmomycetaceae	<i>Elasmomyces, Gymnomyces, Martellia, Zelleromyces</i>	H
Entolomataceae	<i>Clitopilus, Entoloma, Leptonia, Rhodocybe</i>	E
Gelopellidaceae	<i>Gelopellis</i>	H
Gomphaceae	<i>Gomphus</i>	E
Gomphidiaceae	<i>Chroogomphus, Cystogomphus, Gomphidius</i>	E
Hydnaceae	<i>Bankera, Dentinum, Hydriellum, Hydnum, Phellodon</i>	E
Hygrophoraceae	<i>Bertrandia, Camarophyllus, Gliophorus, Humidicutis, Hygrocybe, Hygrophorus</i>	E
Hysterangiaceae	<i>Hysterangium, Pseudohysterangium, Trappea</i>	H
Leucogasteraceae	<i>Leucogaster, Leucophleps</i>	H
Lycoperdaceae	<i>Lycoperdon</i>	E
Melanogastraceae	<i>Melanogaster</i>	H
Mesophelliaceae	<i>Castoreum, Diploderma, Gummiglobus, Malajczukia, Mesophellia, Nothocastoreum</i>	H
Octavianinaceae	<i>Octavianina, Sclerogaster</i>	H
Paxillaceae	<i>Paxillus</i>	E
Pisolithaceae	<i>Pisolithus</i>	E
Polyporaceae	<i>Albatrellus</i>	E
Russulaceae	<i>Lactarius, Russula</i>	E
	<i>Archangiella, Cystangium, Macowanites</i>	H
Sclerodermataceae	<i>Scleroderma, Horakiella</i>	H
Sebacineae	<i>Sebacina</i>	E
Sedeculaceae	<i>Sedecula</i>	H
Stephanosporaceae	<i>Stephanospora</i>	H
Strobilomycetaceae	<i>Strobilomyces</i>	E
	<i>Austrogautiera, Chamonixia, Gautiera, Wakefieldia</i>	H
Thelephoraceae	<i>Boletopsis, Thelephora, Tomentella</i>	E
Tricholomataceae	<i>Cantharellula, Catathelasma, Clitocybe, Cystoderma, Laccaria, Lepista, Leucopaxillus, Tricholoma, Tricholomopsis</i>	E
	<i>Gigasperma, Hydangium, Podohydangium</i>	H
Gloméromycète		
Endogonaceae	<i>Endogone, Sclerogone</i>	H

Cette liste de familles et genres n'est pas exhaustive ; chaque genre de champignons possède au moins une espèce à ECMs et (ou) à ectoendomycorhizes ; H = hypogé ; E = épigé. (Source Bâ et al., 2011).

2.2.1. Caractérisation morpho-anatomique

L'inventaire des ECMs permet aussi d'accéder à la composition des communautés fongiques (Agerer, 1995). De nombreux auteurs ont proposés des clés d'identification des ECMs (Dominik, 1961, 1969 ; Voiry, 1981 ; Agerer, 1987 - 2012) qui se sont avérées parfois insuffisantes pour identifier des champignons à partir d'ECMs, sauf dans le cas du genre *Cenococcum* ou celles de l'espèce *Tuber albidum* dont les ECMs typiques sont facilement reconnaissables (Agerer, 1987 - 2012 ; Garbaye, 1990). La caractérisation morpho-anatomique des ECMs est basée sur des critères macroscopiques et microscopiques (ex. : la couleur, la texture et la structure du manteau fongique, la profondeur du réseau de Hartig, la structure des hyphes, etc.). Elle aboutit à la classification des ECMs en morphotypes ou anatomotypes (Agerer, 2001). Toutefois, les critères morpho-anatomiques souvent peu stables ne permettent pas toujours d'identifier le partenaire fongique au niveau spécifique. En effet, en fonction de l'âge de la plante hôte ou de l'environnement, la couleur du manteau fongique peut changer (Thoen et Bâ, 1989 ; Garbaye, 1990 ; Wurzbürger et al., 2001). De même, il peut arriver que des champignons différents forment des ECMs morphologiquement semblables. Il demeure difficile de relier des sporophores aux ECMs. De ce fait, pour relier sporophores et ECMs, on a recours à des outils moléculaires pour avoir une image complète des communautés EM (Gardes et Bruns, 1996 ; Rivière et al., 2007 ; Diédhiou et al. 2010).

2.2.2. Caractérisation moléculaire

Différentes techniques de biologie moléculaire basées sur l'analyse de l'ADNr, ont été développées ces dernières années pour étudier la diversité génétique des communautés de champignons EM, identifier la composante fongique des ECMs et suivre la persistance des souches fongiques introduites en pépinières et en plantations (Selosse et al., 1999 ; Diédhiou et al., 2004 ; Rivière et al., 2007 ; Diédhiou et al., 2010a ; Tedersoo et al., 2011 ; Henry et al., 2015 ; Séné et al., 2015). La technique PCR (pour « Polymerase Chain Reaction » ou Réaction en Chaîne par Polymérase) est utilisée pour amplifier différentes parties du génome avec pour cibles l'ADN total, l'ADNr nucléaire ou l'ADNr mitochondrial.

L'ADN total est analysé par des techniques comme la RFLP (pour « Random Fragment Length Polymorphism » ou Polymorphisme de longueur des Fragments de Restriction) (Richard et al., 2005), l'AFLP (pour « Amplified Fragment-Length Polymorphism » ou Polymorphisme Amplifié de Longueur des Fragments) (Redecker et al., 2001), la RAPD (pour « Random Amplified

Polymorphic DNA » ou Amplification Aléatoire d'ADN Polymorphe) (Selosse et al., 1998) et les microsatellites pour accéder au polymorphisme de larges portions d'ADN (Séne, 2015).

L'ADNr mitochondrial comprend des entités qui sont représentées en plusieurs copies indépendantes du génome nucléaire et qui sont utilisées pour étudier sur la structuration des communautés de champignons. Le gène de la grande sous-unité de l'ADNr mitochondrial (ou « mtLSU rDNA ») en particulier le fragment d'environ 450 pb (paires de bases) amplifié par les amorces ML5/ML6, est souvent utilisé en phylogénie des champignons EM (Bruns et al., 1998 ; Stendell et al., 1999 ; Rivière et al., 2007). Bien que cette région soit peu évolutive au niveau de l'espèce, elle permet néanmoins de différencier sans ambiguïté les familles voire les genres (ex. *Russula*, *Amanita*, *Cantharellus*, *Thelephora*, *Tricholoma*). De plus, il existe des centaines de séquences de cette région, référencées dans des bases de données internationales (ex. Genbank).

L'ADNr nucléaire existe en plusieurs copies (50 à 100 copies par cellule) et se trouve donc déjà « préamplifié » dans les extraits d'ADN. Il comprend des régions codantes pour les ARNr (18S, 5.8S, 28S et 5S) relativement bien conservées au niveau spécifique et des espaceurs intergéniques, soit transcrits (ITS pour « Internal Transcribed Spacer »), soit non transcrits (IGS pour « Intergenic Spacer »), moins conservés évolutivement. L'espaceur transcrit ITS (ITS1 et ITS2) conjointement amplifié avec le gène 5.8S, est un bon marqueur spécifique, mais très rarement au sein de l'espèce. L'espaceur ITS, d'environ 600 à 900 pb, peut être amplifié par des amorces universelles (ITS1/ITS4), spécifiques aux champignons (ex. ITS1-F/ITS4 ; F pour Fungal) ou spécifiques aux Basidiomycètes (ex. ITS1-F/ITS4-B ; F pour Fungal et B pour Basidiomycète) (Figure 3) (Diédhiou et al., 2010a, Smith et al., 2011 ; Henry et al., 2015 ; Séne et al., 2015). L'amplification de l'ITS est souvent couplée à l'étude du polymorphisme de longueur des fragments de restriction (RFLP) et son utilisation en identification repose sur le séquençage nucléotidique. Il existe une importante base de données (ex. Genbank, UNITE) sur les séquences des ITS des champignons. La plupart des études d'écologie et de taxonomie moléculaires sur les champignons EM sont basées sur l'analyse des régions ITS ou ML5/ML6 (Rivière et al., 2007 ; Tedersoo et al., 2011 ; Diédhiou et al., 2010a). La région codante 28S est également utilisée, en association avec l'ITS pour des études de communautés de champignons EM (Tedersoo et al., 2006). L'utilisation de régions standardisées d'ADN pour identifier des taxons de champignons, de plantes ou d'animaux, est désormais définie sous la terminologie anglo-saxonne de « DNA barcoding » (Valentini et al., 2008). La région ITS est

maintenant largement utilisée comme « code-barre » génétique pour caractériser la diversité des champignons (Buscot et al., 2000 ; Seifert, 2008).

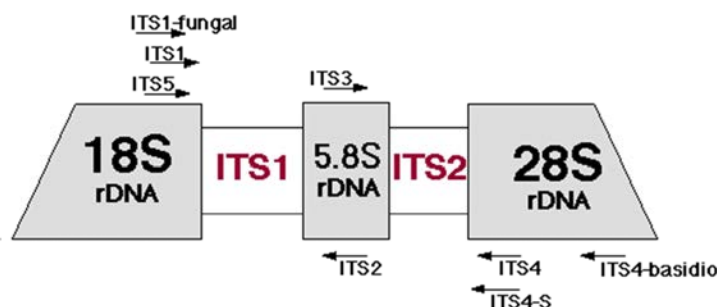


Figure 3 : Région ITS (ITS1, 5.8S et ITS2) de l'ADNr nucléaire et les sites d'appariement des amorces. (Source : <http://nature.berkeley.edu/brunslab/picts/results/its-map.GIF>, le 13 Novembre 2014).

Il est également possible d'explorer par le pyroséquençage la diversité des champignons EM à partir d'échantillons de sol ou d'ECMs (Buée et al., 2009 ; Tedersoo et al., 2010b). Cette technique, rapide, sans clonage, avec lecture directe des séquences, permet de révéler une diversité insoupçonnée de champignons dans des échantillons de sol (Buée et al., 2009). Toutefois, elle donne des résultats comparables avec la méthode classique de séquençage (méthode de Sanger) sur des échantillons d'ECMs (Tedersoo et al., 2010b).

2.3. Spécificité d'hôtes

Au sein des communautés EM, les champignons tout comme les plantes sont soit généralistes (s'associent à différents hôtes), soit spécifiques (s'associent à un ou quelques hôtes très proches). Bruns et al., (2002) dans une étude de la spécificité d'hôte dans les communautés EM, définissent une espèce spécifique comme une espèce qui s'associe avec une gamme d'hôtes phylogénétiquement très proches, puis utilisent le mot hôte soit pour les plantes dans le cas d'un champignon spécifique, soit pour les champignons dans le cas d'une plante spécifique. Un avantage commun à la spécificité des plantes et des champignons est qu'elle permet une meilleure adaptation de l'espèce spécifique à la physiologie de l'hôte et par conséquent une meilleure capacité compétitive sur l'hôte ou un meilleur accès aux ressources de l'hôte (Bruns et al., 2002).

La grande majorité des plantes EM s'associe avec un grand nombre de champignons de parenté éloignée (Borowicz et Juliano, 1991 ; Molina et al., 1992). Bien que l'association généraliste soit le modèle d'association le plus commun chez les plantes EM, on rencontre toutefois des exceptions liées à la spécificité d'hôtes au sein des plantes photosynthétiques et non-photosynthétiques. La spécificité d'hôtes chez les plantes photosynthétiques est un phénomène très peu répandu, voire même rare. Il existe néanmoins des cas exceptionnels comme par exemple ceux des espèces d'*Alnus* (Molina et al., 1992) dont la spécificité n'est pas phylogénétique car ils s'associent à plusieurs champignons de lignées distantes, et de *Pisonia grandis* qui semble s'associer qu'avec les espèces de Thelephoraceae (Chambers et al., 1998). La spécificité d'hôtes chez les plantes non-photosynthétiques semble plutôt être la règle. Ces plantes, pour survivre, obtiennent tout leur carbone fixé des champignons EM déjà associés à d'autres plantes photosynthétiques. On les qualifie de plantes « épiparasites » ou « tricheurs mycorhiziens » (Björkman, 1960). Les études menées jusqu'ici sur les épiparasites ont révélé que ces derniers présentent une spécificité exceptionnelle envers des groupes réduits de champignons très proches (Cullings et al., 1996 ; Taylor et Bruns, 1997 ; Bidartondo et Bruns, 2002 ; Bidartondo et al., 2002). La famille des Monotropacées comporte des membres qui semblent tous avoir des associations spécifiques avec des champignons EM (Bidartondo et Bruns, 2001). Par exemple, *Pterospora andromedea* et *Sarcodes sanguinea* tous deux spécifiques à quelques espèces du genre *Rhizopogon*, et *Monotropa uniflora* restreint aux espèces de Russulaceae. Certaines orchidées non-photosynthétiques sont également spécifiques envers leurs hôtes, à l'exemple de *Corallorhiza maculata* et *Cephalanthera austinae* exclusivement associés respectivement aux Russulaceae et Thelephoraceae. Des expériences *in vitro* ont montré que les graines des plantes épiparasites sont en état de dormance jusqu'à ce que leur germination soit stimulée par l'hôte spécifique au moyen de signaux chimiques qu'il émet. Ainsi l'épiparasite devient spécifique en dépensant moins d'énergie lors de la phase d'établissement. C'est le cas de *Pterospora andromedea* et *Sarcodes sanguinea* (Brunns et Read, 2000) ou de *Corallorhiza trifida* (McKendrick et al., 2000).

Il est bien connu qu'il existe différents niveaux de spécificité chez les champignons EM (Borowicz et Juliano, 1991 ; Molina et al., 1992). Certains champignons montrent une spécificité très étroite vis-à-vis de leurs hôtes, c'est le cas de *Suillus pungens* qui fructifie dans la nature exclusivement avec *Pinus muricata* et *Pinus radiata* (Gardes et Bruns, 1996). *Lactarius deliciosus*, *Lactarius deterrimus* et *Lactarius salmonicolor* sont respectivement spécifiques de *Pinus sylvestris*,

Pinus abies et *Abies alba* (Giollant et al., 1993) et *Coltricia cinnamomea* et *Austrogautiera* sp. sont spécifiques du genre *Uapaca* (Bâ et Thoen, 1990). La spécificité de la composante fongique des ECMs serait liée également par la reconnaissance des signaux chimiques émis par les racines de l'hôte. Cette reconnaissance se traduirait par la stimulation de la germination des propagules fongiques en dormance. Chez quelques espèces de *Suillus*, la germination des spores est en effet stimulée par l'acide abiétique exsudé au niveau des racines de pin. Comme avantage à la spécificité fongique, le champignon accumulerait plus de photosynthétats ce qui lui permettrait de fructifier abondamment comme c'est le cas chez *S. pungens* (Gardes et Bruns, 1996). Dans ces conditions, la plante hôte transférerait indirectement moins de C aux plantes compétitrices (Molina et al., 1992) ou parasites et par conséquent réduirait l'« épiparasitisme facultatif ».

2.4. Importance des RMCs

En général, les champignons EM ont un large spectre d'hôtes et peuvent coloniser plusieurs espèces d'arbres (Diédhiou et al., 2010a). Par exemple, dans une hêtraie, on peut trouver jusqu'à 150 espèces de champignons EM. Les champignons établissent un RMC liant les racines de la même espèce ou d'espèces différentes (He et al., 2004, Selosse et al., 2006). Des transferts de minéraux du sol et de photosynthétats sont alors possibles entre arbres et jeunes plantes par le biais des RMCs (Simard et al., 1997 ; He et al., 2004). En situation de stress hydrique, les arbres-mères redistribuent l'eau aux jeunes plantes par le biais des RMCs (Warren et al., 2008). Des jeunes plantes, liées aux arbres-mères de la même espèce ou d'espèces différentes par des RMCs, peuvent améliorer leur croissance et leur survie (Newbery et al., 2000 ; Onguene et Kuyper, 2002 ; McGuire, 2007).

Les RMCs constituent aussi une source d'inoculum pour la régénération naturelle par semis ou rejets de souches (Onguene et Kuyper, 2002 ; Diédhiou et al., 2010a). Connell et Lowman (1989) ont suggéré que la prédominance des Dipterocarpaceae dans les forêts humides d'Asie du Sud-Est serait liée à la capacité de leurs semis à former des ECM par le biais des RMCs préétablis des arbres-mères. La présence ou l'absence d'ECM sur les jeunes plantes dépend de la distance à l'arbre-mère. Ainsi, des jeunes plantes qui poussent en dehors de la rhizosphère des arbres-mères ont des taux de mycorhization et de survie très faibles, alors que des jeunes plantes sous le houppier ont des taux de mycorhization et de survie élevés. À l'évidence, les RMCs influencent fortement la régénération naturelle et la survie des jeunes plantes dans les écosystèmes forestiers (Booth, 2004 ; McGuire, 2007).

2.5. Établissement et fonctionnement

Les champignons EM constituent une composante importante des micro-organismes mutualistes de la rhizosphère. D'une manière générale, les champignons EM, à travers les ECMs, assurent une bonne alimentation de leurs plantes hôtes en eau, en macro-éléments (ex : N, P, K) et en oligo-éléments (ex : Zn, Cu) ; (Bâ et al. 2011). Au-delà de ce rôle trophique, les champignons EM améliorent également la résistance des plantes aux pathogènes grâce à la production d'antibiotiques à l'exemple de la pisolithine A et de la pisolithine B, à rôle antifongique, produites par *Pisolithus tinctorius* (Tsantrizos et al. 1991). Les champignons EM interviennent également dans l'amélioration de la qualité du sol à travers la restauration du couvert végétal dans les écosystèmes dégradés ou par la phytoremédiation des métaux lourds des sols pollués. Les champignons EM peuvent agir sur les communautés microbiennes du sol grâce à leurs exsudats. Il a été rapporté que le tréhalose produit par les champignons EM à partir du carbone fixé *via* l'ECM, est responsable de la sélection des communautés bactériennes spécifiques dans la mycorrhizosphère des racines d'arbres en pépinières et en plantations (Frey et al., 1997 ; Izumi et al., 2006 ; Uroz et al., 2007).

2.5.1. Etablissement

La formation de l'ECM se traduit par des modifications profondes qui touchent les deux partenaires symbiotiques. Les modifications morphologiques, anatomiques et physiologiques s'opérant au niveau de la racine impliquent des événements tels que la formation du manteau fongique due à l'agrégation des hyphes, la disparition des poils absorbants, la multiplication des racines latérales, l'allongement radial ces cellules épidermiques et la réorganisation du métabolisme des deux partenaires (Tagu et al., 2001 ; Duplessis et al., 2002). En se référant de la symbiose rhizobienne, la différenciation de l'ECM commencerait par l'émission des signaux de reconnaissance perçus par les récepteurs membranaires respectifs des deux partenaires. Il s'engagerait alors un dialogue moléculaire, contrôlé génétiquement par chacun des deux partenaires. Pendant la différenciation de l'ECM, certains gènes seraient activés et d'autres réprimés, de même que certaines substances métaboliques synthétisées et d'autres inhibées. Ditengou et Lapeyrie (2000) ont montré que l'hypaphorine synthétisée et accumulée dans les hyphes de *Pisolithus tinctorius* inhibe la croissance des poils absorbants au niveau des racines d'*Eucalyptus globulus*. Dans l'interaction symbiotique *Laccaria bicolor/Populus trichocarpa*, la formation du réseau de Hartig est régulée par la protéine fongique LbMiSSP7 dont l'expression est induite par deux flavonoïdes d'origine végétale (rutine et quercétine). La protéine fongique LbMiSSP7 interagit ensuite avec la protéine végétale

PtJAZ6 lors de la mise en place du réseau de Hartig (Garcia et al., 2015). Après son établissement, l'ECM fonctionnelle assure la nutrition hydrominérale de la plante hôte.

2.5.2. Fonctionnement

2.5.2.1. Approches écophysiologiques

L'ECM permet au champignon symbiotique de fournir à la plante hôte de l'eau et les éléments minéraux (ex. : N, P, K, Cu, Zn) dont elle a besoin. En retour, le champignon est fourni en photosynthétats (C) nécessaires à son métabolisme.

L'apport en eau des plantes *via* le réseau EM fait intervenir des structures fongiques telles que les hyphes, les cordons mycéliens, les rhizomorphes qui augmentent la surface de contact entre le sol et le système racinaire (Smith et Read, 2008). Au niveau du manteau fongique par contre, en absence d'éléments conducteurs, l'eau emprunte le symplasme et parfois l'apoplasme pour atteindre le cytoplasme des cellules racinaires (Leake et al., 2004). En améliorant l'alimentation hydrique de la plante, l'ECM lui confère ainsi une meilleure résistance à la salinité et à la sécheresse (Bandou et al., 2006).

Dans la nature, 95% de l'azote est sous forme organique. Or les végétaux ne peuvent utiliser que l'azote inorganique ou minéral (NH_4^+ , NO_3^-). L'azote inorganique est un facteur limitant dans la plupart des écosystèmes forestiers à cause de la faible minéralisation de l'azote de la litière (Read, 1991). De plus la nitrification étant lente, les ions ammonium (NH_4^+) peu mobiles sont la source d'azote inorganique dominante (Keeney, 1980). Grâce à ses activités protéases, l'ECM peut améliorer l'apport d'azote de la plante hôte en facilitant l'accès aux sources d'azote organique comme l'humus (Read et al., 1989). Les ECMs mobilisent plus efficacement le NH_4^+ que le NO_3^- (Rygielwicz et al., 1984) *via* la croissance extensive du mycélium dans le sol.

Comme pour l'azote, le phosphate inorganique (Pi) ou orthophosphate (PO_4^{3-}) est la principale source de phosphore des végétaux (Mousain, 1989). Dans le milieu terrestre, le Pi ne possède pas de réservoir atmosphérique, mais est rendu disponible par l'altération superficielle des roches dans lesquelles il est emprisonné et par la solubilisation du P organique. Il est donc également un facteur limitant dans les écosystèmes forestiers. Grâce à leurs activités phosphatasiques acides, les champignons EM hydrolysent les phosphates peu solubles (ex. : phosphates d'inositol, polyphosphates inorganiques) peu accessibles directement aux plantes dépourvues d'ECMs (Colpaert et Van Laere, 1996). Ils peuvent également solubiliser les phosphates organiques peu solubles par

l'excrétion de protons et d'acides organiques (Lapeyrie et al., 1991). L'absorption du Pi se réalise contre son gradient de concentration et requiert donc l'intervention de l'ATPase membranaire. L'absorption est donc active et est significativement améliorée grâce à la prolifération des hyphes fongiques qui augmentent le volume de sol prospecté par les racines (Read, 1997). Il s'accumule dans les hyphes fongiques sous forme de polyphosphates inorganiques disponibles pour la plante (Bowen, 1973 ; Tinker et al., 1992).

2.5.2.2. Approches biochimiques

Les champignons EM peuvent être différenciés sur la base de leurs profils d'activités enzymatiques. Des méthodes colorimétriques et fluorimétriques permettent de déterminer, quantifier et comparer huit activités enzymatiques secrétées par des racines d'arbres ectomycorhizées: sept par fluorescence (glucuronidase, xylosidase, cellobiohydrolase, chitinase, beta-glucosidase, phosphatase acide et leucine-aminopeptidase) et une par colorimétrie (laccase) (Pritsch et al., 2004 ; Courty et al., 2005). Ces enzymes contribuent à la mobilisation des éléments nutritifs séquestrés dans la matière organique du sol en lysant des macromolécules (cellulose, lignine, chitine, protéines, poly-phénols). Ces méthodes permettent de révéler une forte diversité des profils des activités enzymatiques, dépendant du champignon symbiotique, du sol, de la saison et de la plante hôte (Courty et al., 2005, 2007 ; Buée et al., 2007). Il est important de souligner qu'à cause des grandes différences liées à la saison, la température et l'humidité, les processus qui ont lieu dans le sol en zone tropicale diffèrent beaucoup de ceux qui ont lieu dans les zones tempérées et boréales. Une conséquence peut être que des champignons EM de la même espèce ou du même genre puissent différenciellement adapter leurs capacités enzymatiques dans différents écosystèmes (Buée et al., 2007; Rineau et Courty, 2011). Tedersoo et al., (2012) au Nord-ouest du Gabon, ont trouvé une activité cellobiohydrolase relativement plus élevée dans les lignées de *Boletus* et de *Tomentella-thelephora* que dans les autres groupes, tandis que Buée et al., (2007) ont trouvé une activité cellobiohydrolase élevée chez seulement 2 des 6 espèces de *Tomentella* étudiées, mais pas chez *Xerocomus* sp. (*Boletus*) dans un sol minéral d'une forêt décidue tempérée. Les activités enzymatiques généralement mesurées au niveau des ECMs sont de nature diverses (ex : leucine aminopeptidase, β -glucuronidase, β -xylosidase, β -glucosidase, cellobiohydrolase, N-acetylglucosaminidase, phosphatase acide et laccase) (Diédhiou et al., 2010b). La phosphatase acide libère le Pi des molécules organiques complexes du sol ; la leucine aminopeptidase et le N-acetylglucosaminidase mobilisent le N respectivement des protéines et de la chitine. Les activités β -glucuronidase, β -xylosidase, β -glucosidase et

cellobiohydrolase hydrolysent les hemicelluloses et la cellulose. La laccase oxyde les polyphénols tels que la lignine.

2.5.2.3. Approches isotopiques

L'étude des symbioses EM a considérablement bénéficié de l'usage des isotopes stables (van der Heijden et al., 2009 ; Teste et al., 2010). Les isotopes sont les différentes formes de masse atomique légèrement différentes d'un même élément chimique. Dans l'atmosphère, le C est présent sous forme de ^{12}C en mélange avec de faibles proportions de ^{13}C et ^{14}C . L'N est principalement sous forme de ^{14}N et très peu de ^{15}N . Du fait de leur masse légèrement différente, les isotopes d'un même élément ne circulent pas à la même vitesse dans les processus du vivant. La comparaison de l'abondance relative des isotopes dans le système étudié (ex. feuille, sol, champignon) renseigne sur l'élément ciblé, ses voies métaboliques et mouvements dans le milieu. La spectrométrie de masse permet d'analyser les isotopes stables.

Les abondances naturelles en ^{13}C et ^{15}N ont été très utilisées pour étudier les sources de C et N utilisées par les champignons (Högberg et al., 1996, 1999a,b ; Hobbie, 2005 ; Boström et al., 2008). Les champignons peuvent acquérir ces éléments soit par la plante *via* les ECMs, soit directement à partir de la matière organique morte du sol par saprophytisme. Toutefois, l'usage de ces deux modes d'acquisition de C et N dépend de l'espèce fongique. Les analyses des abondances naturelles en isotopes ^{13}C et ^{15}N pourraient ainsi fournir un aperçu du rôle trophique respectif des champignons saprotrophes ou EM (Högberg et al., 1999a,b). Plusieurs études ont rapporté des différences statistiquement significatives entre les signaux ^{15}N et de ^{13}C de ces deux groupes de champignons.

Dans le cas de ^{15}N , Rinaldi et al., (2008) après analyse de plusieurs études, ont souligné que les valeurs individuelles des signaux de ^{15}N pour chaque espèce fongique ont montré un chevauchement important qui fait que la signature isotopique en ^{15}N des sporophores seule est insuffisante pour assigner un statut trophique au champignon. La signature isotopique en ^{15}N des champignons peut varier selon la source de N utilisée (ammonium, nitrates, N organique ; Högberg et al., 1999b), selon la profondeur d'exploration du mycélium extraracinaire (Agerer et al., 2012) et selon leurs capacités protéolytiques (Lillekov et al., 2002). Les processus de fractionnement de cet élément après sa prise doivent être pris en compte dans la variation de la signature isotopique de ^{15}N , notamment chez les champignons EM où une partie de ^{15}N est transférée à la plante (qui s'appauvrit en ^{15}N) et l'autre restant dans le champignon (qui s'enrichit en ^{15}N). Les grandes différences

observées dans le signal de ^{15}N des racines EM et des sporophores montrent l'importance de ce processus chez les champignons EM.

Les mesures de l'abondance isotope en ^{13}C permettent de distinguer les champignons symbiotiques des champignons saprotrophes (Hobbie et al., 1999; Mayor et al., 2009) et renseignent sur leurs sources de C utilisées (Henn et Chapela, 2001). Les champignons EM obtiennent généralement leur C de leurs plantes hôtes dont ils accèdent aux produits récents de la photosynthèse (Högberg et al., 2001) et deviennent ainsi plus enrichis en ^{13}C que leurs hôtes. Les champignons saprotrophes utilisent plutôt le C de la matière organique enrichie du sol, ce qui les rend plus enrichis en ^{13}C que les champignons EM. Plusieurs facteurs tels que la lumière, la capacité photosynthétique, la disponibilité en eau et l'humidité de l'air peuvent influencer l'abondance isotopique en ^{13}C des plantes et par conséquent celui des champignons EM (Dawson et al., 2002).

2.6. La mycorhization contrôlée

La mycorhization contrôlée est un ensemble de techniques qui consiste à isoler, cultiver, sélectionner, multiplier, incorporer et suivre le champignon dans le sol afin de produire des plants biologiquement améliorés par optimisation de la symbiose (Garbaye, 1991). Elle peut être réalisée à petite échelle en laboratoire ou à grande échelle en pépinière et plantation. Chaque espèce fongique comporte un nombre important d'individus génétiquement différents et de capacités très différentes. Un choix *a priori* d'un individu est pratiquement impossible. Le choix d'espèces ou de souches (individu) est empirique dans la mesure où il est basé sur la comparaison des performances des différents champignons en pépinière et plantation. Cependant, une espèce ou une souche sélectionnée pour ses performances doit satisfaire aux conditions suivantes : facilité de culture en laboratoire, de production d'inoculum en masse, d'identification en vue du contrôle de qualité et du suivi dans les systèmes de culture. Ces conditions limitent fortement le nombre de champignons ayant fait l'objet d'expérimentation. La capacité d'adaptation des champignons à renforcer la tolérance des plantes à des contraintes du milieu (ex. sécheresse, salinité) est également un critère de sélection important (Bandou et al., 2006). Il peut également arriver qu'une souche fongique sélectionnée ne soit pas adaptée aux conditions pédoclimatiques de sa zone d'introduction et soit remplacée par un champignon local comme ce fut le cas pour la souche Nord-américaine de *P. tinctorius* introduite dans une exploitation expérimentale d'un eucalyptus hybride (*E. urophylla* x *E. kirtoniana*) au Congo-Brazzaville (Garbaye et al., 1988). On sait aussi qu'il faut sélectionner des champignons précoces et non des tardifs pour inoculer les pépinières (Bâ et al., 1991 ; Diédhiou et al., 2004). La

liste des champignons sélectionnés pour la mycorhization contrôlée est donc limitée aux genres *Scleroderma*, *Laccaria*, *Pisolithus*, *Hebeloma*, *Paxillus* et *Thelephora* pour ne citer que les plus importants. Dans l'ouvrage « Les racines : face cachée des arbres » (Drénou et al., 2006), Garbaye évoque quelques-unes des pratiques nuisant à la mycorhization en pépinière ou en plantation : l'abus des engrais chimiques et l'usage de certains fongicides.

Dans les régions tropicales, la mycorhization avec des propagules de vieilles plantations a permis l'introduction réussie d'essences comme les pins. Dans le cas des pins, les premiers essais d'introduction de *Pinus radiata* au Kenya en 1902 ont été un échec jusqu'à l'apport d'inoculum naturel provenant de vieilles plantations de pins en Afrique du Sud (Mikola, 1970). Suite à ce succès, d'autres essais d'introduction du pin ont été réalisés avec succès dans d'autres pays d'Afrique comme le Cameroun, le Congo, le Nigéria, le Libéria, la Côte d'Ivoire et le Ghana (Momoh et Gbadegesin, 1980 ; Ofosu-Asiedu et Mikola, 1980 ; Marx, 1980 ; Delwaulle et al., 1987). Le risque d'introduire des pathogènes est l'inconvénient majeur de l'utilisation des propagules de vieilles plantations. C'est pourquoi on privilégie des champignons sélectionnés pour augmenter la production intensive de bois d'industrie. La mycorhization contrôlée avec la souche sélectionnée *Glomus aggregatum* (IR27) a également été appliquée pour la domestication du jujubier (*Zizyphus mauritiana* Lam.) en Afrique de l'Ouest (Bâ et al., 2001).

2.7. Interaction entre champignons ectomycorhiziens et les bactéries du sol

La présence des exsudats racinaires contenant des composés carbonés facilement absorbés par les micro-organismes du sol entraîne une forte concentration de ces derniers au niveau de la rhizosphère, les bactéries étant les plus abondants (Garbaye, 1994). Les bactéries s'associent aux hyphes fongiques extra-racinaires, aux racines mycorhizées et aux sporophores, ce qui suggère qu'elles accompagnent le champignon symbiotique dans les différentes étapes de son cycle de vie (Garbaye, 1994 ; Bonfante et Anca, 2009). Dans la nature, les bactéries associées aux champignons mycorhiziens colonisent la surface des hyphes extra-racinaires ou alors vivent comme endophytes. C'est le cas de l'endophyte *Paenibacillus* sp. colonisant en surface le mycélium du champignon EM *Laccaria bicolor* S238N (Bertaux et al., 2003) et de *Glomeribacter gigasporarum* vivant dans les spores et le mycélium symbiotique de 3 espèces de Gigasporaceae (Bianciotto et al., 2003). L'interaction entre un champignon mycorhizien et une bactérie implique la production de substances actives diffusibles perçues par les deux partenaires ainsi que le contact physique entre eux (Bonfante et Anca, 2009 ; Figure 4).

L'interaction entre une bactérie et un champignon mycorhizien peut être bénéfique, neutre ou négative selon la souche bactérienne impliquée. Duponnois et Garbaye (1991) ont mis en évidence pour la première fois l'effet bénéfique des bactéries *Pseudomonas fluorescens* BBC6 sur la mycorhization des racines de Douglas par le champignon EM *L. laccata*. Garbaye (1994) a qualifié les bactéries impliquées dans l'établissement et/ou le fonctionnement de l'ECM comme étant des bactéries auxiliaires à la mycorhization (BAM). Les BAMs appartiennent à différents groupes et genres bactériens qui sont : les Proteobactéries gram-négative (*Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Klebsiella* et *Rhizobium*), les Firmicutes gram-positive (*Bacillus*, *Brevibacillus* et *Paenibacillus*) les Actinomycetes gram-positive (*Rhodococcus*, *Streptomyces* et *Arthrobacter*) (Frey-Klett et al., 2007).

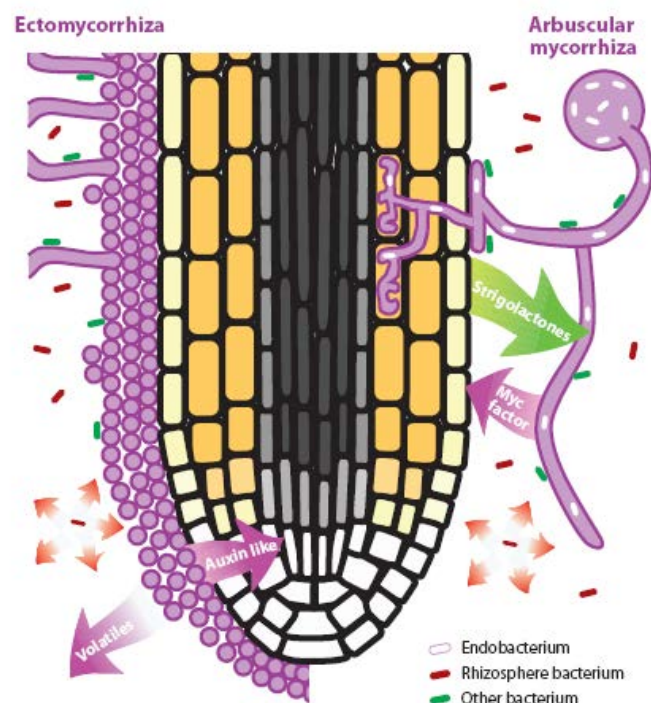


Figure 4: Interactions entre les plantes, les champignons mycorhiziens et les bactéries auxiliaires dans la rhizosphère (Source : Bonfante et Anca, 2009).

D'après l'illustration des interactions entre les plantes, les champignons mycorhiziens et les bactéries de Bonfante et Anca (2009 ; Figure 4), les bactéries endophytes (en blanc) sont confinées dans la spore et évoluent vers le mycélium intra-racinaire ; les bactéries de la rhizosphère (en rouge) produisent des substances diffusibles bénéfiques (ex : BAM) ou néfastes à la mycorhization; les

autres bactéries (en vert) établissent un contact physique avec l'interface champignon-racine et pourraient avoir des effets positifs ou posséder une activité mycophagique. Les flèches partant des racines et des champignons mycorhiziens illustrent la production de substances diffusibles (ex. : strigolactones, Myc factors, molécules volatiles et auxine) qui sont perçues par les partenaires fongiques réciproques.

Lors de l'établissement de la symbiose plante-champignon, les BAMs pourraient agir de plusieurs manières en : modifiant la mycorrhizosphère du sol, améliorant la réceptivité de la racine à la mycorhization, agissant sur les mécanismes de reconnaissance plante-champignon et favorisant la germination des propagules fongiques (spores, sclérotés, etc).

3. LA SYMBIOSE ECTOMYCORHIZIENNE EN AFRIQUE TROPICALE

3.1. Distribution des arbres EM dans les forêts tropicales africaines

Alors que la symbiose EM est la symbiose végétale la plus répandue chez les arbres dans les forêts tempérées et boréales (Smith et Read, 2008), elle concerne seulement une minorité de plantes d'importance économique et écologique dans les forêts tropicales et subtropicales d'Afrique, d'Asie du Sud-est, d'Australie et d'Amérique souvent dominées par la symbiose MA.

En Guinée forestière, cette rareté des espèces à ECMs a également été observée par Rivière et al. (2007) et Diédhiou et al. (2010a). Cependant, certaines forêts tropicales peuvent être dominées par une espèce d'arbre à ECMs à l'instar de *Gilbertiodendron dewevrei* dans le bassin du Congo (Torti et al., 2001), ou encore de *Dicymbe corymbosa* en Guyane (McGuire et al., 2008). Il a également été rapporté que les deux types de symbiose EM et MA pouvaient coexister au sein d'une même espèce d'arbre à l'exemple de *Asteropeia multifolia* à Madagascar, *Afzelia bipendensis* au Cameroun, *Uapaca guineensis* au Burkina Faso (Sanon et al., 1997 ; Onguene et Kuyper, 2001 ; Ducouso et al., 2008)

En Afrique tropicale, les arbres EM sont distribués dans les forêts humides et les galeries ouvertes du bassin Guinéo-Congolais, dans les forêts boisées zambéziennes du Miombo en Afrique de l'Est et du Centre-sud, et dans les savanes boisées soudaniennes du sud-Sahara (figure 5) ; (Newbery et al., 1988 ; Thoen et Bâ, 1989; Sanon et al., 1997; Onguene et Kuyper, 2001; Ducouso et al., 2004; Rivière et al., 2007; Ducouso et al., 2008). Généralement, les arbres EM des forêts

tropicales africaines sont répertoriés parmi des Asteropeiaceae, Dipterocarpaceae, Caesalpiaceae, Amherstieae, Phyllantaceae, Gnetaceae, Proteaceae, Sapotaceae et Sarcolaenaceae (Bâ et al., 2011 ; Tableau 3). Les nombreux travaux menés sur la symbiose EM des essences forestières tropicales africaines ont porté pour la plupart sur les espèces d'arbres appartenant aux Caesalpiaceae (ex. *A. africana*, Thoen et Bâ, 1989 ; Bâ et Thoen, 1990 ; Sanon et al., 1997) et sur les espèces de lianes du genre *Gnetum* (ex. *G. africanum* ; Bechem et Alexander, 2009 ; Tableau 3).

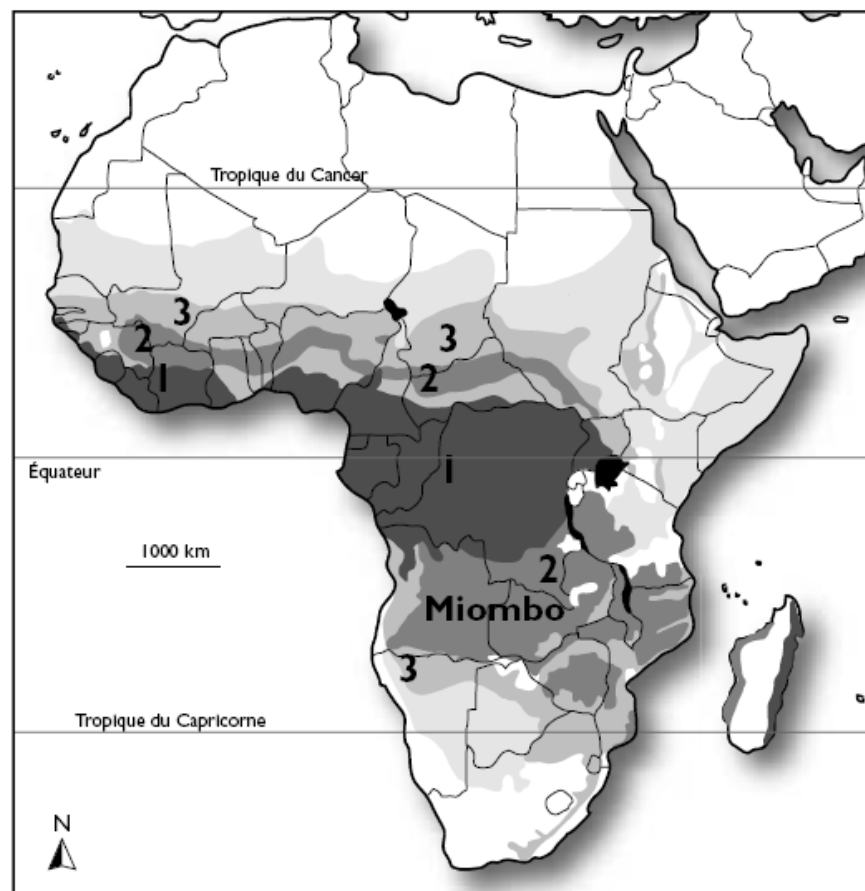


Figure 5 : Distribution des arbres à ECMs en Afrique tropicale. (1) : Forêts tropicales humides de la région guinéo-congolaise ; (2) : Forêts claires de la région soudano-guinéenne ; (3) : Savanes boisées de la région soudano-zambézienne. (Source Bâ et al., 2011).

Tableau 3 Fréquence des espèces d'arbres, d'arbustes, d'herbacées et de lianes à ECMs natives d'Afrique tropicale.

Groupes taxonomiques	Genres	Nbre total d'espèces	Nbre total d'espèces examinées	Espèces examinées (%)
Asteropeiaceae	<i>Asteropeia</i>	8	4	50
Dipterocarpaceae	<i>Marquesia</i>	4	2	50
Fabaceae	<i>Monotes</i> *	36	3	8
Caesalpinioideae				
Detarieae	<i>Afzelia</i> *	7	6	86
Amherstieae	<i>Anthonota</i> *	30	5	16
	<i>Aphanocalyx</i>	3	1	33
	<i>Berlinia</i> *	18	3	17
	<i>Brachystegia</i>	36	13	36
	<i>Cryptosepalum</i> *	11	1	9
	<i>Didelotia</i>	12	1	8
	<i>Gilbertiodendron</i> *	28	6	21
	<i>Isoberlinia</i> *	5	3	60
	<i>Julbernardia</i>	11	3	27
	<i>Microberlinia</i>	2	2	100
	<i>Monopetalanthus</i>	20	5	25
	<i>Paramacrolobium</i> *	2	2	100
	<i>Pelligriniodendron</i> *	1	1	100
	<i>Tetraberlinia</i>	3	3	66
	<i>Toubaouate</i>	1	1	100
Papilionoideae	<i>Pericopsis</i>	3	1	33
Phyllanthaceae	<i>Uapaca</i> *	50	11	22
Gnetaceae	<i>Gnetum</i>	3	3	100
Proteaceae	<i>Faurea</i>	18	1	5,5
Sapotaceae	<i>Manilkara</i>	20	2	10
Sarcolaenaceae	<i>Leptolaena</i>	6	2	33
	<i>Sarcolaena</i>	3	2	66
	<i>Schizolaena</i>	7	3	42,8
	<i>Xyloolaena</i>	5	1	20
TOTAL	28	353	91	25,4

*Genres ayant au moins une espèce à ECM en Afrique de l'Ouest. (Source Bâ et al., 2011)

3.2. Diversité des champignons EM dans les forêts tropicales africaines

Il existe un gradient décroissant de la diversité des champignons EM en fonction de la latitude (Tedersoo et al., 2012). Cependant, le nombre croissant d'études montre que la diversité des champignons EM et des ECMs est beaucoup plus importante qu'on ne le pensait dans les forêts tropicales africaines (Rivière et al., 2007 ; Tedersoo et al., 2011, Onguene et Kuyper, 2012, Henry et al 2015). Ces études sont basées soit sur une identification morphologique des sporophores, soit sur une identification moléculaire des ECMs ou soit sur la combinaison des approches.

En combinant les résultats de plusieurs études menées en Afrique de l'Ouest (Burkina Faso, Guinée forestière et Sénégal), Bâ et al. (2011) ont dénombré au total 195 taxons fongiques EM identifiés à partir de sporophores (78 séquences d'ADN) et ECMs (41 séquences d'ADN) collectés au niveau des arbres natifs de cette région. Ces taxons fongiques ont constitué 8 ordres de champignons à savoir, les Amanitales, Boletales, Cantharellales, Cortinariales, Hymenochaetales, Russulales, Thelephorales et Tricholomatales. Au niveau des sporophores, les Russulaceae et Amanitaceae ont été les familles les plus représentées. La famille des Thelephoraceae a été la plus représentée au niveau des ECMs contre une seule espèce récoltée chez les sporophores. Ces derniers quant à eux, ont constitué un total de 161 espèces identifiées morphologiquement (Tableau 4). En Afrique Centrale, dans une forêt humide du Sud Cameroun, Onguene et Kuyper (2012) ont recensé plus de 137 espèces de sporophores EM putatifs appartenant à 8 familles de champignons dont les Amanitaceae (34 espèces), Russulaceae (32 espèces) et Boletaceae ont été les plus diversifiées (Tableau 5). Tedersoo et al. (2011) ont étudié les communautés fongiques EM associées à plusieurs espèces hôtes EM dans quatre sites de la Zambie, du Gabon, de Madagascar et du Cameroun. Un total de 94, 101, 46 et 111 espèces de champignons EM putatifs issus de 18 lignées fongiques EM ont été obtenues respectivement dans chacun de ces quatre sites. Ces auteurs ont observé une prédominance des lignées EM /*russula-lactarius*, /*tomentella-thelephora* et /*boletus* dans tous les sites, avec un partage de 14 espèces entre les sites du Gabon et du Cameroun. D'autres taxa EM fréquents dans ces sites incluant les lignées /*sebacina*, /*clavulina*, /*sordariales*, /*pisolithus-scleroderma*, /*marcelleina-peiziza gerardii* et /*elaphomyces* ont été représentés dans des proportions variables d'un site à l'autre. Henry et al. (2015) ont également observé une prédominance des espèces de Russulaceae et de Boletaceae en étudiant les communautés fongiques associées à quatre espèces de plantes à Madagascar. Ces auteurs ont observé un partage des communautés fongiques EM non seulement entre les adultes et leurs semis, mais aussi entre différentes espèces de plantes.

Il apparait au regard de ces études, que les champignons EM des forêts tropicales africaines sont assez diversifiés avec une dominance des familles de Russulaceae, Boletaceae, Amanitaceae, Thelephoraceae. Certains taxons EM sont plus fréquents sous forme de sporophores (Russulaceae, Boletaceae, Amanitaceae), tandis que d'autres (Thelephoraceae et Sebacinaceae) sont surtout observées sur les ECMs. Ceci démontre encore la nécessité d'échantillonner à la fois au niveau des sporophores et des ECMs et de combiner les approches morphologiques et moléculaires pour avoir une image complète de la diversité des communautés fongiques EM. D'ailleurs, la combinaison des deux approches a permis de séparer les lactaires en deux groupes monophylétiques et de créer ainsi les genres *Lactifluus* et *Lactarius* (Verbeken et al., 2011). La double approche morphologique et moléculaire a également permis l'identification de 4 nouvelles espèces de *Lactifluus* au Togo : *L. melleus*, *L. longibasidius*, *L. pectinatus* et *L. flavellus* (Maba et al., 2015). Tout compte fait, plusieurs espèces de champignons EM ont une large distribution en Afrique tropicale. C'est le cas de *Lactarius gymnocarpus* et *Tubosaeta brunneosetosa* récoltées en Afrique de l'Ouest (Burkina Faso, Guinée forestière, Sénégal, Côte d'Ivoire, Libéria et Togo) et en Afrique centrale (Cameroun et Gabon) (Thoen et Bâ, 1989 ; Thoen et Ducousso, 1989 ; Sanon et al., 1997 ; Rivière et al., 2007 ; Verbeken et Walley, 2010 ; Onguene et Kuyper, 2012 ; Maba et al., 2015).

Tableau 4 Diversité des sporophores associés aux arbres natifs d’Afrique de l’Ouest (Burkina Faso, Guinée et Sénégal).

(Source Bâ et al., 2011).

Basidiomycètes			
Ordres	Familles	Genres	Espèces
Amanitales	Amanitaceae	<i>Amanita</i>	30
Boletales	Boletaceae	<i>Austrogautiera</i>	1
		<i>Boletellus</i>	7
		<i>Boletus</i>	6
		<i>Chalciporus</i>	1
		<i>Gyrodon</i>	2
		<i>Gyroporus</i>	1
		<i>Leccinum</i>	5
		<i>Mucilopilus</i>	1
		<i>Porphyrellus</i>	2
		<i>Pulveroboletus</i>	2
		<i>Scleroderma</i>	11
		<i>Sclerogaster</i>	3
		<i>Strobilomyces</i>	6
		<i>Tubosaeta</i>	1
		<i>Tylopilus</i>	2
		<i>Xerocomus</i>	7
Cantharellales	Cantharellaceae	<i>Cantharellus</i>	3
Cortinariales	Inocybaceae	<i>Inocybe</i>	6
Hymenochaetales	Hymenochetaceae	<i>Coltricia</i>	1
Russulales	Russulaceae	<i>Russula</i>	33
		<i>Lactarius</i>	21
		<i>Elasmomyces</i>	1
Thelephorales	Thelephoraceae	<i>Thelephora/</i> <i>Tomentella</i>	1
Tricholomatales	Tricholomataceae	<i>Tricholoma</i>	7
Total des espèces			161

Tableau 5 Liste des espèces de sporophores EM putatifs dans les forêts humides du Sud Cameroun.
(Source Onguene et Kuyper, 2012).

Amanitaceae <i>Amanita afzeliae</i> nov. <i>A. albidodisca</i> nov. <i>A. albopulverulenta</i> nov. <i>A. afrobispora</i> nov. <i>A. afroflavescens</i> nov. <i>A. afrorubescens</i> nov. <i>A. afrovinaginata</i> nov. <i>A. annulatovinaginata</i> Beeli <i>A. aureofloccosa</i> Bas <i>A. bingensis</i> Beeli <i>A. brachystegiae</i> nov. <i>A. calopus</i> Beeli <i>A. crassiconus</i> Bas <i>A. elegans</i> Beeli <i>A. flavovirens</i> nov. <i>A. fulvosquamulosa</i> Beeli <i>A. gigavolvata</i> nov. <i>A. griseofarinosa</i> Hongo <i>A. lanosa</i> Beeli <i>A. leucoagaricioides</i> nov. <i>A. luteoflava</i> Beeli <i>A. monopetalanthi</i> nov. <i>A. nigropyramis</i> nov. <i>A. pseudoafroalba</i> nov. <i>A. pseudolanosa</i> nov. <i>A. pustulata</i> nov. <i>A. roseocinnamomea</i> nov. <i>A. rubescens</i> (Pers.:Fr) G <i>A. strobilaceovolvata</i> Beeli <i>A. subviscosa</i> Beeli <i>A. sulphurea</i> nov. <i>A. viella</i> Beeli	Boletaceae <i>Afroboletus luteolus</i> (Heinem) P. & Y. <i>Boletus boletiformis</i> nov. <i>B. macrocystis</i> nov. <i>B. nyangongensis</i> nov. <i>B. pustulatus</i> Beeli <i>B. suspiculosus</i> nov. <i>Boletellus sulcatipes</i> Hein. & Goo. <i>Chalciporus clypeatus</i> nov. <i>Gyrodon aberrans</i> nov. <i>Gyroporus microsporus</i> (Sing. & Grinl.) Heinem & Rammeloo <i>Leccinum excedens</i> nov. <i>Paxillus brunneotomentosus</i> nov. <i>Paxillus camerunensis</i> nov. <i>Phlebopus braunii</i> (Bres.) Heinem <i>P. silvaticus</i> Heinem <i>Phlebopus</i> sp. nov. <i>Phylloporus depressus</i> Heinem <i>Pulveroboletus aberrans</i> Heinem <i>P. viridis</i> Heinem <i>Rubinoletus luteopurpureus</i> (Beeli) <i>Strobilomyces echinatus</i> Beeli <i>S. luteolus</i> Heinem <i>S. strobilaceus</i> (Berk.) <i>S. velutipes</i> Corner <i>Tubosaeta alveolata</i> Heinem <i>T. brunneosetosa</i> (Singer) E. Horak <i>T. goossensiae</i> nov. <i>Tylopus violaceus</i> nov. Clavulinaceae <i>Clavulina vanderstii</i> nov. Sclerodermataceae <i>Scleroderma sinnamariense</i> Mont <i>S. roseacarneum</i> Coltriciaceae <i>Coltricia spathulata</i> (Hooker) Murill <i>C. pyrophila</i> (Wakef) Ryvarden	Russulaceae <i>Russula afronigricans</i> Buyck <i>R. albospissa</i> Buyck <i>R. annulata</i> Heim <i>R. annulatobadia</i> Beeli <i>R. apsis</i> Buyck <i>R. intricata</i> Lizoi <i>R. areolata</i> Buyck <i>R. aurantiofloccosa</i> Buyck <i>R. camerunensis</i> nov. <i>R. cellulata</i> Buyck <i>R. chrysotricha</i> nov. <i>R. declinata</i> Buyck <i>R. diffusa</i> var. <i>fissurans</i> <i>R. discopus</i> Heim <i>R. echnosperma</i> R. Heim & Gilles <i>R. fulvoochrascens</i> Buyck <i>R. heliochroma</i> Heim <i>R. intricate</i> Buyck <i>R. kivuensis</i> Buyck <i>R. lamprocystidia</i> (Nakasone) <i>R. liberiensis</i> Buyck <i>R. macrocystis</i> nov. <i>R. mimetic</i> nov. <i>R. pausiaca</i> Buyck <i>R. pseudocarmesina</i> Buyck <i>R. pseudopurpurea</i> Buyck <i>R. pseudostriatoviridis</i> Buyck <i>R. striatoviridis</i> Buyck <i>R. testaceoaurantiaca</i> Beeli <i>R. velutina</i> (DC per Pers.:Fr)P <i>R. yaeneroensis</i> Buyck
Inocybe <i>Inocybe afronodulosa</i> nov. <i>I. afrostellata</i> nov. <i>I. korupensis</i> nov. <i>I. bipindensis</i> nov. <i>I. perpusilla</i> Velen <i>I. zingii</i> nov. Cortinari <i>Cortinarius afroconicus</i> nov. <i>C. diobensis</i> nov. <i>C. ionopygmaeus</i> nov.	Cantharellaceae <i>Gomphus brunneus</i> (Heinem) <i>G. clavatus</i> (Pers.) Gray <i>Craterullus crispus</i> Fr. <i>C. cornucopioides</i> Persoon <i>Cantharellus camerunensis</i> nov. <i>C. cibarius</i> var. <i>roseocanus</i> Arora & Dunham <i>C. congolensis</i> Beeli <i>C. dichrous</i> (Fr.) Bres <i>C. densifolius</i> Heinem <i>C. isabellinus</i> Heinem <i>C. luteopunctatus</i> (Beeli) Heinem <i>C. miniatescens</i> Heinem <i>C. microcibarius</i> Heinem <i>C. pseudocibarius</i> Hennings <i>C. rufopunctatus</i> (Beeli) Heinem	Lactarius <i>Lactarius acutus</i> Heim <i>L. annulatoangustifolius</i> nov. <i>L. claricolor</i> nov. <i>L. denigricans</i> Ver. & Kar. <i>L. densifolius</i> Ver. & Kar. <i>L. gymnocarpus</i> Heim <i>L. kivuensis</i> deWitte <i>L. medusa</i> Verbeken <i>L. pumilus</i> Verbeken <i>L. pulcrispermus</i> nov. <i>L. sesemotani</i> Beeli <i>L. undulatus</i> Verbeken

4. Quelques indications sur *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wildeman) J. Léonard

Gilbertiodendron dewevrei est une Fabaceae appartenant à la sous famille des Caesalpinioideae. Cet arbre existe en peuplement monodominant dans les forêts tropicales humides des régions guinéo-congolaise. Elle produit un bois d'œuvre encore peu exploité. Il a été suggéré que cette espèce d'arbre présente des ECMs et MAs (Onguene et Kuyper, 2001).

Cette espèce constitue un des modèles étudiés par de nombreux auteurs pour tenter d'expliquer la monodominance des forêts en milieu tropical (Connell et Lowman, 1989 ; Hart 1990, 1995 ; Torti et Coley 1999, 2001 ; McGuire 2007 ; Peh et al., 2011).

4.1. Taxonomie de *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J. Léonard

Synonyme: *Macrolobium dewevrei* De Wild

Position systématique (Cronquist 1981):

Règne : Plantae

Sous-règne : Tracheobionta

Division : Magnoliophyta

Classe : Magnoliopsida

Sous-classe : Rosidae

Ordre : Fabales

Famille : Fabaceae

Sous-famille : Caesalpinioideae

Tribu : Detarieae

Genre : *Gilbertiodendron*

Espèce : *dewevrei*

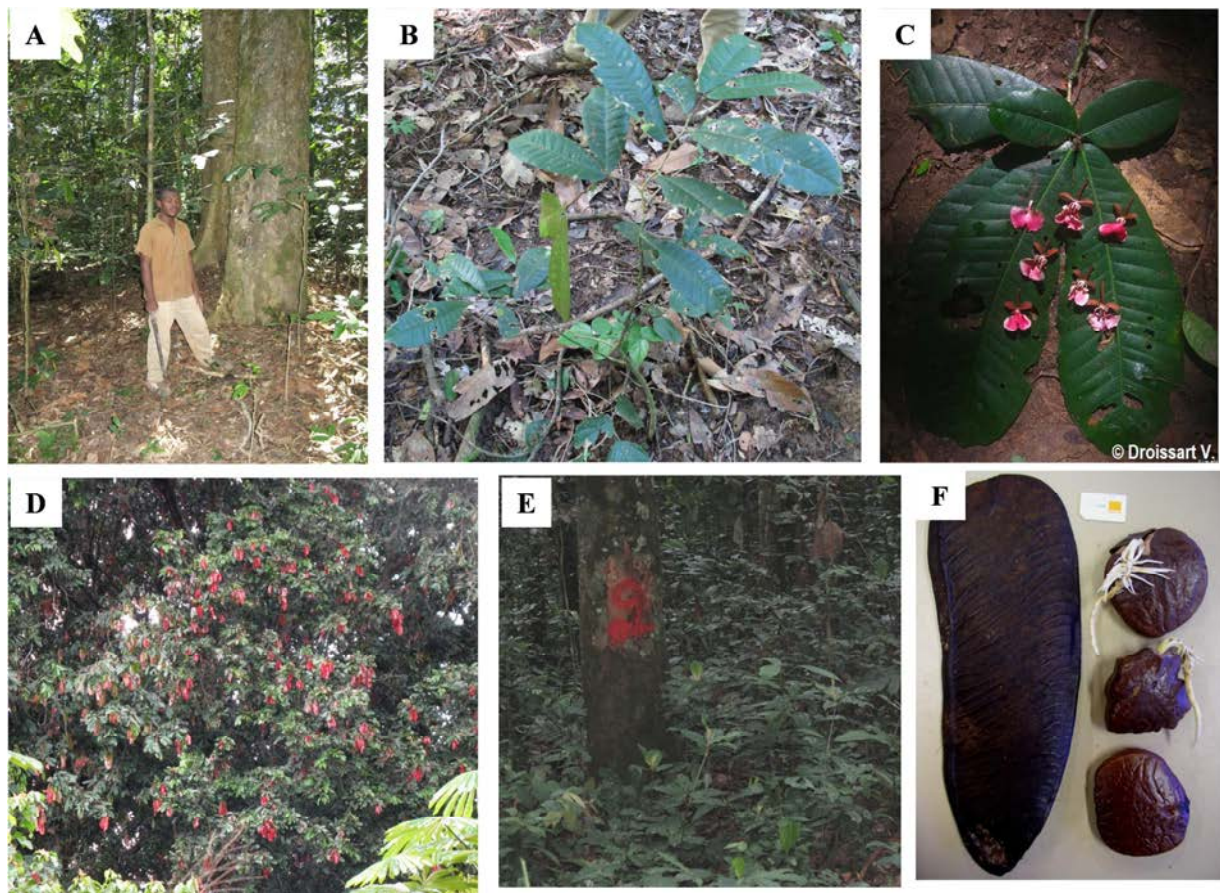


Figure 6 : *Gilbertiodendron dewevrei* au sud-est du Cameroun. A : pied d'un grand arbre (photo A. Bâ). B : régénération naturelle (photo A. Bâ). C : Feuilles et fleurs (photo V. Droissart). D : Feuilles tombantes rouges (photo V. Droissart). E : Régénération naturelle dans la pénombre du sous-bois (photo A. Bâ). F : gousse et graines en germination (photo V. Droissart)

4.2. Caractéristiques botaniques

G. dewevrei est une légumineuse arborescente, dont les racines sont pivotantes. Selon la description de Burkill (1985), l'arbre a une hauteur de 30 m voir plus ; le tronc de 20 m de long et 2 m de diamètre est cylindrique, droit, sans contrefort, portant une couronne localement abondante. Il est facile à reconnaître notamment par ses jeunes feuilles composées pennées tombantes verticalement et ses fleurs d'une couleur rougeâtre (Aubréville, 1957 ; Figure 6c et d).

G. dewevrei a une floraison et une fructification synchrones. Au Cameroun, la période de fructification coïncide avec la petite saison des pluies entre mai et juillet. Il forme des gousses plates

longues de 15-30 cm, larges de 6-9 cm. Les graines sont grosses (de 4-5 cm de diamètre environ, Figure 6f), riches en réserves nutritives, et ont une dispersion balistique. Après la déhiscence explosive des gousses, les graines lourdes éjectées (30 g en moyenne), germent en moins d'une semaine et donnent des semis d'une hauteur d'environ 0,25 à 0,45 m à l'âge d'un an (Hart et al., 1995). La dispersion des graines de *G. dewevrei* est réduite à cause de leur poids et aussi à cause de la couronne profonde et étroite. Le rayon de dispersion maximal des graines se situe entre 5 et 10 m du bord de la couronne (Hart et al., 1995).

4.3. Distribution géographique

Les peuplements à *G. dewevrei* s'étendent du sud-est du Nigéria jusqu'au bassin du Congo (Lock, 1989 ; Hart et al., 1995).

4.4. Importance écologique

G. dewevrei forme des peuplements monodominants presque purs dans le bassin du Congo. Cette espèce a la particularité de se développer dans des sols variés, allant des sols gorgés d'eau aux sols bien drainés ; ce sont par exemple les sols périodiquement inondés, le bord des rivières, les marécages, les bas-fonds et les sols sablonneux. *G. dewevrei* se développe également dans des sols à large gamme de fertilité, allant des sols sablonneux pauvres en nutriments aux sols argileux riches (Hart et al., 1989 ; Conway, 1992). *G. dewevrei* est une espèce tolérante à l'ombre qui forme une canopée dense dans laquelle elle domine à plus de 70% avec une régénération abondante de ses semis. Pendant les périodes de fructification en masse, les grosses graines riches en réserves permettent de couvrir une bonne partie des besoins nutritifs des petits mammifères dans ces forêts.

4.5. Importance socio-économique

G. dewevrei est parmi les *Gilbertiodendron* qui donnent les plus beaux arbres. *G. dewevrei* est communément appelé Limbali (nom commercial). Il produit un bois d'œuvre mi-lourd de bonne qualité, très résistant aux champignons de pourriture. Le bois est exporté par le Nigéria, le Cameroun, la RDC et le Congo Brazzaville. Ses feuilles et son écorce sont utilisés par les populations locales pour leurs vertus médicinales (diarrhée, dysentérie, etc...). Les nombreux champignons dont des EM ramassés dans les peuplements de *G. dewevrei* constituent une source de protéines pour les populations locales, ainsi qu'une source de revenus par leur commercialisation.

4.6. Les sporophores récoltés sous *Gilbertiodendron dewevrei* en Afrique centrale

Il existe une grande diversité de sporophores associés à *G. dewevrei* en Afrique centrale (Tableau 6). Les russules sont majoritaires parmi les sporophores récoltés. De plus, on connaît le statut EM de *G. dewevrei* (Torti et Coley, 1999 ; Onguene et Kuyper, 2001). En Afrique tropicale, les premiers morphotypes EM ont été décrits sur *G. dewevrei* et *Gnetum africanum* dans des forêts sempervirentes de la RD Congo (Fassi, 1957, 1960). Cependant, la diversité des ECMs et leur rôle dans la régénération de *G. dewevrei* ne sont pas connus.

Tableau 6 Sporophores récoltés sous *Gilbertiodendron dewevrei* en République Démocratique du Congo (Beeli, 1972 ; Buyck, 1993, 1994, 1997).

Familles	Genres	Espèces	Localité/Pays
Russulaceae	<i>Russula</i>	<i>Russula nigroviolacea</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula subseriflua</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula ingens</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula albospissa</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula afronigricans</i> Buyck	Djongo Akula/ RDC
		<i>Russula pellucida</i> Buyck	Binga, Kivu/RDC
		<i>Russula diffusa</i> Buyck, var. <i>rotundispora</i>	Binga/RDC
		<i>Russula meleagris</i> Buyck	Binga, Kivu/RDC
		<i>Russula tomentosa</i> Buck	Binga/RDC
		<i>Russula subfistulosa</i> Buyck var. <i>apsila</i>	Binga, Yaenero/RDC
		<i>Russula tenuipilosa</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula brunneofloccosa</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula brunneorigida</i> Buyck, var. <i>brunneorigida</i>	Binga, Batiabongena/RDC
		<i>Russula congoana</i> Patouillard, var. <i>djongoensis</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula purpureomutabilis</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula immaculata</i> Buyck, var. <i>mamillata</i>	Binga/RDC
		<i>Russula viridirobusta</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula annulatobadia</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula pausiaca</i> Buyck	Binga, Yaenero/RDC
		<i>Russula atrovirens</i> Buyck	Djongo Akula/ RDC
		<i>Russula pseudopurpurea</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula striatoviridis</i> Buyck	Binga, Haut-Katanga /RDC
		<i>Russula ochraceofuliginosa</i> Buyck	Binga, Eala/RDC
		<i>Russula pseudostriatoviridis</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula sesemoindu</i> Buyck	Djongo/RDC
		<i>Russula inflata</i> Buyck	Batiabongena/RDC
		<i>Russula declinata</i> Buyck	Binga, Eala/RDC
		<i>Russula annulata</i> Buyck, var. <i>annulata</i>	Binga/RDC
		<i>Russula annulata</i> Buyck, var. <i>limbaluensis</i>	Binga/RDC

Tableau 6 (suite)

Familles	Genres	Espèces	Localité/Pays
		<i>Russula aureola</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula roseostriata</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula aurantiomarginata</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula fulvoochrascens</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula luteomaculata</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula pulchrisperoma</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula sesenagula</i> Buyck	Djongo Akula, Haut-Katanga/ RDC
		<i>Russula concolora</i> Buyck	Binga/RDC
		<i>Russula acriuscula</i> Buyck	Binga/RDC
Russulaceae	<i>Lactarius</i> Fries	<i>Lactarius pandani</i> Heim.	Binga/RDC
Gyrodontaceae p.p. (Boletineae)	<i>Gyroporus</i> Quél.	<i>Gyroporus microsporus</i> (Sing. & Grinl.) Heinem.et Rammeloo, var. <i>congolensis</i> (Heinem.) Heinem. & Rammeloo	Binga/RDC
		<i>Gyroporus castaneus</i> (Freis) Quél., var. <i>congolensis</i> Heinem.	Binga/RDC
		<i>Gyroporus luteopurpureus</i> (Beeli) Heinem.(<i>Boletus luteopurpureus</i> Beeli)	Karawa, Diobo Akula, Binga/RDC
	<i>Phlebopus</i> (Heim.) Sing	<i>Phlebopus silvaticus</i> Heinem.	Binga/RDC
Boletaceae (Boletineae)	<i>Phylloporus</i> Quél.	<i>Phylloporus ampliporus</i> Heinem.et Goos.	Batiobongena, Tshoppo/RDC
		<i>Phylloporus testaceus</i> Heinem.et Goos.	Binga/RDC
	<i>Tubosaeta</i> Horak	<i>Tubosaeta brunneosetosa</i> , (Singer)Horak, var. <i>brunneosetosa</i>	Eala/RDC
	<i>Tylopilus</i> Karst.	<i>Tylopilus violaceus</i>	Yambao/RDC
		<i>Tylopilus louisii</i>	Yambao/RDC
		<i>Tylopilus striatulus</i> Heinem.	Binga/RDC

Tableau 6 (suite)

Familles	Genres	Espèces	Localité/Pays
	<i>Tylopilus</i> Karst.	<i>Tylopilus beelii</i> Heinem.et Goos.	Binga, Diobo Akula/RDC
	<i>Xerocomus</i> Quél.	<i>Xerocomus boletiformis</i> (Beeli) Heinem. (<i>Favolus boletiformis</i> Beeli)	Lisala, Binga/RDC
		<i>Xerocomus spinulosus</i> Heinem.	Binga/RDC
	<i>Boletochaete</i> Sing.	<i>Boletochaete calocyttis</i> Heinem.et Goos.	Binga/RDC
	<i>Krombholzia</i> Karst.	<i>Krombholzia excedens</i> Heinem.et Goos.	Binga/RDC
	<i>Porphyrellus</i> Gilb.	<i>Porphyrellus niger</i> Heinem.et Goos	Binga/RDC
	<i>Strobilomyces</i> Berk.	<i>Strobilomyces echinatus</i> Beeli (<i>S. reticulatus</i> Gilb.)	Binga, Eala/RDC
		<i>Strobilomyces lepidellus</i> Gilb. (<i>S. costatispora</i> Heinem.)	Binga, Eala/RDC
Amanitaceae	<i>Amanita</i> Pers.Amanitopsis Roze	<i>Amanita strophiolata</i> Beeli, var bingensis Beeli	Binga/RDC
		<i>Amanita umbrina</i> Beeli	Binga/RDC
		<i>Amanita floccosolivida</i> Beeli	Binga/RDC
		<i>Amanita robusta</i> Beeli	Binga/RDC
		<i>Amanita lanosa</i> Beeli	Binga/RDC
		<i>Amanita odorata</i> Beeli	Binga/RDC
		<i>Amanitopsis calopus</i> Beeli	Binga/RDC
Agaricaceae	<i>Lepiota</i> (Pers.) Fr.	<i>Lepiota purpureoimbricata</i> Beeli	Diobo/RDC
Pluteaceae	<i>Volvaria</i> Fr. (<i>Volvariella</i>)	<i>Volvaria goossensiae</i> Beeli (<i>Volvariella goossensiae</i> (Beeli) Schaffer)	Diobo Akula/RDC
Marasmiaceae	<i>Marasmius</i> Fries	<i>Marasmius subrufotrotula</i> Sing.	Eala, Yambao/ RDC
		<i>Marasmius macrolobeti</i>	Yambao/RDC
		<i>Marasmius corrugatiformis</i> Sing.	Binga, Yambao, Bambesa/RDC
		<i>Marasmius actinopus</i> (Mont.)	Yambao/RDC
Xylarioideae	<i>Xylosphaera</i> Dumortier (<i>Xylaria</i> Grev.)	<i>Xylosphaera lutea</i> (Beeli) Dennis (<i>Xylaria lutea</i> Beeli)	Eala, Yambao/RDC
		<i>Xylosphaera tenuispora</i> Dennis	Yambao/RDC

CHAPITRE 2 : DIVERSITE DES CHAMPIGNONS ECTOMYCORHIZIENS ASSOCIES A *GILBERTIODENDRON DEWEVREI* (DE WILD.) J.LEONARD DANS UNE FORET TROPICALE HUMIDE AU SUD-EST DU CAMEROUN

1. INTRODUCTION

Dans le contexte du réchauffement global de la planète, accentué entre autres par la déforestation croissante, la préservation des forêts est un challenge difficile à relever pour certains pays tropicaux dont la production de bois est un impératif de croissance économique. Quel que soit l'usage attribué aux forêts tropicales, il est primordial de mettre en place des stratégies de gestion durable permettant à tous les bénéficiaires des forêts d'y trouver une satisfaction tant économique que sociale. La gestion durable des forêts implique également la prise en compte des facteurs écologiques impliqués dans la régénération naturelle du couvert forestier dont la symbiose EM est une composante importante.

Les ECMs jouent un rôle clé sur la croissance, l'absorption de l'eau et des nutriments, et la protection contre les agents pathogènes des arbres forestiers; elles permettent également la production de sporophores de champignons EM dont certains sont comestibles et à haute valeur ajoutée (Yun et al., 2004). La majorité des espèces d'arbres EM se trouve dans les régions tempérées et boréales (Smith et Read, 2008; Van der Heijden et al., 2015), et, en dépit de l'intérêt qu'elles suscitent, les associations EM tropicales restent peu étudiées (Alexander et Selosse, 2009). En Afrique tropicale, les arbres EM sont distribués principalement dans les forêts tropicales humides de la région guinéo-congolaise, dans les forêts claires de la région soudano-guinéenne (ex. Miombo en Afrique de l'Est), dans les savanes boisées de la région soudano-zambézienne et dans les steppes boisées de la région soudano-sahélienne (Bâ et al., 2012). Les arbres EM sont retrouvés principalement chez les légumineuses de la sous-famille des Caesalpiniaceae, et dans une moindre mesure chez d'autres familles botaniques éloignées, qui s'associent à une grande diversité de champignons EM appartenant principalement aux Russulaceae et Thelephoraceae (Bâ et al., 2012).

Dans les forêts tropicales humides, les Caesalpiniaceae et les Phyllantaceae peuvent former des bosquets ou de larges peuplements monodominants avec un sous-bois ombragé abritant une régénération dense de semis sous les arbres de la canopée (Torti et Coley, 1999; Newbery et al., 2000; McGuire, 2007; Diédhiou et al., 2010a; Baohanta et al., 2012). Par exemple, trois Caesalpiniaceae EM *Microberlina bisulcata*, *Tetraberlinia bifoliolata* et *Tetraberlinia moreliana*

forment des bosquets discrets où elles représentent 45-70% de la canopée, dans la partie sud du parc national de Korup au Cameroun (Newbery et al., 2000). La proximité avec les arbres adultes conspécifiques a augmenté la survie et la biomasse des semis de espèce *T. moreliana*, mais pas ceux de *M. bisulcata* et *T. bifoliolata* malgré une forte colonisation EM de leurs semis (Newbery et al., 2000). Onguene et Kuyper (2002) ont montré que la survie et la formation d'ECMs étaient plus élevées chez les semis de *Paraberlinia bifoliolata* en contact avec les racines EM de quatre autres Caesalpiniaceae EM. Dans les forêts du sud de la Guinée, les Caesalpiniaceae et Phyllanthaceae présentent les espèces indigènes EM les plus abondantes et vivent en communauté dans les bosquets, avec une forte régénération des semis dans le sous-bois (Diédhiou et al., 2010a). Dans cet écosystème forestier, les champignons EM à hôtes multiples appartenant aux familles des Russulaceae et Thelephoraceae ont été prédominants et communs aux arbres adultes et semis (Diédhiou et al., 2010a).

La dynamique et l'évolution des forêts monodominantes ne sont pas encore bien comprises au sein des forêts tropicales très diversifiées (Peh et al., 2011). Parmi les huit hypothèses proposées pour expliquer la monodominance dans les forêts tropicales (Peh et al., 2011), les ECMs des arbres adultes pourraient conférer un avantage pour l'établissement et la survie de leurs semis dans des conditions limitantes de lumière et de nutriments, ce qui exclut les espèces non-EM (Torti et Coley, 1999; McGuire, 2007). En effet, l'établissement et la survie des semis peuvent être améliorés à proximité des arbres matures EM dans les peuplements monodominants ou mixtes (Onguene et Kuyper 2002; McGuire, 2007). Une des raisons serait l'intégration des semis dans un réseau EM créé et «pré-financé» par l'agrégation dense des arbres matures (Selosse et al., 2006; McGuire, 2007) qui partagent déjà ces champignons. Il est bien établi que de tels RMCs ont des avantages allant des arbres matures aux semis dans les écosystèmes tempérés, parfois même en termes de transferts de C aux plantes ombragées (Simard et al., 1997; Selosse et al., 2006; Teste et al., 2010).

Gilbertiodendron dewevrei (De Wild.) J.Léonard, une Caesalpiniaceae à bois d'œuvre, forme des peuplements forestiers remarquables et presque purs (> 70% des arbres de la canopée) sur de grandes parcelles (> 100 ha), en particulier à l'Est du Cameroun et dans la région guinéo-congolaise du bassin du Congo (Hart, 1995; Torti et al., 2001; Peh et al., 2011). *G. dewevrei* domine dans toutes les catégories d'âge de la sous-canopée (Hart, 1990, 1995) et abritent une grande diversité de champignons EM (Beeli, 1935, 1972; Heinemann, 1954, 1959, 1966; Heim 1955; Dissing et Lange, 1963, 1964; Corner et Heinemann, 1967; Buyck, 1993, 1994, 1997; Verbeken et Walley, 2010).

Fassi (1960) fut le premier à décrire les ECMs sur *G. dewevrei* mais la répartition des champignons EM sur les différentes catégories d'âge reste inconnu. La structure et la composition des communautés fongiques EM peuvent être affectées par plusieurs facteurs incluant les espèces végétales, la lumière, les propriétés du sol, l'activité photosynthétique de la plante, le pH du sol, la disponibilité en N et P ou la matière organique, ainsi que l'âge du peuplement (Becerra et al., 2005; Burke et al., 2009; Tedersoo et al., 2009; Cox et al., 2010; Pölme et al., 2013; Roy et al., 2013).

Bien que des ECMs aient été identifiées sur *Gilbertiodendron ogoouense* et *Gilbertiodendron* sp. dans des forêts mixtes du Cameroun (Tedersoo et al., 2011), notre étude est la première sur la diversité des ECMs et des champignons EM de *G. dewevrei* et leur rôle potentiel pour maintenir la monodominance de *G. dewevrei* dans une forêt tropicale du sud-est du Cameroun. *G. dewevrei* forme des peuplements occupant 60-90% de la canopée et y présente différentes catégories d'âge. Ceci pourrait suggérer que les arbres établis fournissent une source d'inoculum EM et peut-être même du C et N pour les semis à travers les RMCs. Pour déterminer le potentiel d'inoculum EM du sol, nous avons identifié les communautés de champignons EM partagées entre les arbres et leurs semis. Deux questions se posent: (i) les arbres et les semis partagent-ils des espèces fongiques EM communes? (ii) les propriétés du sol structurent-elles les communautés fongiques EM des différentes catégories d'âge de *G. dewevrei*?

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Sites d'étude et plan d'échantillonnage

Notre étude a été conduite durant la saison humide de 2009 à 2012 dans une zone forestière située entre le parc national de Nki et la Réserve de la Faune du Dja au sud-est du Cameroun (Figure 7). L'étude a été menée dans une forêt humide d'environ 8 ha et localisée près du village Nkondon I situé à 66 km à l'Est de la réserve de Faune du Dja et à 6 km du sud-est du fleuve Dja. La pluviométrie annuelle varie entre 1500 et 1700 mm d'Août à Novembre. Dans cette région, les températures moyennes annuelles varient entre 23,7° et 24,3°C (Sonké, 1998). Les sols sont de type argileux, acides, pauvres en nutriments et riches en litière peu décomposée (McGinley, 2008 ; Torti et al., 2001). Le site d'étude est densément boisée par des peuplements monodominants à *G. dewevrei* (>70% des arbres de la canopée) partageant plusieurs traits caractéristiques d'autres forêts monodominantes décrites dans la forêt Ituri en République Démocratique du Congo : une canopée uniforme, une litière épaisse, une fructification abondante avec de grosses graines, la présence de sporophores et d'ECMs (Hart, 1995; Torti et Coley, 1999). Il a également été remarqué une forte

régénération des semis tolérant la faible luminosité dans le sous-bois et la présence de nombreux individus d'âges intermédiaires au côté des individus adultes. L'homogénéité de la canopée contribue à l'ombrage du sous-bois dans lequel *G. dewevrei* est dominant dans toutes les catégories d'âge (Torti et Coley, 1999; Torti et al., 2001).

Trois sites représentatifs (0,5 ha par site) ont été choisis au hasard dans les 8 ha, à savoir S1 (2°49'02.4''N, 13°56'54.8''E), S2 (2°49'30.6''N, 13°56'40.2''E) et S3 (2°49'53.2''N, 13°56'18.2''E), distants entre eux d'au moins 1 km. Chaque site a été divisé en cinq parcelles de 100 m x 10 m pour identifier, compter et mesurer les trois principales catégories d'âge de *G. dewevrei* (Hart, 1990). Le nombre et le diamètre moyen à hauteur de poitrine ont été déterminés chez les semis, les arbres intermédiaires et les grands arbres dans chaque parcelle (Tableau 7).

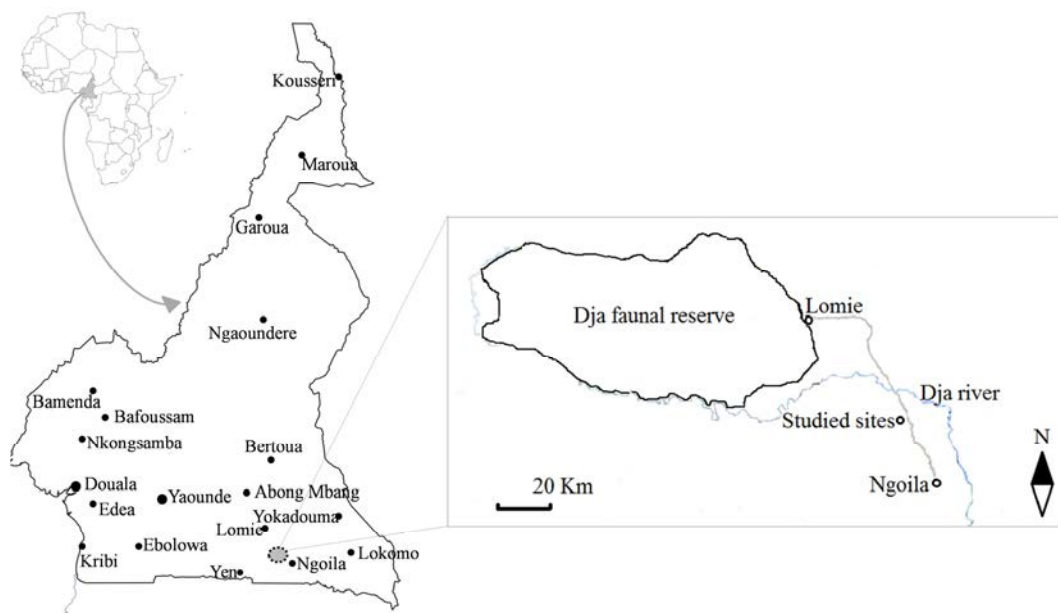


Figure 7: Localisation des sites d'étude dans le sud-est du Cameroon.

(source : <https://www.google.sn/maps/place/R%C3%A9serve+Du+Dja/@3.15,12.9824905,9z> ; https://d-maps.com/carte.php?num_car=23147&lang=fr ; le 10 Juin 2017).

Tableau 7 : Nombre moyen d'individus de 3 catégories d'âge de *Gilbertiodendron dewevrei*, et leur diamètre moyen à hauteur de poitrine (dbh, n = 18 pour les arbres intermédiaires et les grands arbres, n = 144 pour les semis dans les trois sites étudiés).

Principales catégories d'âge ¹	Nombre moyen d'individus de <i>G. dewevrei</i> par site	dbh moyen (cm)
Semis	>2500 dans S1, >3212 dans S2 et >2869 dans S3	$<0.7 \pm 0.2$
Arbres intermediaires	56 dans S1, 54 dans S2 et 58 dans S3	23.4 ± 10.6
Grands arbres	43 dans S1, 49 dans S2 et 47 dans S3	184.5 ± 51.5

¹Les semis ont un diamètre au collet $<0,7$ cm et une hauteur <1 m. Les grands arbres et les arbres intermédiaires sont définis par leur diamètre moyen à hauteur de poitrine (dbh, mesuré à 1,3 m; Hart, 1995) variant respectivement de 144,6 à 191,5 cm et de 17,3 à 37,3 cm.

2.2. Analyse physico-chimique des sols

Dans chaque site, trois échantillons, issus d'un mélange de 20 carottes de sol (profondeur 0-30 cm) ont été séchés à l'air, passé à travers un tamis à mailles de 2 mm, et analysés au laboratoire LAMA (US Imago, IRD, Dakar, Sénégal, certifiée ISO 9001 2000; Tableau 8). Les proportions de sable, de limon et d'argile ont été déterminées par tamisage et sédimentation selon la méthode de Gee et Bauder (1986). Le C total et le N total ont été obtenus par le système de combustion d'éléments ThermoFinnigan flash EA 1112 (ThermoFinnigan, France). Les NO_3^- , NH_4^+ , le P total et le P disponible ont été analysés à l'aide d'un auto-analyseur Technicon 3 (SEAL Analytical Inc., Wisconsin ; Dabin, 1965). Les cations échangeables (Ca^{++} , Mg^{++} , K^+ et Na^+) ont été déterminés (Thomas, 1982). Le pH du sol a été déterminé au moyen du pH-mètre Cyberscan PH6000 (EUTECH Instruments).

2.3. Stratégie d'échantillonnage et de morphotypage des ECMs

Dans chaque site, les ECMs ont été échantillonnées sur 6 grands arbres, 6 arbres intermédiaires et 48 semis au cours de la saison des pluies de 2010 (Tableau 7). Les grands arbres et les arbres intermédiaires échantillonnés ont été distants d'au moins 8 m les uns des autres. Pour chaque grand arbre ou arbre intermédiaire, 8 carottes de sols ont été prélevées par l'insertion d'une

tarière de 15 cm de diamètre à une profondeur de 30 cm (environ 300 g de sol frais) à l'endroit où les semis ont été localement absents. Les semis (6-15 feuilles, hauteur <1m) ont été choisis au hasard et entièrement récoltés en creusant avec une pelle (largeur 20 cm et 28 cm de profondeur) pour récupérer environ 300 g de sol frais. Toutes les carottes ont été conservées à 4 ° C avant le traitement (à moins de 4 jours). Au total, 288 carottes de sols contenant des racines des grands arbres ou des arbres intermédiaires et 144 systèmes racinaires des semis ont été traités. Les systèmes racinaires de semis ont été soigneusement trempés dans l'eau pour éliminer les racines non connectées. Toutes les racines ont été délicatement lavées sur un tamis de 250 µm sous l'eau du robinet, dispersées dans un conteneur d'eau, et examinées sous un microscope de dissection au grossissement 10x pour trier les apex racinaires EM. Les nombres d'ECM et d'apex racinaires non-colonisés ont été comptés afin de déterminer le pourcentage de colonisation EM. Ensuite, nous avons sous-échantillonné au hasard pour les analyses moléculaires 15 apex racinaires EM des grands arbres et arbres intermédiaires, et deux apex racinaires EM par semis (soit 96 apex racinaires EM par site). Ces 828 échantillons ont individuellement été stockés dans un tampon CTAB (CTAB 2X: 50 ml de 1,0 M tris-HCl pH 8, 140 ml de 5 M NaCl, 50 ml de 0,25 M EDTA pH 8, 10 g de CTAB, eau distillée jusqu'à 500 ml) à -20 °C jusqu'à extraction d'ADN.

2.4.Echantillonnage et identification des sporophores

Tous les sporophores épigés de genres EM putatifs ont été recueillis sur une période de 2-3 semaines couvrant les saisons des pluies de 2009, 2010, 2011 et 2012. Les sporophores ont été identifiés d'après les descriptions de Heinemann (1956, 1972, 1980), Singer (1965), Heinemann et Rammeloo (1980), Buyck (1993) et Verbeken et Walley (2010). Quelques représentants de chaque espèce ont été séchés à 50°C, et déposés à l'herbier de l'Institut de Recherche Agricole pour le Développement (Cameroun), au Jardin Botanique de Meise (Belgique) et à l'Université de Ghent (Belgique). Pour l'analyse moléculaire, un petit morceau de tissu frais du chapeau d'un sporophore de chaque espèce a été prélevé et stocké dans un tampon CTAB 2X à -20°C jusqu'à extraction d'ADN.

2.5. Extraction de l'ADN et séquençage de la région ITS

L'ADN des sporophores et des ECM a été extrait en utilisant le kit d'extraction Extract-N-Amp™ Plant PCR Kits (Sigma-Aldrich, St. Louis, USA). Les échantillons ont été placés dans une microplaque de 96 puits contenant 25 µl de tampon d'extraction (E) et incubés dans un thermocycleur à 95°C pendant 10 min. Après incubation, 50 µl d'un tampon de dilution (D) ont été ajoutés par puits

et l'ADN extrait a été stocké à 4°C. L'amplification par PCR de la région ITS de l'ADN ribosomique été réalisée en utilisant le mélange de réaction REDTaq® Ready Mix™ PCR Reaction Mix de Sigma-Aldrich. Chaque réaction de PCR contenait 10 µl de la REDTaq Ready Mix 5X (MgCl₂, des dNTP, des stabilisants, et la Taq ADN polymerase), 1 µl de chaque amorce ITS1-F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3') et ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') chacune à 10 µM, 7 µl d'eau stérile et 1 µl de la matrice d'ADN. Lorsque cette amplification a échoué, nous avons remplacé ITS4 par ITS4B (5'-CAGGAGACTTGTACACGGTCCAG-3') spécifique aux basidiomycètes, car les champignons EM avérés appartiennent principalement à ce taxon, tandis que l'ADN contaminant est souvent parmi les ascomycètes (Henry et al., 2015). Les contrôles négatifs (pas de matrice d'ADN) ont été testés pour la contamination par l'ADN dans les réactifs. Le programme d'amplification PCR a compris une dénaturation du fragment d'ADN à 94°C pendant 4 minutes, suivie de 35 cycles constitués chacun d'une dénaturation à 94°C pendant 30 secondes, d'une hybridation des amorces à 53°C pendant 1 minute et d'une élongation à 72°C pendant 1 minute, puis une étape finale à 72°C pendant 10 minutes termine le processus d'amplification. Les produits de PCR ont été séquencés à partir des deux brins en utilisant les amorces de PCR. Les séquences d'ADN sens et non-sens ont été éditées et corrigées manuellement en utilisant la CodonCode Aligner v.4.1.1 (LI-COR, Inc., Massachusetts), et les séquences corrigées ont été soumises dans Genbank (numéros d'accèsion KR819005-KR819138). Les comparaisons par paires de séquences proches ont été effectuées pour déterminer le pourcentage de dissemblance pour chaque séquence en utilisant la version MEGA 6.06 (Tamura et al., 2013), et les séquences ont été scindées en unités taxonomiques opérationnelles (OTUs) en regroupant les séquences ayant un niveau de similarité de plus de 97%. Pour la détermination taxonomique, les séquences EM ont été comparées aux sporophores identifiés dans cette étude et à la base de données GenBank en utilisant l'algorithme BLAST-N. L'identification des OTUs au niveau de l'espèce a été atteinte à chaque fois qu'une séquence d'espèce connue est tombée dans l'OTU; autrement, l'affiliation provisoire a été faite au niveau de la famille ou du genre en inspectant les séquences de GenBank les plus proches.

2.6. Analyses statistiques

L'analyse de variance (ANOVA) a été réalisée en utilisant le logiciel XLSTAT 2010 (Addinsoft SARL, Paris) pour tester les différences dans les valeurs des propriétés du sol entre les trois sites étudiés. Des différences significatives ont été révélées par le test de Newman-Keuls (erreur α de type I fixée à 0.05 pour tous les tests). Pour caractériser l'échantillonnage des OTUs et des espèces fongiques EM des ECMs et sporophores, les courbes d'accumulation d'espèces ont été

établies avec le logiciel EstimateS v.9.1.0 (Colwell, 2013). Ce logiciel a aussi permis de calculer les estimateurs de la richesse spécifique (jackknife 1) et les indices de diversité (Fisher alpha et Shannon). L'effet du site, de la catégorie d'âge et leur interaction, et l'effet des propriétés du sol, sur la composition de la communauté fongique EM, ont été estimés à l'aide d'une analyse perMANOVA (analyse multivariée permutationnelle de la variance, Anderson, 2001) en utilisant la fonction Adonis du package R vegan 2.2-1 (Oksanen et al., 2015). Pour visualiser les différences dans la composition de la communauté fongique EM testée par perMANOVA, nous avons utilisé une coordination NMDS (analyse multidimensionnelle non métrique) en utilisant le package R Vegan. Pour chaque facteur significatif détecté par perMANOVA (site et catégorie d'âge), nous avons calculé une perMANOVA par paires (Anderson, 2001) sur des sous-échantillons équilibrés. Par exemple, pour tester la différence de composition fongique EM entre les sites S1 et S2, nous avons échantillonné le nombre maximum d'individus dans chaque site tout en gardant le nombre d'échantillons par site égal. L'abondance relative des taxons EM a été calculée comme le rapport du nombre d'ECM ou de sporophores d'un taxon donné sur le nombre total d'ECM ou de sporophores. La fréquence relative des lignées fongiques a été calculée comme le rapport entre le nombre d'occurrence d'une lignée donnée sur l'occurrence totale des lignées.

3. RESULTATS

3.1. Propriétés physiques et chimiques des sols

Le sol (profondeur 0-30 cm) dans les trois sites était de type sablo-limono-argileux (Tableau 8). Cependant S1 et S2 ont eu moins d'argile mais plus de limon et de sable que S3. Il y a eu environ 3 fois plus de NH_4^+ que de NO_3^- dans tous les sites et le taux de nitrification (nitrate en pourcentage de la somme de NH_4^+ et de NO_3^-) était semblable dans tous les sites (allant de 23 à 28). S1 et S2 ont eu des concentrations plus élevées de NH_4^+ et de NO_3^- que S3. Les concentrations de P labile ont été faibles avec des différences significatives entre les sites. Les teneurs en N total, P total et C total, le C/N, et les cations échangeables (K^+ , Ca^{++} , Mg^{+++} et Na^+) n'ont pas différé significativement entre les trois sites. Le pH du sol a été acide ($\text{pH} = 3.5$ à 3.7), sans différences significatives entre les sites.

Tableau 8 : Propriétés physiques et chimiques des sols des trois sites étudiés (n=3 répétitions par site; les nombres en gras indiquent une différence significative entre site à P<0.05).

	Site1	Site2	Site3	P-value
Argile (%)	30.2	30.3	37.5	<0.0001
Limon (%)	30.5	29.7	24.7	<0.0001
Sable (%)	37.5	35.5	35.0	0.010
N total (%)	0.17	0.16	0.16	0.478
N (NO ₃) (ppm)	17.9	16.3	10.4	<0.0001
N (NH ₄) (ppm)	45.9	44.9	33.9	<0.0001
P total (%)	133.2	137.0	138.0	0.717
P-Olsen (ppm)	12.5	7.2	3.2	<0.0001
C total (%)	1.9	1.9	1.8	0.713
C/N	10.7	11.5	11.1	0.116
K (mEq 100 g ⁻¹ soil)	0.23	0.23	0.24	0.659
Ca (mEq 100 g ⁻¹ soil)	0.21	0.19	0.23	0.552
Mg (mEq 100 g ⁻¹ soil)	0.19	0.19	0.19	0.798
Na (mEq 100 g ⁻¹ soil)	0.05	0.05	0.04	0.089
CEC (mEq 100 g ⁻¹ soil)	11.1	10.9	10.8	0.932
pH (H ₂ O)	3.7	3.5	3.6	0.115
pH (KCl)	3.4	3.4	3.4	0.499

3.2. Identification des sporophores

Les 1030 sporophores échantillonnés (Tableau 9) ont représenté 11 lignées fongiques EM (10 Basidiomycètes et 1 de Ascomycète ; Figures 8 et 9) : */russula-lactarius-lactifluus* a contribué à la plupart des espèces (21 *Russula*, 4 *Lactifluus* et 1 *Lactarius*), suivi de */boletus* (5 *Xerocomus*, 4 Boletaceae, 2 *Tylopilus* et 1 *Pulveroboletus*), */amanita* (5 *Amanita*), */cantharellus* (5 *Cantharellus*), */clavulina* (4 *Clavulina*), */ramaria-Gautieria* (2 Gomphaceae), */cortinarius* (1 *Cortinarius*), */pisolithus-scleroderma* (1 *Scleroderma*), */thelephora-tomentella* (1 *Thelephora*), */tricholoma* (1 *Pseudobaeospora*) et */tuber-helvella* (1 *Helvella*). Selon le site, 5 à 9 lignées fongiques EM ont fructifié et */russula-lactarius-lactifluus* suivi par */boletus* ont présentés les espèces les plus fructifères (Figure 8). L'identification morphologique et moléculaire des sporophores (Numéros d'accession Genbank dans Tableau 10, annexe) a montré 59 taxons fongiques EM dominés par les espèces *Russula concolora*, *R. diffusa*, *Russula* sp.16, *Russula* sp.15, Boletaceae 4, *Russula* sp.5, *Lactifluus sesemotani* et *Russula* sp. 2, contribuant chacun à plus de 3% de l'abondance totale des sporophores

(Figure 10). Au niveau spécifique, les communautés fongiques EM ont révélé une composition non uniforme pour les trois sites avec 14 à 34 espèces recensées par site (Figure 10), et un nombre d'espèces fongiques EM partagées par paires de sites allant de 6 (S1 et S2) à 12 (S1 et S3). Les courbes d'accumulation ont atteint une asymptote (Figure 11), indiquant que la diversité fongique sporulante a été bien recensée durant 4 années dans tous les sites.

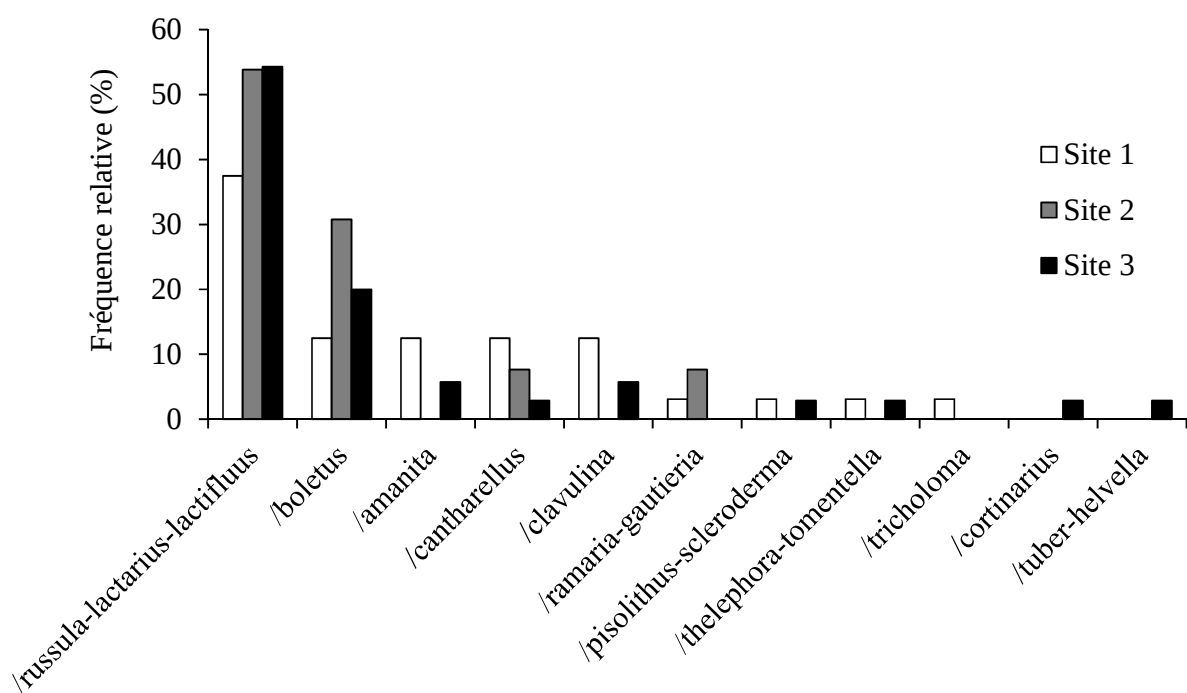


Figure 8 : Distribution des lignées fongiques EM des sporophores à chaque site.



Figure 9 : Sporophores récoltés sous *Gilbertiodendron dewevrei*: (a) *Cantharellus congolensis* Beeli, (b) *Cantharellus rufopunctatus* var. *rufopunctatus* (Beeli) Heinem. , (c) *Clavulina* sp.1, (d) Gomphaceae sp.1, (e) *Lactifluus pelliculatus* (Beeli) Buyck, (f) *Lactarius melanogalus* Heim., (g) *Lactifluus longipes* (Verbeken) Verbeken, (h) *Lactifluus sesemotani* (Beeli) Buyck, (i) *Pulveroboletus aberrans* Heinem. & Goss.-Font., (j) *Russula concolora* Buyck, (k) *Russula diffusa* Buyck, (l) *Russula* sp.4, (m) *Russula subfistulosa* var. *apsila* Buyck, (n) Thelephoraceae sp., (o) *Tylopilus* sp.3, (p) *Xerocomus virescens*.

Tableau 9 : Nombre d'apex racinaires EM échantillonnés et de taxons fongiques EM (OTUs) obtenus, pourcentage de colonisation d'apex racinaires EM, richesse spécifique et indices de diversité des semis (S), arbres intermédiaires (I) et des grands arbres (G) de *G. dewevrei* dans une forêt humide tropical au sud-est du Cameroun.

	Site 1			Site 2			Site 3			Tous les sites		
	S	I	G	S	I	G	S	I	G	S	I	G
Nombre d'apex racinaires observés	8604	6607	9420	4681	3919	3789	5803	3455	3610	19088	13981	16819
Pourcentage de colonisation EM	92.9% a	83.4% b	87.6% c	91.3% a	85.3% b	94.2%ab	94.5% a	88.1% b	85.5% b	92.9% a	85.0% b	88.5% b
Nb. d'apex racinaires EM extraits	96	90	90	96	90	90	96	90	90	288	270	270
Nb. de séquences	78	81	72	72	67	61	74	59	65	224	207	198
Nb. d'OTUs	33	45	38	24	42	33	29	41	35	65	68	63
Nombre d'OTUs raréfiés	29.2±2.4	38.5±2.6	33.5±4.4	21.7±2.9	38.7±4.2	32.5±2.5	25.5±3.1	41.0±5.0	33.8±1.7	62.0±3.8	67.3±2.5	63.0±2.2
Estimateur de richesse Jackknife1	43.2±3.2	60.0±3.7	54.8±3.6	32.8±3.0	63.9±3.8	46.7±3.3	40.0±3.3	69.5±3.8	46.9±3.2	85.9±4.6	84.1±4.0	76.9±3.6
Indice de diversité de Shannon	3.1±0.1	3.6± 0.0	3.3±0.1	2.6±0.1	3.5±0.0	3.4±0.0	2.9±0.1	3.6± 0.0	3.4±0.0	3.7±0.0	4.0±0.0	4.0± 0.0
Indice de diversité Fisher alpha	23.0±5.1	48.6±12.3	32.7±7.7	12.5±2.6	48.9±12.4	29.7±6.8	17.1±3.7	59.6±15.9	33.2±7.8	31.9±3.6	36.0±4.1	30.9±3.5
Nb. de sporophores ^c	388			198			444			1030		
Nb. d'espèces fructifiantes ^c	32			14			34			59		
OTUs communs ^d	12.7 %			9.2 %			19.0 %			65.3 %		
Similarité entre communautés fongiques hypogés/épigés ^e	40.6 %			50 %			32.3 %			25.4 %		

^a Dans chaque site, les pourcentages suivis de lettres différentes sont significativement différents.

^b Nombre d'OTUs raréfiés à n=59 séquences pour chaque site et n=198 séquences pour tous les sites respectivement.

^c Collectés entre 2009 et 2012.

^d Pourcentage des OTUs apparaissant à la fois sur les semis, les arbres intermédiaires et les grands arbres à chaque site.

^e Pourcentage des OTUs trouvés sur les racines et correspondant aux espèces formant des sporophores à chaque site.

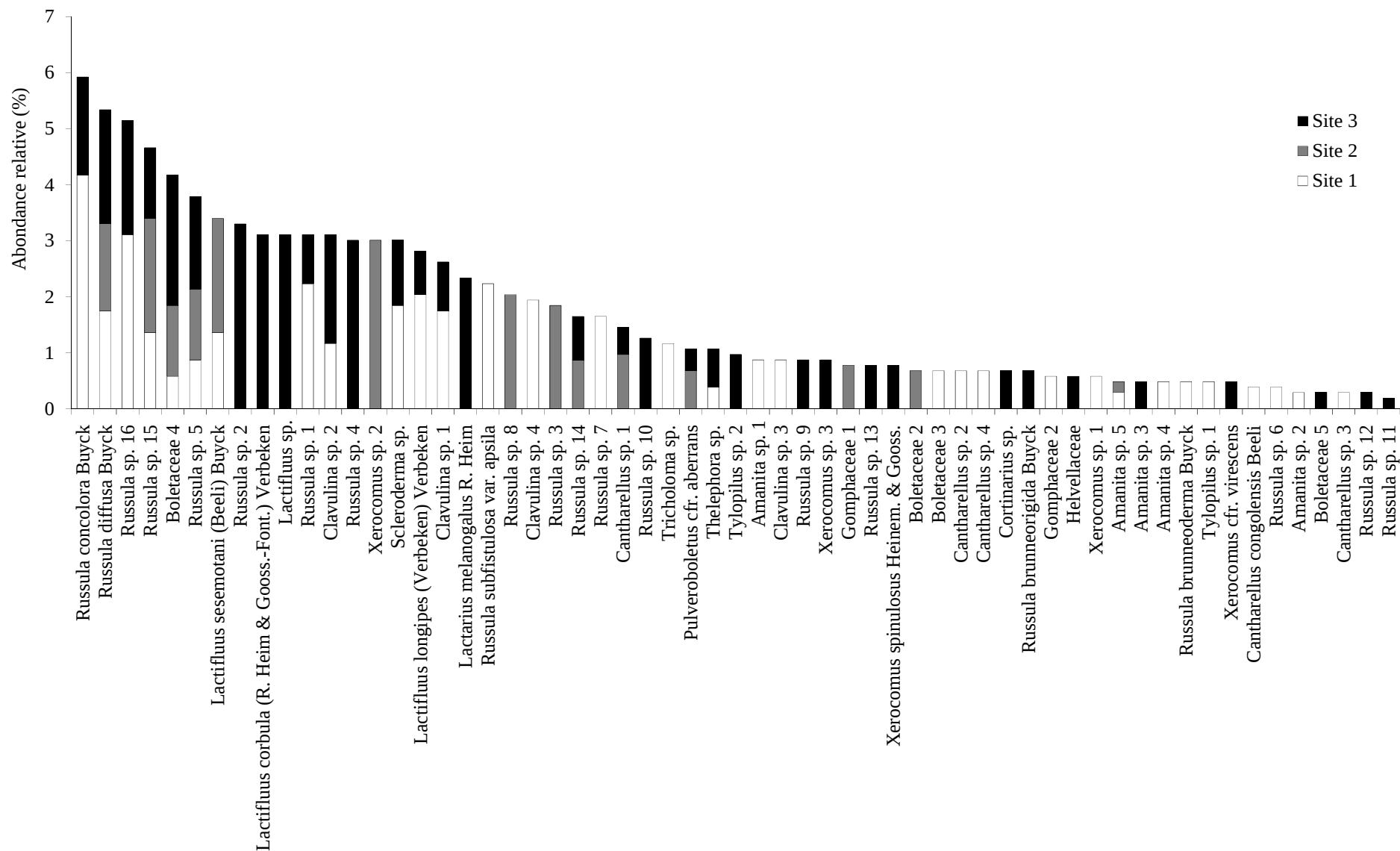


Figure 10 : Distribution des taxons fongiques EM trouvés parmi les sporophores dans les trois sites.

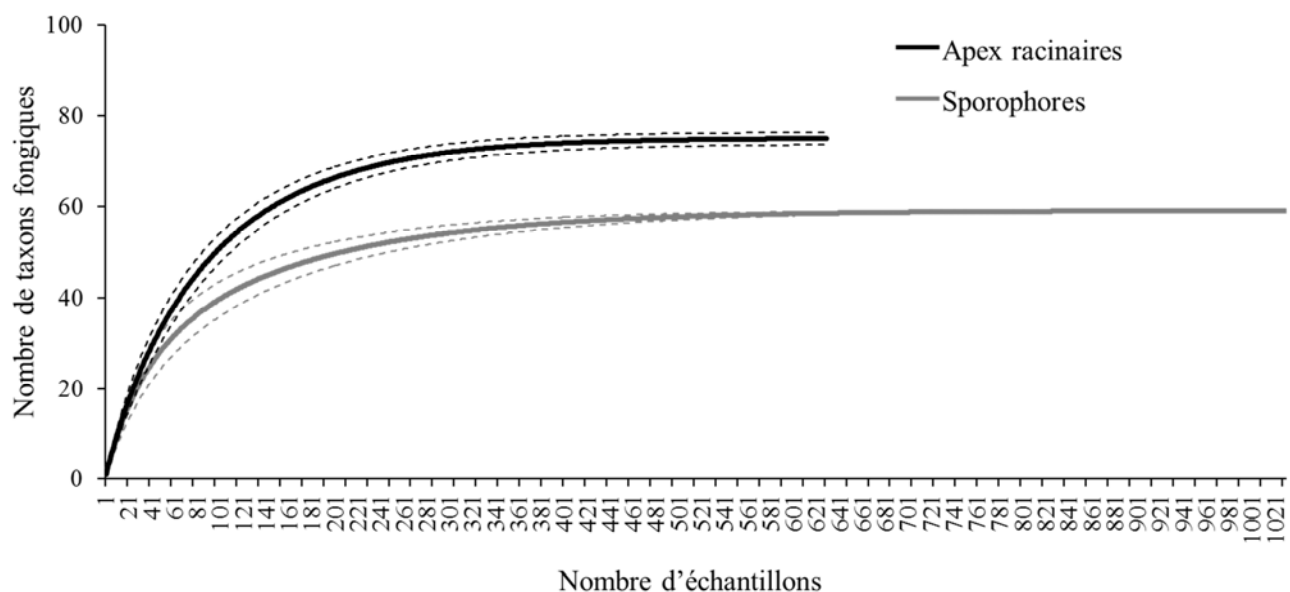


Figure 11 : Courbes d'accumulation des taxons fongiques EM identifiés sur les apex racinaires et les sporophores à tous les sites. Les lignes en pointillés indiquent l'intervalle de confiance de 95%.

3.3. Identification morphologique et moléculaire des ECMs

Dans l'ensemble des sites, 49 888 apex de racines EM groupés en 34 morphotypes EM (ont été observés à partir des semis, des arbres intermédiaires et des grands arbres, et le pourcentage de mycorhization racinaire a varié entre 83,4 et 94% selon la catégorie d'âge de l'arbre (Tableau 9). Les racines observées ont été classées en 34 morphotypes et le morphotype Duveteux blanc a été le plus abondant (Figure 12 ; Tableau 11, annexe). A partir des 828 apex racinaires EM sous-échantillonnés pour l'analyse de l'ADN, 629 (76%) ont été séquencés avec succès et révélé 75 OTUs distincts (Tableau 9) appartenant à 11 lignées fongiques EM différentes (Figure 13). Les 75 taxons fongiques EM identifiés ont inclus 68 basidiomycètes (90,7% de l'abondance totale des OTUs) et 7 ascomycètes (9,3%, Figure 14). Parmi ces basidiomycètes, la lignée /*russula-lactarius-lactifluus* a contribué le plus (40% de tous les OTUs), suivie par /*thelephora-tomentella* (23%), /*sebacina* (12%), /*clavulina* (8%), /*amanita* (2,5%), /*boletus* (2,5%) et /*cantharellus* (2,5%). Parmi les ascomycètes, les lignées les plus représentées ont été /*marcelleina-peziza gerardii* (4%), /*sordariales* (2,5%), /*elaphomyces* (1,5%) et /*helotiales* (1,5%). L'abondance des OTUs sur les apex racinaires a varié selon le site (Figure 15) : parmi les OTUs représentant > 5% du total des apex, *Thelephoraceae* 2 a dominé S1, *Russula* sp.5, *Thelephoraceae* 1 et *Thelephoraceae* 2 ont dominé S2, tandis que *Russula* sp.16, *Russulaceae* 11, *Russula* sp.13 et *Sebacinaceae* 2 ont dominé S3 (Figures 14 et 15). Parmi les 75 OTUs détectés, seuls 15 (20% de l'abondance totale des OTUs) ont été appariés aux espèces de

sporophores (Figure 16), i.e. neuf espèces de *russula-lactarius-lactifluus*, trois de */clavulina*, une de */amanita*, une de */boletus* et une de */thelephora-tomentella*. La similitude entre les taxons fongiques épigés et hypogés dans chaque site a varié de 32,3 et 50% (Tableau 9). En considérant les OTUs de tous les sites et tous les échantillons, les courbes d'accumulation des espèces ont atteint une asymptote, suggérant que la communauté a été échantillonnée avec succès à cette échelle (Figure 11).

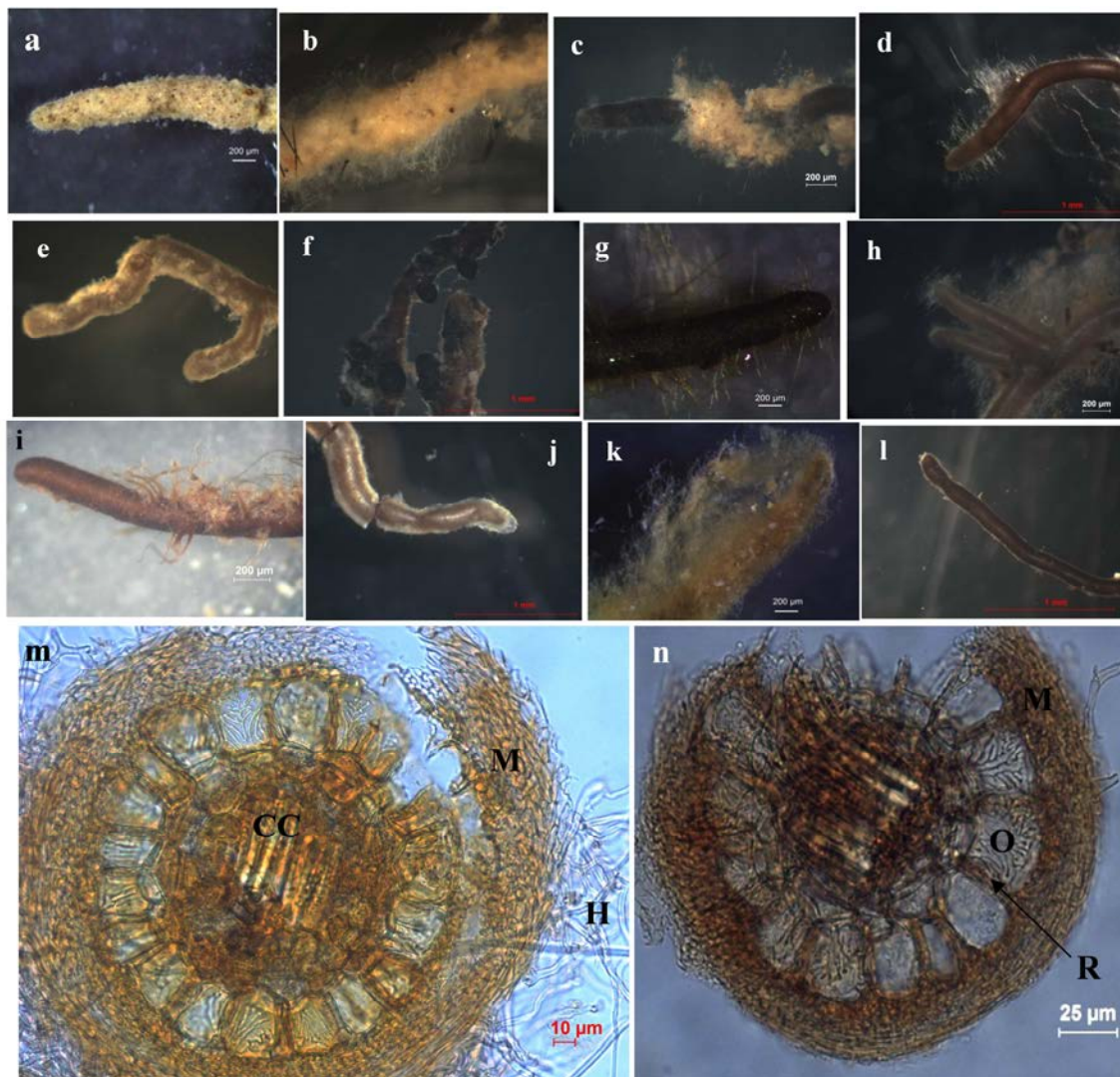


Figure 12 : Photos de quelques morphotypes EM identifiés sur les racines de *G. dewevrei* dans trois sites au sud-est Cameroun. a, b : duveteux blanc ; c : Brun foncé lisse décoiffé ; d : brun clair poilu ; e : décoiffé marron ; f : noir lisse ; g : brun foncé poilu ; h : brun foncé poilu avec touffe par endroit ; i : brun foncé décoiffé avec de longs poils ; j : brun clair translucide ; k : brun poilu ; l : brun foncé lisse ; m : coupe transversale du morphotype duveteux blanc présentant un mateau fongique ; n : coupe transversale du morphotype brun clair poilu présentant le réseau de hartig et ses ornements ; CC= cylindre central, H= hyphes (poils), M= manteau fongique, O= ornementation du réseau de Hartig, R= réseau de Hartig.

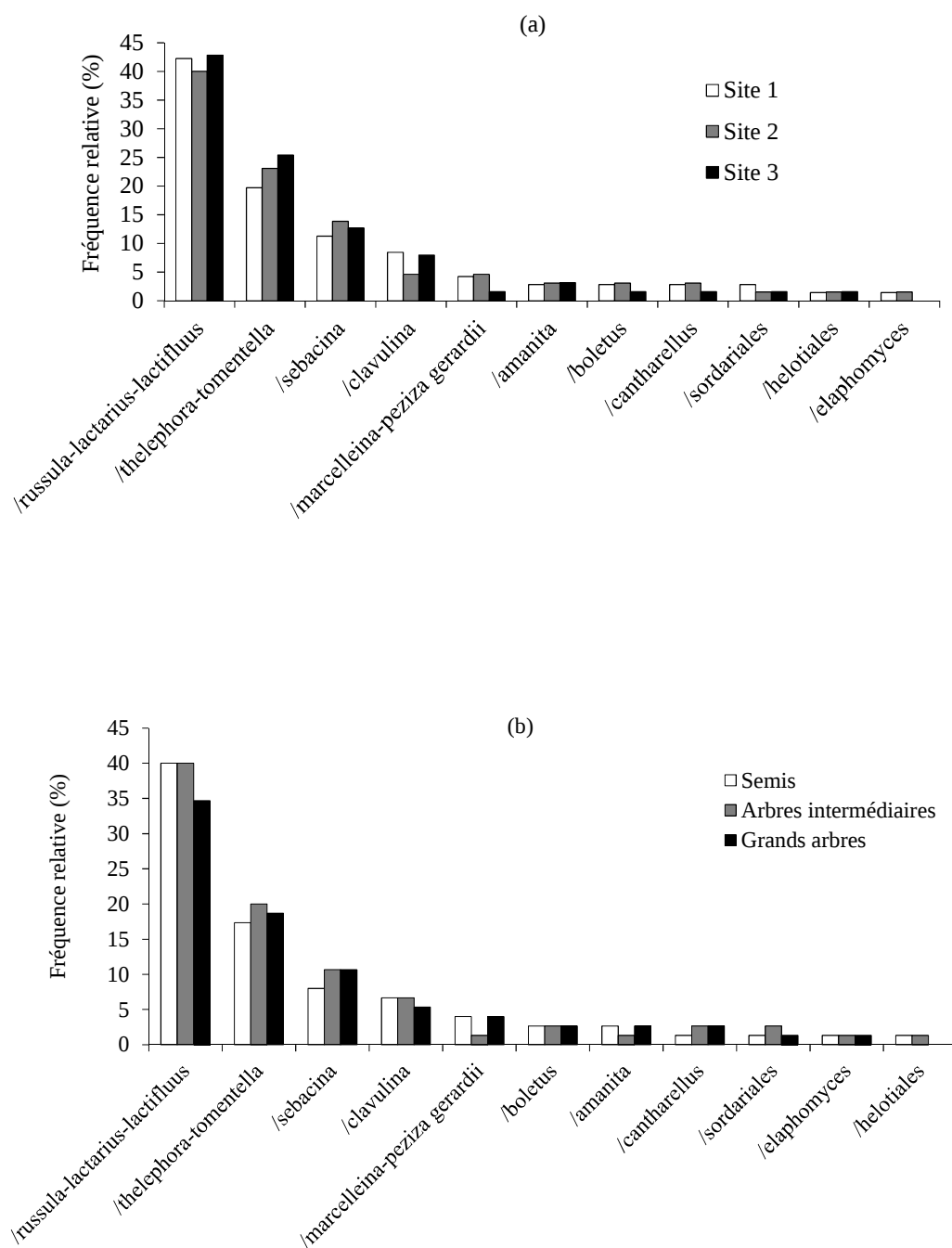


Figure 13 : Distribution des lignées fongiques EM sur l'ensemble des apex racinaires traités à chaque site (a) et sur les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres à tous les sites (b).

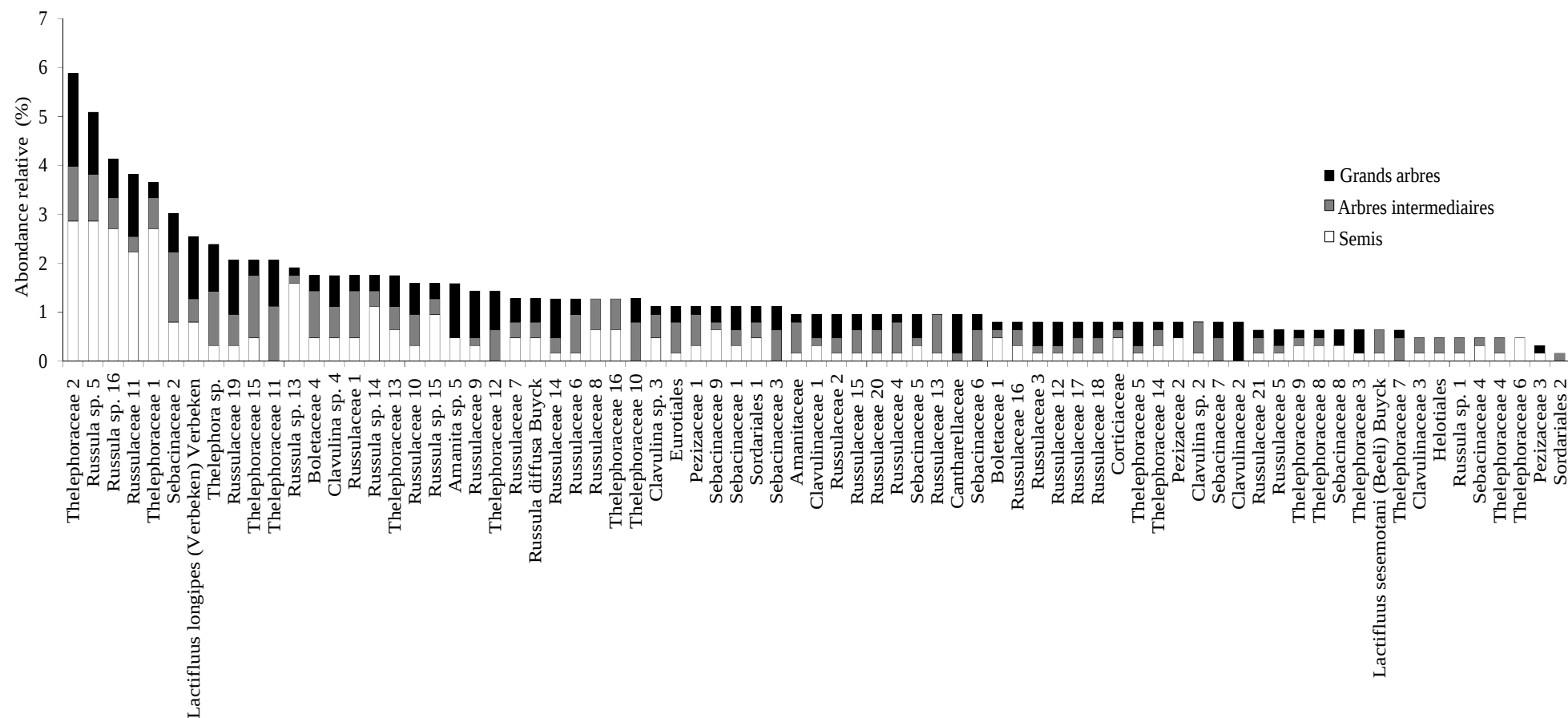


Figure 14 : Distribution des taxons fongiques EM sur les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres de *G. dewevrei* à tous les sites.

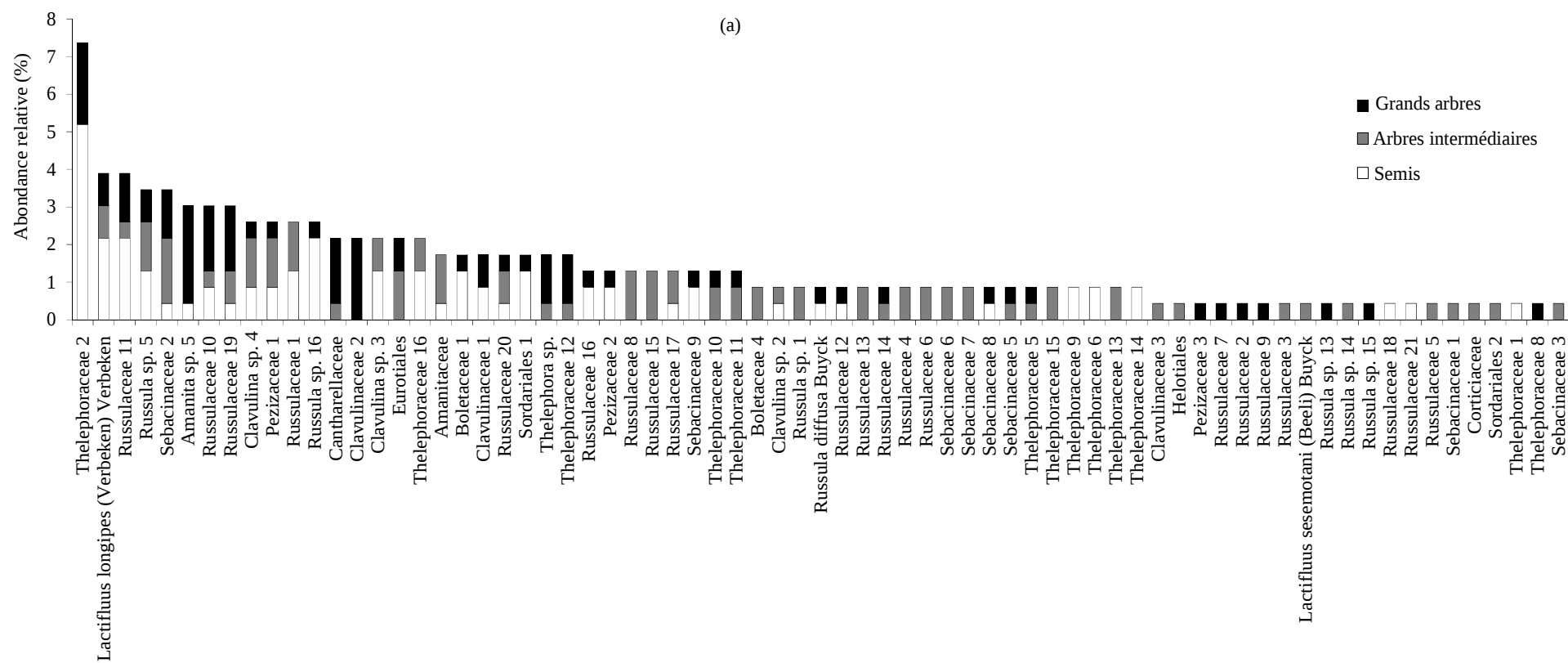


Figure 15 : Distribution des taxons fongiques EM sur les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres de *G. dewevrei* au site 1 (a), site 2 (b) et site 3 (c).

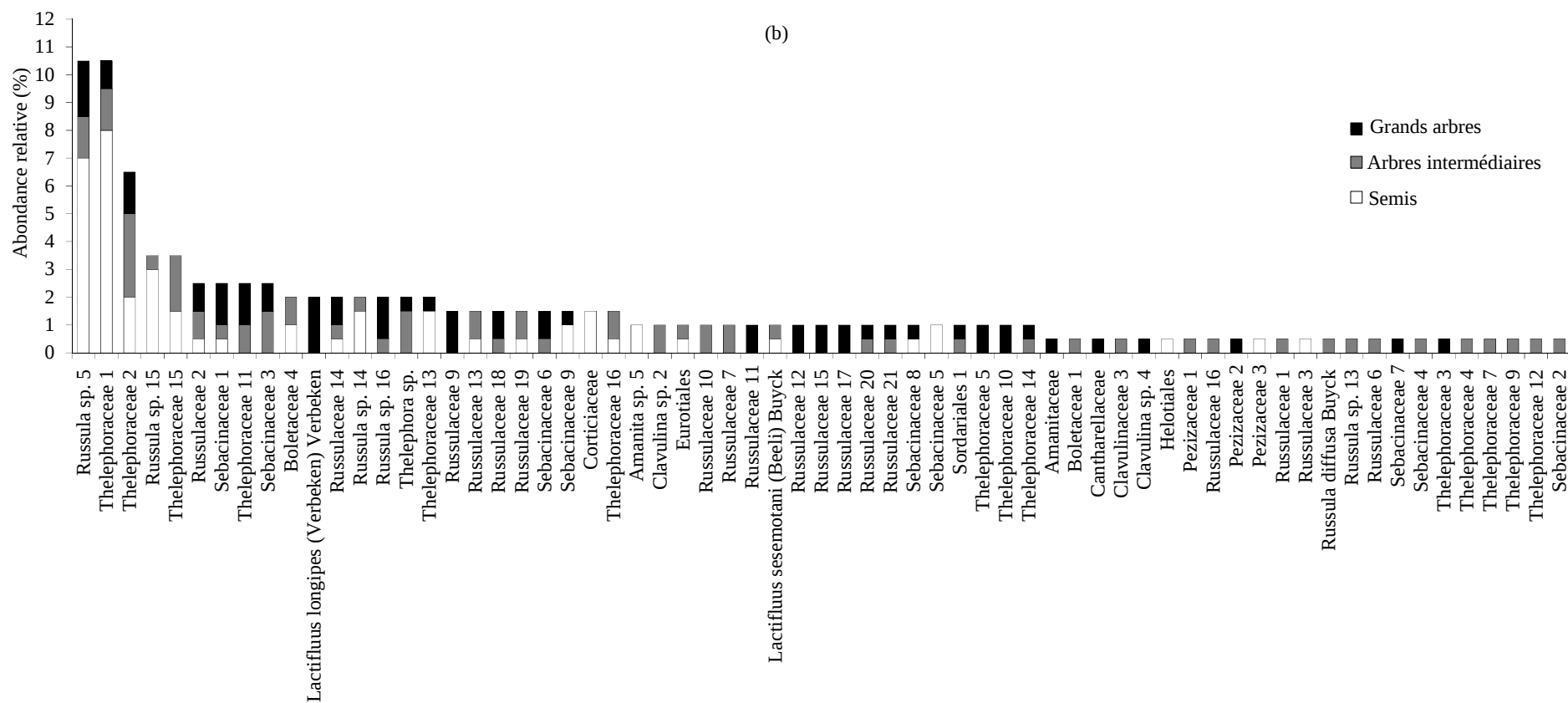


Figure 15 (suite) : Distribution des taxons fongiques EM sur les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres de *G. dewevrei* au site 2 (b).

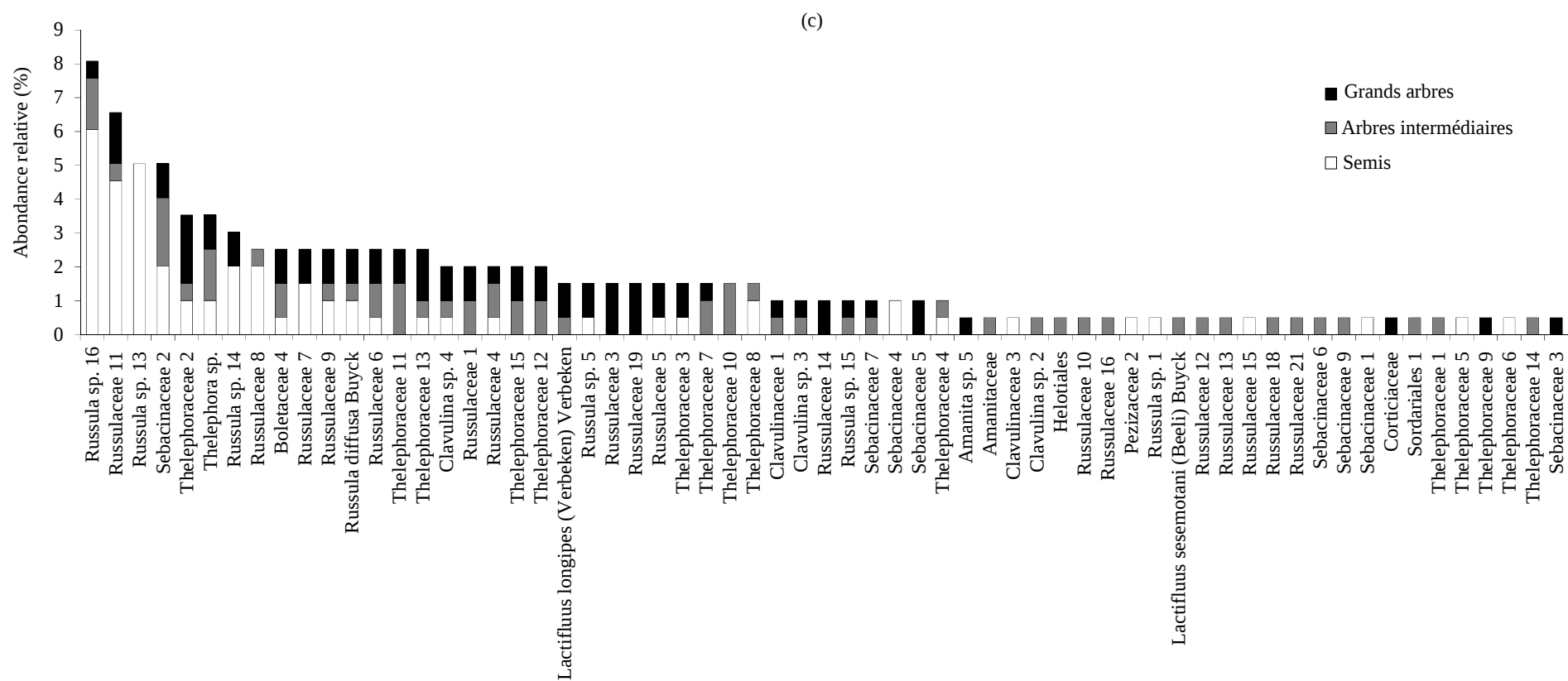


Figure 15 (suite) : Distribution des taxons fongiques EM sur les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres de *G. dewevrei* au site 3 (c).

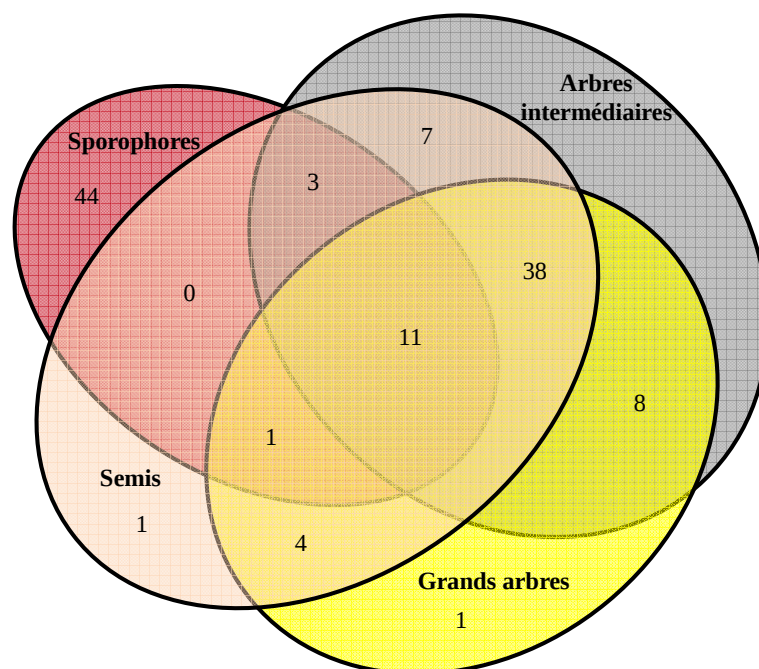


Figure 16 : Diagramme de Venn montrant le nombre d'OTUs partagés par les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres de *G. dewevrei* et les sporophores.

3.4. Distribution EM parmi les sites étudiés

Le nombre d'OTUs détectés sur les racines a été respectivement de 71, 65 et 63 à S1, S2 et S3 (Tableau 9; Figure 15). Les courbes d'accumulation des espèces ont indiqué que la communauté fongique EM n'a pas été échantillonnée de façon exhaustive dans chaque site (Figure 17a) et qu'il n'y a pas eu de différences significatives entre les structures communautaires des espèces EM des trois sites. Cela a contrasté avec les courbes d'accumulation des sporophores qui ont montré que bien que S1 et S3 aient eu la même diversité, S2 a eu une diversité plus de 2x inférieure (Figure 17b). Bien que les trois sites ont partagé 69,3% (52/75) des OTUs sur les racines, le site a eu un effet significatif sur la composition de la communauté ($F=2,9$; $P=0,001$) sur la base de l'analyse PerMANOVA, suggérant une composition légèrement différente des espèces fongiques EM entre les trois sites (Tableau 12). La représentation NMDS de la composition fongique EM (stress = 0,09) a montré une séparation incomplète des communautés basée sur le site (Figure 18a). Bien que le site ait eu un effet sur la composition, nous n'avons constaté aucun effet significatif des propriétés du sol sur les communautés (Tableau 13).

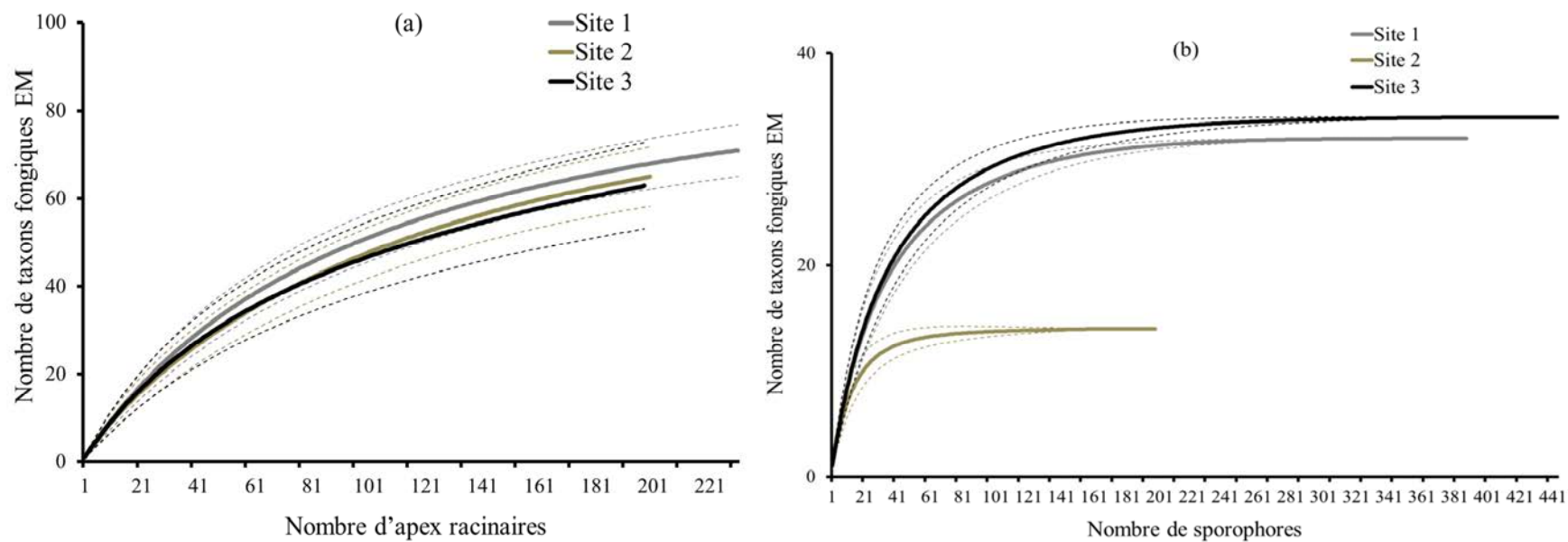


Figure 17 : Courbes d'accumulation des taxons fongiques EM identifiés sur les apex racinaires des semis, arbres intermédiaires et grands arbres (a) et parmi les sporophores (b) à chaque site. Les lignes en pointillés indiquent l'intervalle de confiance de 95%.

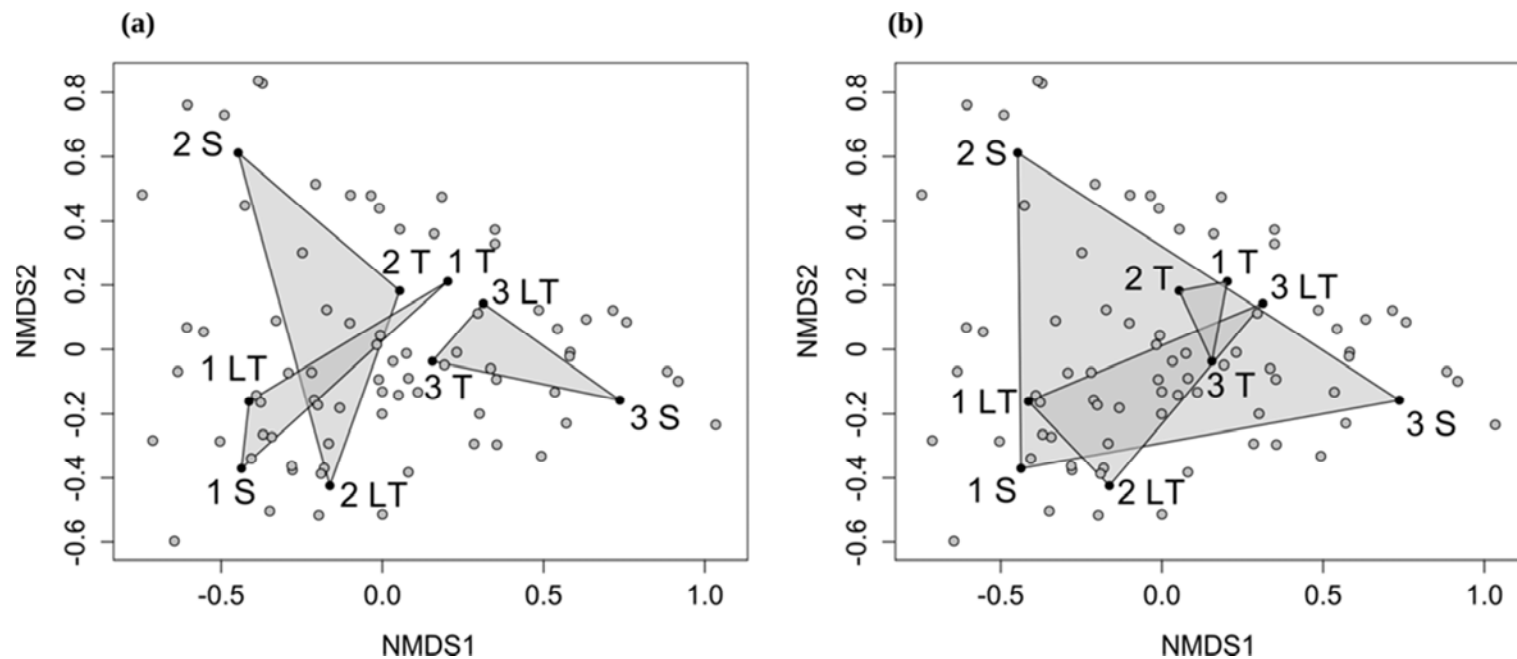


Figure 18 : Ordination non-métrique multidimensionnelle (NMDS) de la communauté fongique EM (stress = 0.09). Les deux figures représentent l'effet du site (a) et de la catégorie d'âge (b) sur la composition de la communauté fongique EM dans les semis (S), arbres intermédiaires (T) et grands arbres (LT) aux sites 1, 2 et 3. Les points ronds et gris représentent les taxons fongiques EM.

Tableau 12 : Effet du site, de la catégorie d'âge de *G. dewevrei* et de leurs interactions sur la distribution des OTUs EM (SS= somme des carrés; MS= moyenne des carrés; ***= $P<0,05$).

(a) Effet du site et de la catégorie d'âge	SS	MS	F	R ²	P
Site	2.883	1.44152	2.9904	0.00938	0.001 ***
Catégorie d'âge	2.089	1.04468	2.1672	0.00680	0.001 ***
Site x Catégorie d'âge	3.968	0.99206	2.0580	0.01291	0.001 ***
(b) Comparaison par paire					
S1 vs S2	2.080	1.03988	2.1315	0.00993	0.001***
S1 vs S3	1.437	1.43740	2.9514	0.00688	0.001***
S2 vs S3	1.022	1.02154	2.0895	0.00488	0.001***
(c) Comparaison par paire					
Semis vs grands arbres	1.111	1.11090	2.2852	0.0056	0.001***
Grands arbres vs arbres intermédiaires	0.688	0.68799	1.4008	0.00344	0.063
Semis vs arbres intermédiaires	1.320	1.32043	2.709	0.00663	0.001***

Tableau 13 : Effet des propriétés physiques et chimiques du sol sur la composition des communautés fongiques EM des apex racinaires des trois catégories d'âge de *Gilbertiodendron dewevrei* (R^2 and P value selon les analyses perMANOVA ; $P<0,05$).

	R ²	P-value
Argile (%)	0.0831	0.253
Limon (%)	0.0675	0.320
Sable (%)	0.0827	0.259
N total (%)	0.0131	0.824
N (NO ₃) (ppm)	0.0832	0.251
N (NH ₄) (ppm)	0.0542	0.417
P total (%)	0.0042	0.938
P-Olsen (ppm)	0.1086	0.156
C total (%)	0.0180	0.726
C/N	0.0253	0.655
K (mEq 100 g ⁻¹ soil)	0.0093	0.863
Ca (mEq 100 g ⁻¹ soil)	0.0022	0.962
Mg (mEq 100 g ⁻¹ soil)	0.0431	0.446
Na (mEq 100 g ⁻¹ soil)	0.0254	0.658
CEC (mEq 100 g ⁻¹ soil)	0.0018	0.971
pH (H ₂ O)	0.0052	0.913
pH (KCl)	0.0061	0.877

3.5.Composition EM des grands arbres, des arbres intermédiaires et des semis

Le pourcentage de mycorhization des racines a été significativement plus élevée pour les semis que pour les autres catégories d'âge à tous les sites (sauf pour les grands arbres à S2; Tableau 9). Les courbes d'accumulation des espèces ont indiqué que la communauté fongique n'a pas été échantillonnée de façon exhaustive dans les trois catégories d'âge de l'arbre à chaque site (Figure 17) ou à tous les sites mise en commun (Figure 19). En tout, nous avons détecté respectivement 65, 68 et 63 taxons fongiques sur les semis, des arbres intermédiaires et les grands arbres (Tableau 9). Les trois catégories d'âge ont partagé 49 OTUs représentant 65,3% de la diversité trouvée sur les racines (Tableau 9, Figure 20), et toutes les lignées fongiques détectées ont été partagées excepté *Helotiales* qui a été trouvée seulement sur les semis et les arbres intermédiaires à tous les sites (Figure 13). S3 a eu la plus forte proportion de taxons fongiques EM partagé entre les trois catégories d'âge (19%), suivi par S1 (12,7%) et S2 (9,2%; Tableau 9). Les taxons fongiques EM les plus abondants, *Thelephoraceae* sp.2, *Russula* sp.5, *Russula* sp.16 et *Russulaceae* sp.11 ont été associés avec les trois catégories d'âge à tous les sites (Figure 14). Nos analyses de la diversité (Tableau 9) ont révélé un modèle homogène avec une augmentation dans l'ordre des semis < grands arbres < arbres intermédiaires à tous les sites, toutefois sans différences significatives entre les trois catégories d'âge de l'arbre (Figure 19, Tableau 9). Globalement, la richesse spécifique et la diversité ont été positivement corrélées avec le nombre de séquences obtenues pour toutes les catégories d'âge de *G. deweyrei*. Il y a eu un effet significatif mais faible des trois catégories d'âge (perMANOVA: $F=2,154$; $P=0,001$) sur la composition de la communauté EM (Tableau 12) reflété dans la représentation NMDS (Figure 18b). La perMANOVA par paires a détecté des différences significatives entre les semis et les grands arbres ($F=2,3$; $P=0,001$), les semis et les arbres intermédiaires ($F=2,7$; $P=0,001$), mais pas entre les grands arbres et arbres intermédiaires ($F=1,4$; $P=0,063$, Table 12).

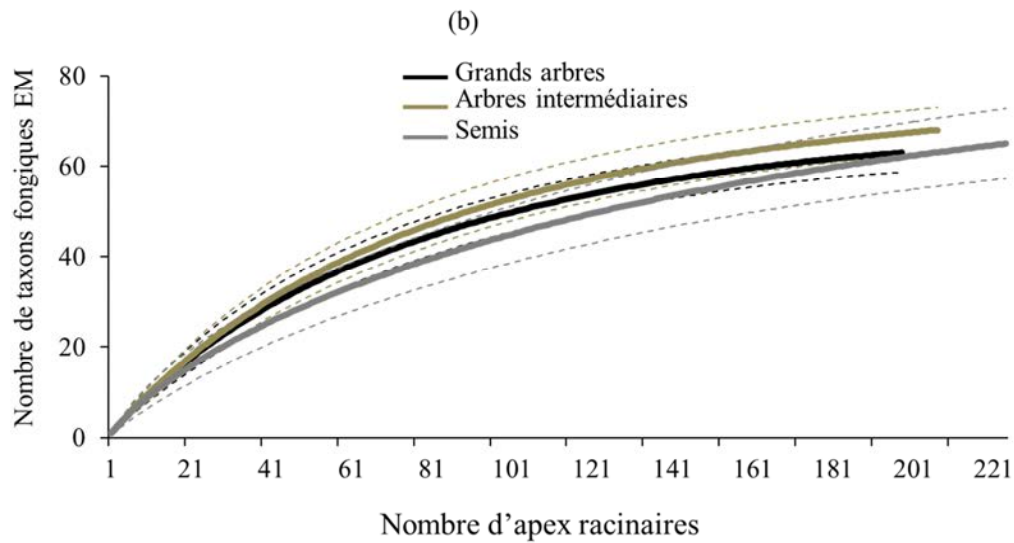


Figure 19 : Courbes d'accumulation des taxons fongiques EM identifiés sur les apex racinaires des semis, des arbres intermédiaires et des grands arbres à tous les sites. Les lignes en pointillés indiquent l'intervalle de confiance de 95%.

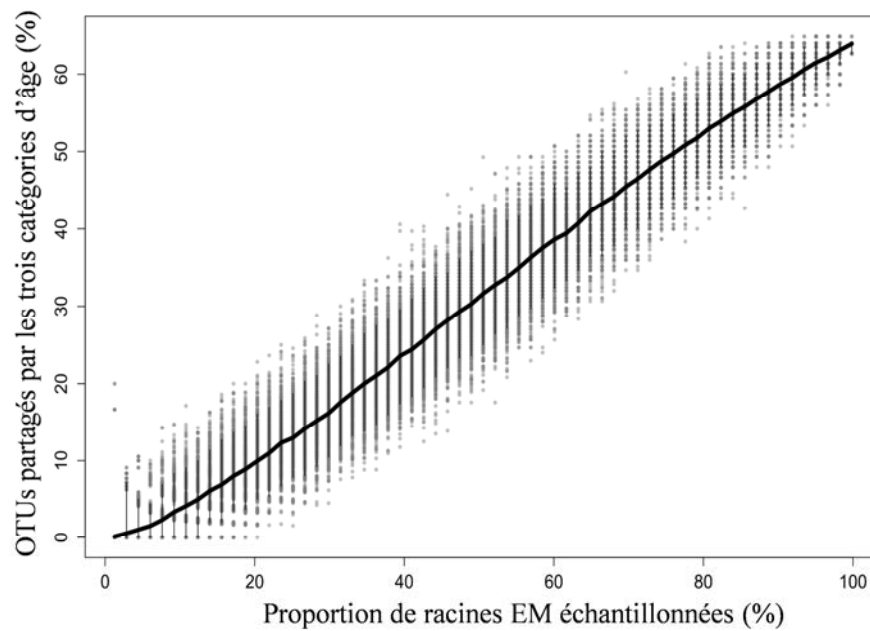


Figure 20 : Courbe d'accumulation des OTUs partagés par les trois catégories d'âge (semis, arbres intermédiaires et grands arbres) en fonction du nombre d'apex racinaires pris en compte dans l'analyse. Les segments verticaux formés par les points noirs indiquent l'intervalle de confiance de 95%.

4. DISCUSSION

La structure et la diversité des communautés de champignons EM des forêts tropicales restent peu étudiées, bien que des articles traitant des ECMs et des tropiques soient en constante augmentation (Bâ et al., 2014). Les symbioses EM tropicales concernent principalement les *Caesalpiniaceae* arborescentes qui sont économiquement importantes, et localement abondantes en Afrique (Bâ et al., 2012), particulièrement dans le genre *Gilbertiodendron*. Notre travail est la première étude approfondie de la diversité moléculaire EM et son éventuelle contribution à la monodominance de *G. dewevrei*. Sur les trois sites, nous avons détecté beaucoup moins de taxons fongiques EM au niveau des sporophores (59 espèces sur 1030 sporophores) qu'au niveau des apex de racines EM (au moins 75 OTUs sur 49888 apex de racines EM). La diversité et la composition des champignons EM au niveau des apex racinaires ont été significativement différentes en fonction de la catégorie d'âge et du site. Les différences dans la composition physico-chimique du sol n'ont pas expliqué les effets de site. En outre, une communauté fongique EM de base a été partagée entre les trois catégories d'âge étudiées (65,3% des communautés EM totales) et parmi les trois sites (69.3% des communautés EM totales), formant un RMC potentiel entre les plantes de *G. dewevrei* à proximité.

4.1. Une diversité limitée des lignées fongiques mais grande pour les OTUs

Le morphotypage des ECMs n'a pas été concluant dans la mesure où le morphotype duveteux blanc dominant est un mélange de plusieurs taxons fongiques. Les espèces fongiques identifiées à partir des sporophores et des apex racinaires ont été assignées à 16 des lignées phylogénétiques de champignons EM définies par Tedersoo et al. (2010a). Étonnamment, nous avons obtenu plus de taxons fongiques EM (119, Tableau 10 en annexe) dans la forêt humide monodominante à *G. dewevrei* que dans la forêt humide mixte du Sud de la Guinée (Diédhiou et al., 2010a). Bien que cela puisse être expliqué par la faible taille de l'échantillonnage et la zone échantillonnée en Guinée forestière, nous avons mis en évidence une grande diversité fongique EM dans une forêt d'hôte oligo-spécifique : ceci contraste avec l'observation que la diversité EM est corrélée à celle des espèces d'arbres hôtes, (Dickie, 2007; Ishida et al., 2007; Tedersoo et al., 2008) et suggère que des facteurs additionnels déterminent la diversité fongique. L'absence de différence de la richesse des espèces fongiques EM entre les forêts monodominantes et mixtes pourrait en partie être due à la

dominance des taxons fongiques EM multi-hôtes (Onguene et Kuyper 2002; Diédhiou et al., 2010a; Henry et al., 2015), qui masquerait l'influence des plantes hôtes sur la structure de la communauté.

4.2. Une différence entre les communautés fongiques des ECMs et des sporophores

Bien que notre échantillonnage de sporophores et ECMs ait saturé dans l'ensemble, comme indiqué par les courbes d'accumulation des espèces (figure 4a), de nombreuses lignées EM détectées n'ont pas été trouvées parmi les sporophores, tels que /sebacina, /marcelleina-peziza gerardii, /elaphomyces et /sordariales. Les inventaires de sporophores ont peut-être négligé des sporophores qui fructifient peu tels que les lignées /thelephora-tomentella et /sebacina (Horton et Bruns, 2001), ainsi que des espèces hypogées présentes le cas échéant. A l'inverse, et de façon plus inattendue, certains sporophores tels que /ramaria-gautieria, /tuber-helvella, /tricholoma et /pisolithus-scleroderma ont été introuvables sur les apex racinaires, même s'ils sont bien connus pour former des ECMs (Bâ et al., 2012): ils pourraient avoir un faible investissement sur la formation des mycorhizes par rapport aux autres lignées, bien que nous ne puissions pas exclure que leurs mycorhizes seraient plus profondes que les strates échantillonnées. En outre, 60 OTUs en tout (71,2% des apex racinaires) ont été hébergés uniquement par les racines, tandis que 44 (57,6% des sporophores) sont issus de sporophores exclusivement, et 15 seulement (28,7% des apex racinaires, 42,3% de tous les sporophores et 25,4% des OTUs de sporophores) ont été communs aux racines et sporophores. Ainsi, la diversité et l'abondance des champignons EM ont différé de ceux des sporophores. Certaines espèces de /russula-lactarius-lactifluus et /thelephora-tomentella dominantes sur les systèmes racinaires ont été absentes de l'inventaire des sporophores, tandis que les espèces de /boletus, /cantharellus et /clavulina dominantes sur les sporophores ont été moins abondantes sur les systèmes racinaires. De la même manière, nous avons trouvé quelques espèces de champignons ascomycètes appartenant à des lignées /elaphomyces (1), /sordariales (2) et /helotiales (1) sur les apex racinaires seulement. Ces différences suggèrent que, bien que les lignées /russula-lactarius-lactifluus et /thelephora-tomentella aient clairement dominé cette forêt de *G. dewevrei*, les sporophores épigés ne sont pas de parfaits indicateurs de la richesse spécifique souterraine (Gardes et Bruns 1996). En outre, les sporophores ont révélé une diversité des espèces plus de 2x plus faible dans le site S2 par rapport aux sites S1 ou S3, tandis que la diversité des OTUs sur les racines ne diffèrent pas: de tels écarts entre les sites répliqués ont également été signalés dans d'autres études (ex. Baptista et al., 2015). Nos résultats confirment l'avantage de combiner les inventaires de sporophores et d'ECMs pour analyser les modèles d'association EM au niveau racinaire (Richard et al., 2005, Bâ et al., 2012)

comme conclu dans d'autres écosystèmes tempérés et tropicaux (Richard et al., 2005; Diédhiou et al., 2010a; Séne et al., 2015). Pris ensemble, ces deux éléments donnent une meilleure vue de la diversité fongique dans cette étude.

La découverte de quelques rares espèces d'ascomycètes pourrait être liée à leurs exigences écologiques spécifiques, qui pourraient expliquer leur distribution limitée dans les études des communautés EM (Tedersoo et Smith, 2013). Des études antérieures dans les écosystèmes tropicaux ont également constaté une faible diversité dans les ascomycètes EM (Peay et al., 2010; Smith et al., 2011; Tedersoo et al., 2011; Henry et al., 2015). Parmi les 16 lignées fongiques EM découvertes, une seule, /*tuber-helvella* (1 OTU, numéro d'accèsion Genbank KR819045), n'a jamais été signalée dans d'autres forêts tropicales africaines à notre connaissance (Tedersoo et al. 2007, 2010a, 2011; Jairus et al., 2011; Bâ et al., 2012). À côté du genre *Tuber* de la région holarctique (Bonito et al., 2010), la lignée /*tuber-helvella* comprend des taxons largement distribués dans les régions australes (Tedersoo et al., 2010a). Les membres de cette lignée EM seraient mal représentés dans les forêts tropicales africaines. Il y a aussi une absence notable de lignées EM Holarctiques et Australes communes tels que /*cenococcum* et /*laccaria*, et certaines lignées EM panglobale (ex. /*entoloma*, /*hebeloma-alnicola* et /*hysterangium*). Cette forte diversité spécifique, tout comme la richesse spécifique, issue d'un nombre limité de lignées fongiques EM est compatible avec les communautés décrites dans d'autres forêts tropicales; elle est également compatible avec l'hypothèse d'une faible diversité de lignées phylogénétiques de champignons EM dans les forêts tropicales comparé aux forêts tempérées, où les sites individuels abritent habituellement plus de 20 lignées (Tedersoo et Nara, 2010). Par exemple, Smith et al. (2011) ont détecté 118 taxons fongiques EM issus de 17 lignées sur trois espèces de légumineuses dans 1 ha de forêt mixte en Guyane; Tedersoo et al. (2011) ont révélé 111 taxons fongiques EM à partir de 18 lignées sur 11 *Caesalpinioideae* et une *Phyllanthaceae* dans plus de 12 ha de forêt mixte au Cameroun; Peay et al. (2010) ont identifié 146 taxons fongiques EM à partir de 12 lignées EM dans une forêt mixte de *dipterocarpaceae* sur plus de 0,4 ha dans une forêt tropicale de plaine en Malaisie; Diédhiou et al. (2010) ont identifié 39 taxons fongiques EM à partir de 7 lignées EM sur 4 *Caesalpinioideae* et une *Phyllanthaceae* sur plus de 0,16 ha dans une forêt mixte guinéenne; enfin, Smith et al. (2013) ont documenté 52 taxons fongiques EM à partir de 11 lignées fongiques EM dans une forêt néotropicale de Guyana dominée par la *dipterocarpaceae* endémique *Pakaraimaea dipterocarpaceae*. Bien que la comparaison entre les études soit difficile en raison des différences dans les méthodes d'échantillonnage et l'échec de la plupart des études à saturer les courbes

d'accumulation des espèces, la richesse des espèces fongiques EM de la forêt monodominante à *G. dewevrei* tombe dans la tendance des autres forêts tropicales.

4.3. Une structure similaire mais une différence de composition des communautés fongiques EM parmi les trois catégories d'âge

L'étude des sols a révélé des différences entre les trois sites, mais ils n'ont pas expliqué la différence observée dans la communauté EM entre les sites, probablement en raison du nombre limité de sites étudiés. La structure des communautés de champignons EM a également été affectée par la catégorie d'âge de *G. dewevrei*, avec la communauté des semis différente des communautés des arbres plus âgés. Le chevauchement des intervalles de confiance dans l'analyse de raréfaction suggère que les structures des communautés colonisant les trois catégories d'âge ne diffèrent pas significativement en nombre d'espèces. Les communautés de champignons sont composées de quelques taxons fongiques EM dominants et un grand nombre de taxons fongiques EM rares (Figure 14). Sur les 49 espèces fongiques EM partagées, 19 ont été les plus abondantes sur les apex racinaires des trois catégories d'âge (49,9% de l'ensemble des séquences) et les 30 espèces de champignons restantes pourraient être considérées comme rares (28,1% de l'ensemble des séquences). Ceci suggère que les semis seraient potentiellement incorporés dans un RMC qui pourrait être un facteur de favorisation important. Des observations similaires ont été faites dans les peuplements d'âges multiples d'autres forêts tropicales. Par exemple, Séne et al. (2015) ont constaté que les adultes et les jeunes plants de forêts monodominantes à *Coccoloba uvifera* ont partagé 3 espèces de champignons EM représentant 80% de la colonisation EM. Dans une forêt tropicale de Guinée, les champignons partagés par les adultes et les jeunes plants ont représenté 79% de la colonisation EM (Diédhiou et al., 2010a). Il est difficile de discuter si cela représente tout simplement un biais d'échantillonnage (avec des espèces communes plus susceptibles de révéler leurs liens avec les différentes catégories d'âge), ou une stratégie multi-âge commune aux espèces EM.

Bien que la richesse spécifique EM (jackknife 1) n'ait pas été significativement différent pour les trois catégories d'arbres, la diversité (indices Fisher alpha et de Shannon) était plus élevée pour les arbres intermédiaires que les grands arbres, et pour les grands arbres que les semis à chaque site et à tous les sites. Ainsi, toutes les catégories d'âge des arbres abritent environ le même nombre de taxons, mais les communautés fongiques EM des arbres intermédiaires sont plus diversifiées que les communautés fongiques EM des grands arbres, et les semis abritent la diversité EM la plus faible. Il

est peu probable que cela résulte de notre stratégie d'échantillonnage, étant donné que les carottes de sol ont été prélevées de manière similaire dans les deux types d'arbres. L'âge et l'histoire de la plante hôte peut influencer les communautés EM fongiques à travers la succession, la concurrence et la sélection des taxons fongiques EM les plus adaptés (Selosse et al., 2006): tandis que la diversité sur les semis peut être limitée par leur établissement récent ou leur état physiologique (ex. une faible photosynthèse), les racines les plus anciennes peuvent être épuisées par la concurrence, qui exclut finalement quelques espèces à long terme. Pourtant, nous notons que l'accès aux champignons n'est pas limitatif pour les semis, qui ont un taux de mycorhization plus élevé que les arbres plus âgés.

5. CONCLUSION

Cette étude met en évidence la grande diversité des communautés fongiques EM associées aux apex racinaires de *G. dewevrei* ainsi que les différentes apparences que revêtent ces champignons EM sur les racines au travers des morphotypes EM. Bien que la diversité des champignons colonisant les semis, les arbres intermédiaires et les grands arbres ait été partiellement partagée, leur composition a varié entre les stades de croissance. Les inventaires de sporophores ont faiblement reflété la communauté fongique EM sur les apex racinaires, indiquant la nécessité d'échantillonner les sporophores et les ECMs pour obtenir une image complète de la diversité fongique. Les trois catégories d'âge ont eu des communautés fongiques EM chevauchantes, avec des espèces de Thelephoraceae, Russulaceae, Sebacinaceae, Boletaceae et Clavulinaceae formant un RMC potentiel entre les arbres plus âgés et les semis. Il serait donc intéressant d'étudier les transferts de nutriments facilités par des RMCs potentiels, qui existeraient entre les arbres plus âgés et les semis. Quel est le rôle des RMCs potentiels dans la régénération naturelle des semis de *G.dewevrei* ? Assurent-ils des transferts de nutriments (N et P) des arbres aux semis ? Des questions auxquelles nous tenterons de répondre dans le chapitre 3.

CHAPITRE 3 : EVALUATION DES TRANSFERTS DE CARBONE ET D'AZOTE DES ARBRES VERS LES SEMIS DE *GILBERTIODENDRON DEWEVREI* PAR DES METHODES ISOTOPIQUES

1. INTRODUCTION

Nous savons que beaucoup de champignons EM ne sont pas spécifiques, c'est à dire qu'ils peuvent s'associer indifféremment à de nombreuses espèces végétales (Smith et Read, 2008). Un même individu de champignon EM peut former des ECMs avec des plantes de différentes catégories d'âge de la même espèce mais aussi avec des plantes d'espèces différentes. Il en résulte la constitution de RMCs qui connectent les plantes entre elles. Ces RMCs assurent un transfert bidirectionnel de matière (ex. eau, N, C) entre plantes. La réalité de tels RMCs a été démontrée en forêts tempérée comme en forêt tropicale (Simard et al., 1997 ; van der Heijden et al., 2009 ; Teste et al., 2011). La fonctionnalité des RMCs a été prouvée en mettant en évidence des flux de C et de N entre plantes grâce à la mesure des abondances naturelles respectivement en ^{13}C et ^{15}N .

L'abondance relative des isotopes stables dans les réseaux trophiques est basé sur la discrimination à l'égard des isotopes plus lourds dans plusieurs processus biochimiques et reflète donc les modèles de la disponibilité de l'eau, l'activité photosynthétique et le cycle nutritif (Dawson et al., 2002). La discrimination isotopique est la variation isotopique dans la conversion d'un substrat en produit qui s'accompagne de l'incorporation initiale de l'isotope léger (^{13}C ou ^{15}N) dans le produit, en laissant le substrat enrichi en isotope lourd (^{12}C ou ^{14}N).

Les différences dans les valeurs des abondances naturelles des isotopes stables permettent de distinguer les symbiotes fongiques EM des champignons saprotrophes (Hobbie et al., 1999; Mayor et al., 2009) et reflètent également les différentes sources des isotopes utilisés (Henn et Chapela, 2001). Dans la symbiose EM, les champignons EM qui transfèrent les nutriments deviennent plus enrichis en ^{13}C et ^{15}N comparés à leurs plantes hôtes qui s'appauvrissent au cours du processus (Högberg et al., 1999). De même, les champignons EM sont généralement plus enrichis ^{15}N que les champignons saprotrophes (Högberg et al., 1999a,b ; Mayor et al., 2009). Il a été observé que les champignons EM utilisent préférentiellement le C des produits récents de la photosynthèse fourni par les racines de la plante hôte. Les champignons EM seront par conséquent moins enrichis en ^{13}C que les saprotrophes qui utilisent le C des composés organiques du sol (Högberg et al., 2001, Hobbie et Horton, 2007).

Plusieurs processus écologiques peuvent influencer l'abondance naturelle des isotopes stables. Ainsi, le $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles des plantes varie avec la lumière, la capacité photosynthétique, la disponibilité en eau, l'humidité atmosphérique, de sorte que les écosystèmes humides ont tendance à avoir un $\delta^{13}\text{C}$ plus négatif dans leurs feuilles par rapport à celles dans les régions arides (Read et Farquhar, 1991; Stewart et al., 1995; Schulze et al., 1998). La biomasse des plantes aura tendance à s'enrichir en ^{13}C lorsqu'elles sont dans des conditions favorisant la fermeture de leurs stomates, notamment la sécheresse, la faible humidité atmosphérique ou le stress nutritif. Bien que l'abondance de ^{13}C des champignons EM soit principalement attribuable aux espèces hôtes, leur abondance en ^{15}N dépendra d'autres facteurs tels la source de N utilisée (ammonium, nitrates, N organique) (Högberg et al., 1999b), la profondeur d'exploration du mycélium extraracinaire (Agerer et al., 2012) et leurs capacités protéolytiques (Lillekov et al., 2002). En effet, les champignons EM assimilent préférentiellement l'ammonium (NH_4^+) et l'N organique enrichis en ^{15}N avant qu'ils soient minéralisés ou nitrifiés et sera en compétition avec les champignons saprotrophes pour cette source d'N (Högberg et al., 1999b). Les champignons EM ayant une plus grande quantité de mycélium extraracinaire, y compris les rhizomorphes, sont plus enrichis en ^{15}N . Toutefois les sporohores EM sont plus enrichis en ^{15}N que les hyphes extraracinaires (Kohzu et al., 2000; Wallander et al., 2004; Boström et al., 2007), de même le tissu fongique des ECMs est plus enrichi en ^{15}N que les hyphes extraracinaires (Hobbie et Colpaert, 2003). Il a également été observé que les taxa fongiques avec des fortes valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ possèdent de fortes capacités protéolitiques (Lilleskov et al., 2002).

Nous avons émis l'hypothèse que les semis en croissance dans le sous-bois ombragé de *G. dewevrei*, reçoivent des nutriments (C et N) des arbres *via* les RMCs formés entre les racines des trois catégories d'âge de *G. dewevrei* et leurs symbiotes fongiques EM. L'objectif de notre étude était d'évaluer les transferts de C et N des arbres aux semis *via* les RMCs.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Echantillonnage du matériel végétal

Dans chacun des trois sites délimités (voir le matériel et méthodes du chapitre 2), cinq feuilles ont été récoltées sur des grands arbres, des arbres intermédiaires et des semis de *G. dewevrei* ainsi que sur des grands arbres de *Pentaclethra macrophylla*, un arbre à symbiose MA utilisé comme témoin pour la biomasse autotrophe. Des graines de *G. dewevrei* ont été collectées afin de déterminer la valeur isotopique de leurs réserves. De même, 3 sporophores individuels de cinq espèces de champignons EM (*Clavulina* sp.2, *Lactifluus longipes*, *Russula brunneoderma*, *Russula* sp.1 et *Scleroderma* sp., Table 10, annexes) ont été récoltées dans le voisinage des arbres EM afin d'estimer le contenu isotopique de la biomasse fongique. Toutes les feuilles ont été récoltées dans des conditions similaires de lumière et de distance au sol afin d'obtenir des conditions photosynthétiques comparables et ainsi que les mêmes sources de CO₂. Les graines, feuilles et sporophores ont été séchés et conservés dans des sacs en plastique contenant du Silicagel jusqu'à leur traitement.



Figure 21 : Echantillonnage des feuilles d'un grand arbre (a) et de sporophores au pied d'un semis de *G. dewevrei* (b).

2.2. Analyse isotopique du ^{13}C et du ^{15}N de des échantillons récoltés

Chaque échantillon de feuilles, graines et sporophores, a été broyé dans des tubes Eppendorf avec un broyeur à billes afin d'obtenir un mélange représentatif. Les tubes ont ensuite été centrifugés, puis 1,5 à 2 mg environ de matière broyée obtenue ont été prélevés pour la mesure de l'abondance naturelle des isotopes ^{13}C et ^{15}N à l'aide d'un spectromètre de masse isotopique. Les valeurs des abondances isotopiques des différents échantillons ont été exprimées par $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ en pour mille.

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = (R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}} - 1) \times 1000 (\text{‰})$$

Où R est le rapport molaire $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

R_{standard} est le rapport molaire standard pour le C d'un rostre de bélemnite de Pee Dee ($R_{\text{PDB}} = 0,011238$) et ou pour l'N atmosphérique ($R_{\text{N atm}} = 0,0036765$).

2.3. Analyse statistique

L'analyse de variance a été réalisée en utilisant le logiciel XLSTAT 2010 (Addinsoft SARL, Paris) pour tester les différences dans le contenu en isotopes stables entre les différentes catégories d'âge et graines de *G. dewevrei*, des arbres témoins et des sporophores EM dans chacun des sites et à tous les sites confondus. Des différences significatives ont été révélées par le test de Newman-Keuls (l'erreur de type α a été fixée à 5% pour tous les tests). Les valeurs moyennes des abondances isotopiques mesurées ont été utilisées pour les analyses statistiques.

3. RESULTATS

3.1. Abondances naturelles en ^{13}C et ^{15}N et rapport C/N des feuilles, des champignons et des graines

Dans les trois sites, les feuilles de *G. dewevrei* et de l'arbre à MA *P. macrophylla* ont été fortement appauvries en ^{13}C (Figure 22a-c) par rapport aux sporophores EM. Les feuilles et les graines de *G. dewevrei* ont été appauvries en moyenne de 9,3‰ et 7,9 ‰ respectivement pour le $\delta^{13}\text{C}$, et de 8,5 ‰ et 9,6 ‰ respectivement pour le $\delta^{15}\text{N}$. La teneur en ^{13}C a eu tendance à augmenter avec la catégorie d'âge de *G. dewevrei* dans deux sites (S1 et S2, Figure 22a-c) et le feuillage de

l'arbre MA *P. macrophylla* a eu tendance à être semblable par son contenu en ^{13}C au moins pour les grands arbres de *G. dewevrei* (Figure 22a-c). Le contenu en ^{15}N et le C/N n'ont pas différé entre les sites (Figure 22d-f ; Figure 22g-i). Dans l'ensemble, le feuillage de *G. dewevrei* n'a révélé aucune différence significative des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ et C/N entre les catégories d'âge (Figure 23a et b), mais a eu des valeurs significativement plus élevées que celles de l'arbre MA *P. macrophylla*. Les graines ont eu des valeurs plus élevées de C/N et des contenus en ^{15}N semblables à ceux de toutes les catégories d'âge de *G. dewevrei*. Les sporophores EM ont eu un contenu en ^{15}N plus élevé et un rapport C/N plus faible que toutes les plantes (sauf *P. macrophylla* pour le rapport C/N, Figure 22d-e ; Figure 23b et c).

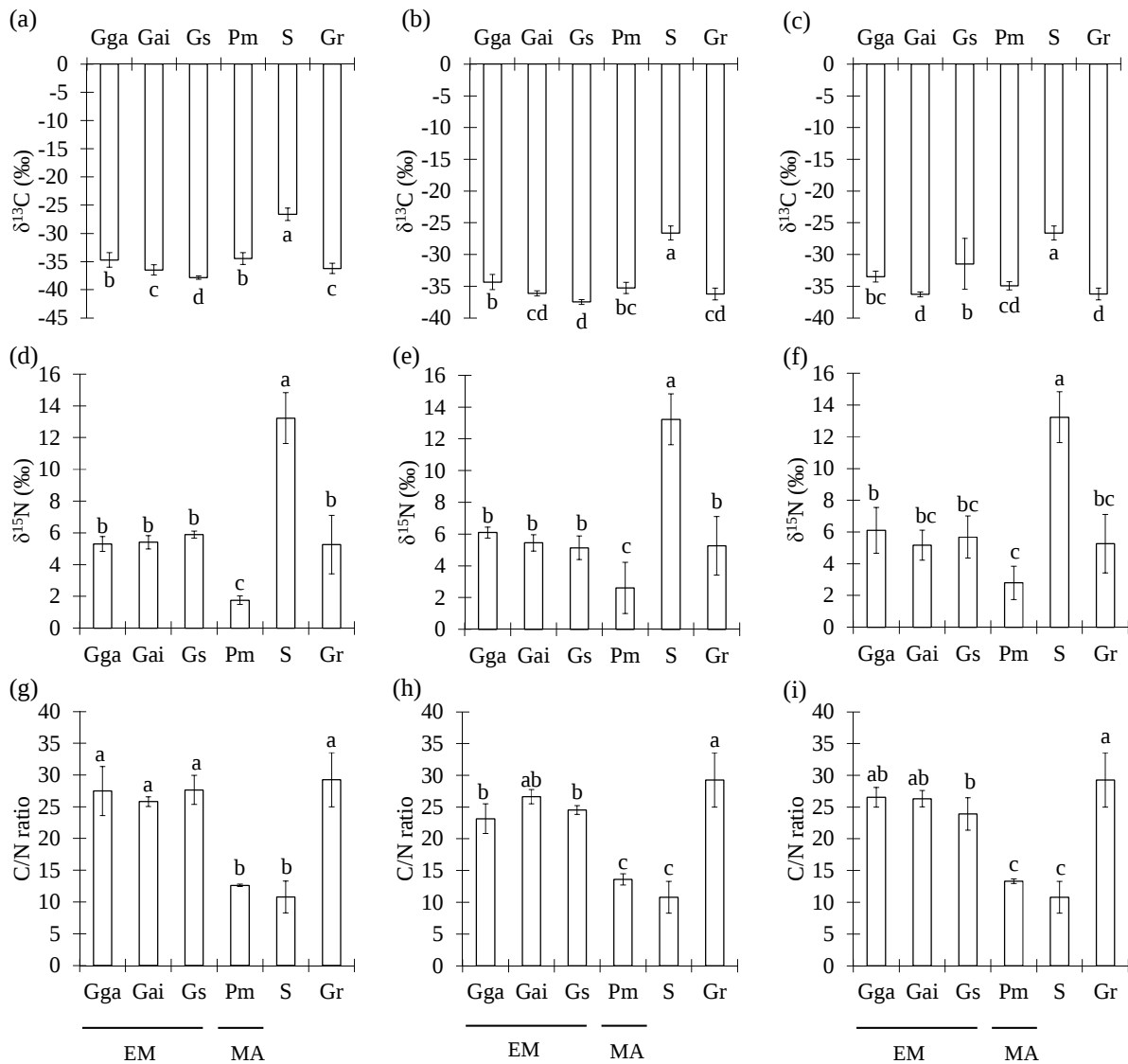


Figure 22 : Valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ (‰), $\delta^{15}\text{N}$ (‰) et du C/N dans les sites S1 (a, d et g), S2 (b, e et h) et S3 (c, f et i) ; grands arbres (Gga), arbres intermédiaires (Gai) et semis (Gs) de *G. dewevrei* respectivement; grands arbres de *P. macrophylla* MA (Pm) ; sporophores EM (S) ; graines (Gr) de *G. dewevrei*. Les différences significatives révélées par les tests de Newman-Keuls sont indiquées par des lettres différentes ($P < 0.05$).

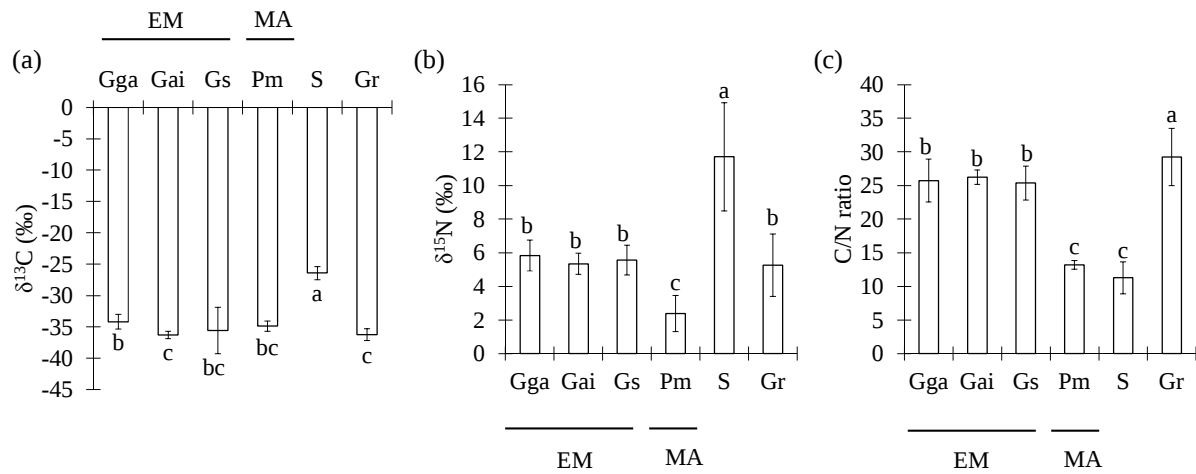


Figure 23 : Valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ (‰), $\delta^{15}\text{N}$ (‰) et du C/N dans les trois sites poolés (a, b et c). Grands arbres (Gga), arbres intermédiaires (Gai) et semis (Gs) de *G. dewevrei* respectivement; grands arbres de *P. macrophylla* MA (Pm); sporophores EM (S); graines (Se) de *G. dewevrei*. Les différences significatives révélées par les tests de Newman-Keuls sont indiquées par des lettres différentes ($P < 0.05$).

4. DISCUSSION

Trois catégories de réponses peuvent être attendues dans les transferts de nutriments *via* les RMCs : (i) cas des semis dont la croissance est significativement augmentée par les RMCs, (ii) cas des semis dont la croissance est significativement diminuée par les RMCs, (iii) cas des semis dont la croissance n'est pas modifiée par les RMCs, (van der Heijden et al., 2009). Quelques échanges de nutriments entre les plantes sont signalés se produire à travers les RMCs en forêt (Simard et al., 1997; Selosse et al., 2006; Teste et al., 2010) et au sein des plantes qui comptent sur les RMCs pour obtenir une grande partie de leur biomasse. Ces échanges entraînent ainsi un enrichissement en ^{13}C , ^{15}N et N total (Selosse et Roy, 2009) reflétant les valeurs issues de la biomasse des champignons EM (Hobbie et Colpaert, 2003). En effet, les valeurs observées ici pour les champignons EM étaient en accord avec ce modèle attendu, mais nous n'avons pas détecté une déviation du ^{15}N et de l'N total dans les semis du sous-bois contre les grands arbres. En outre, les forêts tropicales sont parmi les biomes terrestres les plus enrichis en ^{15}N (Martinelli et al., 1999). Les écosystèmes tropicaux africains caractérisés par des sols riches en argile présentent habituellement le feuillage des arbres EM plus enrichi en ^{15}N que celui des arbres MA (Högberg, 1990; Terdersoo et al, 2012). Cela

pourrait expliquer l'enrichissement en ^{15}N du feuillage de *G. dewevrei* observé dans les trois sites d'étude comparé au feuillage de l'arbre MA *P. macrophylla*. Pour le ^{13}C , les semis ont été appauvris comparé aux grands arbres, à l'opposé de ce qui pourrait être prévu sur la base du transfert de C. Puisque tous les facteurs qui influent sur la teneur en ^{13}C ont été contrôlés (distance au sol pour éviter des niveaux différents d'entrée du CO_2 de la respiration du sol; le niveau de lumière pour éviter des taux différents de la photosynthèse), cette tendance était plutôt inattendu. Cela ne pourrait être expliqué par un effet de la biomasse fongique. Nous privilégions plutôt le fait que le C appauvri en ^{13}C des réserves des graines puisse en être la cause. De même, le C utilisé pour la formation des feuilles est issu de la photosynthèse de la plante : puisque les semis sont plus ombragés que les grands arbres, ils prélèveraient le CO_2 appauvri en ^{13}C provenant de la respiration des plantes et des animaux du sol afin de produire leur biomasse aérienne (Cerling et al., 2004). Le même raisonnement pourrait expliquer également la faible teneur en ^{13}C des arbres intermédiaires par rapport aux grands arbres, parce que les feuilles de ces derniers tendent à occuper aussi une position plus élevée dans la canopée. La forte pluviosité et l'humidité généralement observée dans les forêts humides tropicales qui favoriserait une forte conductance stomatique des feuilles induisant ainsi leur faible teneur en ^{13}C , pourraient expliquer l'appauvrissement en ^{13}C observé de façon générale au niveau des feuilles comparé aux sporophores.

Ces résultats sont en accord avec ceux rapportés par Diédhiou et al. (2010a), qui n'a trouvé aucune preuve isotopique pour le transfert de C et N entre les semis et les adultes de plusieurs espèces d'arbres EM, y compris les légumineuses, dans une forêt du Sud de la Guinée. Ces résultats ne rejettent pas entièrement la possibilité d'un transfert de C qui ne suivrait pas la même voie que celle rapportée dans un autre RMC, et serait donc associé à une fraction isotopique différente. Les valeurs similaires du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du feuillage des arbres EM ont également été observées dans d'autres forêts tropicales africaines, notamment au Gabon où le $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été respectivement d'environ -34‰ et 5,7‰ (Terdersoo et al., 2012), ou encore en RDC où le feuillage de *G. dewevrei* prélevé dans les ouvertures de la canopée a donné des valeurs de -35,36‰ et 5,58‰ respectivement pour le ^{13}C et ^{15}N (Cerling et al., 2004). En outre, la tendance des semis à avoir une teneur en ^{13}C inférieur, tel que discuté ci-dessus, peut même compenser toute contribution du C fongique. Enfin, nous notons que, bien que la quantification de cet avantage soit difficile, le fait que les semis se connectent aux RMCs probablement pré-établis au détriment des catégories plus âgées peut être plus

pertinent en termes de coût de C. Cela peut en effet expliquer le taux de mycorhization élevé des semis observé dans le chapitre 2.

5. CONCLUSION

La mesure des abondances naturelles des isotopes ^{13}C et ^{15}N ont montré des valeurs faibles de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des trois catégories d'âge de *G. dewevrei* comparé aux sporophores EM. Bien que des échanges probables de nutriments aient eu lieu entre les plantes de *G. dewevrei* et les champignons EM dans les trois sites étudiés, il n'a pas été possible de révéler un transfert évident de nutriments des grands arbres vers les semis qui utiliseraient probablement d'autres sources d'acquisition du C et d'N qu'il serait intéressant d'étudier.

CHAPITRE 4 : DISCUSSION GENERALE, CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

1. DISCUSSION GENERALE

Les changements climatiques globaux observés ces dernières décennies imposent la mise en place d'une politique de gestion durable des forêts tropicales humides. En effet, les forêts tropicales du bassin du Congo situées en Afrique centrale, constituent la deuxième étendue forestière humide la plus vaste après l'Amazonie. Elles jouent un rôle important dans la régulation du climat et la séquestration du CO₂ (0,6% tonnes de C/ha/an) responsable du réchauffement planétaire. La préservation de ces forêts est donc une nécessité vitale pour l'humanité. Pourtant, elles font l'objet d'une dégradation croissante pour le bois et les minerais. Les programmes de gestion durable des ressources forestières mis en place par les états de la COMIFAC mettent l'accent sur la régénération naturelle assistée pour préserver la grande diversité de la flore et de la faune. Les peuplements monospécifiques de *G. dewevrei* sont une composante majeure des forêts tropicales humides du bassin du Congo par la qualité du bois d'oeuvre de l'arbre et la richesse faunique et fongique que ces peuplements abritent. Cependant, les peuplements monospécifiques de *G. dewevrei* sont actuellement menacés par l'exploitation du cobalt. Il était donc urgent de comprendre les mécanismes de la régénération naturelle de *G. dewevrei* en vue de proposer des aménagements forestiers appropriés pour restaurer les forêts dégradées au fur et à mesure de l'exploitation minière.

G. dewevrei forme des peuplements presque purs occupant de grandes surfaces notamment dans le sud-est du Cameroun (Peh et al., 2011). *G. dewevrei* domine la canopée à plus de 70% ; l'arbre possède des ECMs, a un tempérament d'essence d'ombre, produit des graines lourdes et régénère dans la pénombre de la canopée sur des sols pauvres en nutriments. Dans la pénombre du sous-bois, les semis seraient tributaires des nutriments du sol après épuisement de leurs réserves cotylédonaire. Par le biais des RMCs, les arbres établis peuvent aider les semis de différentes façons: (i) les champignons déjà nourris par les arbres représentent un inoculum peu coûteux en photosynthétats pour les semis dont ils assurent la régénération et la survie (Onguene et Kuyper, 2002 ; McGuire, 2007), (ii) des transferts de substrats carbonés et azotés sont possibles des arbres vers les semis en régénération (Simard et al., 1997).

L'objectif majeur de notre étude était d'identifier les symbiotes fongiques EM associés à différentes catégories d'âge de *G. dewevrei* et leur rôle dans la régénération naturelle. A cet effet, nous avons identifié les communautés fongiques EM au niveau des semis, des arbres intermédiaires et des grands arbres de *G. dewevrei* par des outils moléculaires et quantifié d'éventuels transferts de C et N des arbres aux semis *via* les RMCs par des méthodes isotopiques.

1.1. Les communautés fongiques EM de *G. dewevrei* sont fortement diversifiées

Notre étude a été menée dans trois sites délimités sur environ 8 ha de forêt à *G. dewevrei* au sud-est du Cameroun où l'espèce domine naturellement. Nous avons obtenu en tout 119 taxons fongiques EM à partir des sporophores et des apex racinaires récoltés au niveau des différents sites d'étude. Les différents taxons ont été assignés à 16 lignées fongiques EM définies par Tedersoo et al. (2010a). La grande diversité des champignons EM associés à *G. dewevrei* suggère que la diversité en espèces végétales ne détermine pas la diversité fongique EM comme l'ont montré des nombreux auteurs (Dickie, 2007; Ishida et al., 2007; Tedersoo et al., 2008). D'autres facteurs seraient impliqués dans le déterminisme de la diversité fongique EM. D'ailleurs, en comparant la diversité fongique spécifique des forêts mixtes et des forêts dominées par une espèce, nous n'avons pas noté de différence quant à la richesse en espèces fongiques EM. Ceci pourrait en partie être due à la prédominance des taxons fongiques EM multi-hôtes (Onguene et Kuyper, 2002, 2012; Diédhiou et al., 2010a; Henry et al., 2015). Ces derniers masqueraient en effet l'influence des plantes hôtes sur la structure de la communauté fongique. Cette grande diversité et richesse spécifique, malgré le nombre limité de lignées fongiques EM, est en accord avec la diversité des communautés EM décrites dans d'autres forêts tropicales. Par exemple, Smith et al. (2011) ont détecté 118 taxons fongiques EM issus de 17 lignées sur trois espèces de légumineuses dans 1 ha de forêt mixte au Guyana; Tedersoo et al. (2011) ont révélé 111 taxons fongiques EM à partir de 18 lignées sur 11 Caesalpinioideae et une Phyllanthaceae dans plus de 12 ha de forêt mixte au Cameroun; Peay et al. (2010) ont identifié 146 taxons fongiques EM à partir de 12 lignées EM dans une forêt mixte de Dipterocarpaceae sur plus de 0,4 ha dans une forêt tropicale de plaine en Malaisie; Diédhiou et al. (2010) ont identifié 39 taxons fongiques EM à partir de 7 lignées EM sur 4 Caesalpinioideae et une Phyllanthaceae sur plus de 0,16 ha dans une forêt mixte guinéenne; Smith et al. (2013) ont documenté 52 taxons fongiques EM à partir de 11 lignées fongiques EM dans une forêt néotropicale de Guyana dominée par la Dipterocarpaceae endémique *Pakaraimaea dipterocarpaceae*.

Bien que notre échantillonnage de sporophores et d'ECMs ait été satisfaisant dans l'ensemble au vu de la saturation des courbes d'accumulation des espèces fongiques, nous avons noté des différences au sein des communautés fongiques EM détectées au niveau des sporophores et des ECMs. En effet, de nombreuses lignées EM n'ont pas été trouvées parmi les sporophores, tels que /sebacina, /marcelleina-peziza gerardii, /elaphomyces et /sordariales. Cela pourrait être lié au fait que ces lignées fructifient peu comme c'est le cas des lignées /thelephora-tomentella et /sebacina (Horton et Bruns, 2001). D'un autre côté, certaines lignées de sporophores connues pour former des ECMs, à l'instar de /ramaria-gautieria, /tuber-helvella, /tricholoma et /pisolithus-scleroderma n'ont pas été trouvés sur les apex racinaires de *G. dewevrei*, probablement à cause de leur faible investissement sur la formation des ECMs. Quoi qu'il en soit, les sporophores ont été dominés par les /russula-lactarius-lactifluus et /boletus, et les racines par les /russula-lactarius-lactifluus, /thelephora-tomentella et /sebacina. Sur les 119 taxons fongiques EM obtenus en tout dans cette étude, 60 taxons ont été présents sur les racines EM et ont constitué 71,2% des ECMs traitées. Les 44 taxons fongiques issus de sporophores ont constitué 57,6% des individus récoltés. Toutefois, seuls 15 taxons ont été détectés sur 28,7% des apex racinaires et 42,3% des sporophores. De telles différences suggèrent que les sporophores épigés ne sont pas de bons indicateurs de la richesse spécifique souterraine, ce qui rend nécessaire de combiner les récoltes de sporophores et d'ECMs pour avoir un inventaire exhaustif de la diversité fongique (Richard et al., 2005; Diédhiou et al., 2010a; Sène et al., 2015).

A l'opposé des lignées d'espèces d'Ascomycètes EM très peu représentées dans cette étude tout comme dans d'autres écosystèmes tropicaux (Peay et al., 2010; Smith et al., 2011; Tedersoo et al., 2011; Henry et al., 2015), la lignée /tuber-helvella n'a pas été signalée auparavant dans d'autres forêts tropicales africaines à notre connaissance (Tedersoo et al., 2007, 2010a, 2011; Jairus et al., 2011; Bâ et al., 2012). Pourtant, la lignée /tuber-helvella comprend des taxons largement distribués dans les régions australes (Tedersoo et al., 2010a). Les espèces de cette lignée EM seraient peu représentées dans les forêts tropicales africaines. Cette rareté des espèces d'Ascomycètes pourrait être liée à leurs exigences écologiques spécifiques et expliquerait leur distribution limitée dans les études des communautés EM en région tropicale (Tedersoo et Smith, 2013).

1.2. Les trois catégories d'âge de *G. dewevrei* partagent des RMCs

Les communautés de champignons EM détectés au niveau des trois catégories d'âge de *G. dewevrei* se caractérisent par la présence de quelques taxons fongiques EM dominants et par un grand nombre de taxons fongiques EM rares. Toutefois, ces communautés fongiques sont différentes selon l'âge de développement de la plante. Sur les 119 taxons fongiques, 49 ont été partagés entre les semis, les arbres intermédiaires et les grands arbres de *G. dewevrei*, suggérant ainsi l'existence de RMCs potentiels dans cette forêt. Sur les 49 taxons fongiques EM partagés, 19 ont été abondants sur les apex racinaires des trois catégories d'âge (49,9% des ECMs traitées) et les 30 autres taxons fongiques pourraient être considérées comme rares (28,1% des ECMs traitées). Ceci suggère que les semis seraient potentiellement incorporés dans des RMCs qui pourraient faciliter l'installation des semis. D'ailleurs, il a été suggéré que les RMCs permettraient le transfert d'éléments nutritifs des arbres mères aux semis (Selosse et al., 2006 ; McGuire, 2007 ; van der Heijden et al., 2009).

1.3. Pas de transfert évident de C et N des arbres vers les semis

Les résultats de cette étude n'ont pas révélé des transferts évidents d'éléments nutritifs des arbres vers les semis. En effet, les valeurs des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du feuillage de *G. dewevrei* n'ont révélé aucune différence significative entre les catégories d'âge, bien qu'elles aient été significativement plus élevées que celles du feuillage de l'arbre MA *P. macrophylla* et moins élevées que celles des sporophores dans les trois sites d'étude. Les forêts tropicales sont parmi les biomes terrestres les plus enrichis en ^{15}N (Martinelli et al., 1999). Des écosystèmes tropicaux africains caractérisés par des sols riches en argile présentent habituellement le feuillage des arbres EM plus enrichi en ^{15}N que celui des arbres MA (Högberg, 1990; Terdersoo et al, 2012). Cela pourrait expliquer l'enrichissement en ^{15}N du feuillage de *G. dewevrei* observé dans les trois sites d'étude comparé au feuillage de l'arbre MA *P. macrophylla*. Par contre, les semis ont été plus appauvris en ^{13}C que les grands arbres, ce qui était plutôt inattendu. Cela pourrait s'expliquer par les réserves cotylédonaire appauvries en ^{13}C utilisées par les semis au début de leur développement. A un stade de développement plus avancé, les plantes ont recours à la photosynthèse pour obtenir les nutriments nécessaires à la production de leur biomasse. Or, les semis et les arbres intermédiaires évoluant dans le sous-bois, accèdent facilement au CO_2 appauvri en ^{13}C provenant de la respiration des plantes et des animaux du sol afin de produire leur biomasse aérienne (Cerling et al., 2004). Cela pourrait expliquer la faible teneur en ^{13}C des arbres intermédiaires par rapport aux grands arbres. Des résultats similaires ont été observés au Sud

de la Guinée forestière où aucun transfert de C n'a été observé entre les semis et les adultes de plusieurs espèces d'arbres EM (Diédhiou et al., 2010a). Ces résultats n'excluent pas la possibilité qu'un transfert de C existant, soit détourné par des plantes mixotrophes ou mycohétérotrophes environnantes et rattachées aux mêmes RMCs que les semis des plantes autotrophes (Selosse et Roy, 2009 ; Roy et al., 2013 ; Gonneau et al., 2014). Terdersoo et al. (2012) ont également observé des valeurs similaires du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du feuillage des arbres EM dans une forêt tropicale humide au Gabon. De même, Cerling et al. (2004) ont obtenu des valeurs de -35,36‰ et 5,58‰ respectivement pour le ^{13}C et ^{15}N du feuillage de *G. dewevrei* en République démocratique du Congo.

Malgré l'absence de transfert évident de nutriments des grands arbres vers les semis, on a noté une forte mycorhization des semis de *G. dewevrei* qui laisserait entrevoir un autre mode d'obtention du C par les semis dans les conditions de faible luminosité.

2. CONCLUSION GENERALE ET PRESPECTIVES

Notre étude a révélé une forte diversité des taxons fongiques EM associés à *G. dewevrei* comme dans d'autres forêts tropicales humides africaines. Cela n'a été possible qu'en étudiant la diversité fongique au niveau des sporophores et des ECMs par la combinaison des approches moléculaires et morphologiques. Toutefois, les communautés fongiques EM identifiées au niveau des sporophores ont été très peu similaires à celles identifiées au niveau des racines EM. Dans l'ensemble, la structure des communautés fongiques identifiées sur les racines a été affectée par le site et par la catégorie d'âge, mais pas par les paramètres du sol. Au niveau des trois catégories d'âge de *G. dewevrei*, les communautés fongiques EM ont eu une structure similaire avec la présence d'une minorité de taxons fongiques dominants et d'une majorité de taxons fongiques rares. Par ailleurs, les taxons dominants ont été les principaux acteurs des RMCs reliant les arbres plus âgés aux semis.

Bien que l'existence des RMCs ait été observée dans nos trois sites étudiés, il n'y a pas eu de transferts évidents de nutriments des arbres vers les semis par la méthode d'abondance naturelle en ^{13}C et ^{15}N . Toutefois, les RMCs sembleraient efficaces au vu des faibles $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles de *G. dewevrei* comparé aux sporophores EM dont la principale source de C proviendrait de la plante hôte.

L'absence de transferts évidents de C et N des arbres aux semis laisse à penser qu'il y aurait un autre mode d'acquisition des nutriments du sol. Au pied des arbres, il existe, en effet, une litière

foliaire épaisse, abondante et peu décomposée. Dans ces conditions, il serait intéressant d'évaluer les activités enzymatiques secrétées des ECMs pour mobiliser le C et N organique de la matière organique en décomposition. La forêt à *G. dewevrei* est actuellement exploitée pour ses gisements en cobalt. Les exploitants forestiers ont un cahier de charges qui impose de replanter au fur et à mesure de l'extraction du minerai. Pour restaurer les forêts dégradées de *G. dewevrei* par l'exploitation minière, il est envisagé de réintroduire des semis de *G. dewevrei* inoculés avec des souches sélectionnées pour leur performance sur la plante hôte et leur intérêt dans l'alimentation des populations (ex. russules et chanterelles comestibles).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agerer, R., 1987-2012. Colour Atlas of Ectomycorrhizae, 1st – 15th del., Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- Agerer, R., 1995. Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: an attempt towards a natural classification. In: Varma, A. and Hock, B. (Eds), Mycorrhiza. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 686-733.
- Agerer, R., 2001. Exploration types of ectomycorrhizae: a proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. Mycorrhiza 11, 107-114.
- Agerer, R., Christan, J., Mays, C., Hobbie, E.A., 2012. Isotope signatures and trophic status of Ramaria. Mycol. Progress 11, 47–59.
- Alexander, I., Selosse, M.-A., 2009. Mycorrhizas in tropical forest : a neglected research imperative. New Phytol. 182, 14-16.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral Ecol. 26, 32-46.
- Aubréville, A., 1950. Flore forestière soudanoguinéenne A.-O. F., Cameroun-A.-E. F. Paris, Orstom.
- Aubréville, A., 1957. Échos du Congo belge. Bois et Forêts des Tropiques 51, 28-39.
- Bâ, A., Guissou, T., Duponnois, R., Plenchette, C., Sacko, O., Sidibé, D., Sylla, K., Windou, B., 2001. Mycorrhization contrôlée et fertilisation phosphatée : applications à la domestication du jujubier. Fruits 56, 261-269.
- Bâ, A.M., Duponnois, R., Moyersoen, B., Diédhiou, A.G., 2012. Ectomycorrhizal symbiosis of tropical African trees. Mycorrhiza 22, 1-29.
- Bâ, A.M., Garbaye, J., Dexheimer, J., 1991. Influence of fungal propagules during the early stage of the time sequence of ectomycorrhizal colonization on *Afzelia Africana* Sm. seedlings. Can. J. Bot. 66, 2442-2447.
- Bâ, A.M., McGuire, K.L., Diédhiou, A.G., 2014 Ectomycorrhizal symbiosis in tropical and neotropical forests. CRC Press, New Hampshire.
- Bâ, A.M., Thoen, D., 1990. First syntheses of ectomycorrhizas between *Afzelia africana* (Caesalpinoideae) and native fungi from West Africa. New Phytol. 114, 99-103.
- Bâ, A.M., Duponnois, R., Diabaté, M., Dreyfus, B., 2011. Les champignons ectomycorrhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest. Méthodes d'étude, diversité, écologie, utilisation en foresterie et comestibilité. Editions IRD, pp. 264.

- Bandou, E., Lebailly, F., Muller, F., Dulormne, M., Toribio, A., Chabrol, J., Courtecuisse, R., Plenchette, C., Prin, Y., Duponnois, R., Thiao, M., Sylla, S., Dreyfus, B., Bâ, A.M., 2006. The ectomycorrhizal fungus *Scleroderma bermudense* alleviates salt stress in seagrape (*Coccoloba uvifera* L.) seedlings. *Mycorrhiza* 16, 559-565.
- Baohanta, R., Thioulouse, J., Ramanankierana, H., Prin, Y., Rasolomampianina, R., Baudoin, E., Rakotoarimanga, N., Galiana, A., Randriambanona, H., Lebrun, M., Duponnois, R., 2012. Restoring native forest ecosystems after exotic trees plantation in Madagascar: combination of the local ectotrophic species *Leptolena bojeriana* and *Uapaca bojeri* mitigates the negative influence of the exotic species *Eucalyptus camaldulensis* and *Pinus patula*. *Biol. Invasions* 14, 2407-2421.
- Baptista, P., Reis, F., Pereira, E., Tavares, R.M., Richard, F., Selosse, M.-A., Lino-Neto, T., 2015. Soil DNA pyrosequencing and fruitbodies surveys reveal contrasting diversity for various fungal ecological guilds in chestnut orchards. *Environ. Microbiol. Rep.*, 7, 946-954.
- Becerra, A., Zak, M.R., Horton, T.R., Micolini, J., 2005. Ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal colonization of *Alnus acuminata* from Calilegua National Park (Argentina). *Mycorrhiza* 15, 525-531.
- Bechem, E.E., Alexander, I.J., 2009. Inoculum production and inoculation of *Gnetum africanum* rooted cuttings using a range of mycorrhizal fungi. *Int. J. Biol. Chem. Sci.* 3, 578-586.
- Beeli, M., 1935. Genres *Aminata* et *Volvaria*. Flore iconographique des champignons du Congo 1, 5-45.
- Beeli, M., 1972. Flore iconographique des champignons du Congo, Fasc 1-17, Jardin botanique de l'Etat, Bruxelles. Office et publicité, Lebègue, J. (Ed).
- Bertaux, J., Schmid, M., Chemidlin Prévost-Bourre N., Churin, J.L., Hartmann, A., Garbaye, J., Frey-Klett, P., 2003. *In situ* identification of intracellular bacteria related to *Paenibacillus* spp. in the mycelium of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N. *Appl. Environ. Microbiol.* 69, 4243-4248.
- Bianciotto, V., Lumini, E., Bonfante, P., Vandamme, P., 2003. “*Candidatus, Glomeribacter gigasporarum*”, an endosymbiont of arbuscular mycorrhizal fungi. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 53, 121-24.
- Bidartondo, M.I., Bruns, T.D., 2001. Extreme specificity in epiparasitic Monotropoideae (Ericaceae): Widespread phylogenetic and geographic structure. *Mol. Ecol.* 10, 2285-2295.
- Bidartondo, M.I., Bruns, T.D., 2002. Fine-level micorrhizal specificity in the Monotropoideae (Ericaceae): Specificity for fungal species groups. *Mol. Ecol.* 11, 557-570.
- Björkman, E., 1960. *Monotropa hypopitys* L. – an epiparasite on tree roots. *Physiol. Plant* 13, 308-327.

- Blake, S., Fay, J.M., 1997. Seed production by *Gilbertiodendron dewevrei* in the Nouabalé-Ndoki National Park, Congo, and its implications for large mammals. *J. Trop. Ecol.* 14, 885-891.
- Bonfante, P., Anca, I.A., 2009. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: a network of interactions. *Annu. Rev. Microbiol.* 63, 363-383.
- Bonito, G.M., Gryganskyi, A.P., Trappe, J.M., Vilgalys, R., 2010. A global meta-analysis of *Tuber* ITS rDNA sequences: species diversity, host associations and long-distance dispersal. *Mol. Ecol.* 19, 4994-5008.
- Booth, M.G., 2004. Mycorrhizal networks mediate overstorey-understorey competition in a temperate forest. *Ecol. Lett.* 7, 538-546.
- Borowicz, V.A., Juliano, S.A., 1991. Specificity in host-fungus associations: Do mutualist differ from antagonists? *Evol. Ecol.* 5, 385-392.
- Boström, B., Comstedt, D., Ekblad, A., 2007. Isotope fractionation and ¹³C enrichment in soil profiles during the decomposition of soil organic matter. *Oecologia* 153, 89–98.
- Bowen, G.D., 1973. «Mineral nutrition of ectomycorrhizae ». In: Marks, G.C., Kozlowski, T.T. (eds.), *Ectomycorrhizae, their ecology and physiology*, New York and London, Academic Press , pp. 151-205.
- Brundrett, M.C., 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320, 37-77.
- Bruns, T.D., Bidartondo, M.I., Taylor, D.L., 2002. Host specificity in ectomycorrhizal communities: what do the exceptions tell us? *Integr Compar. Biol.* 42, 352-359.
- Bruns, T.D, Read, D.J., 2000. *In vitro* germination of non-photosynthetic, myco-heterotrophic plants stimulated by fungi isolated from the adult plants. *New Phytol.* 148, 335-342.
- Buée, M., Courty, P.E., Mignot, D., Garbaye, J., 2007. Soil niche effect on species diversity and catabolic activities in an ectomycorrhizal fungal community. *Soil Biol. Biochem.* 39, 1947-1955.
- Buée, M., Reich, M., Murat, C., Morin, E., Nilsson, R.H., Uroz, S., Martin, F., 2009. 454 pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytol.* 184, 449-456.
- Burke, D.J., López-Gutiérrez, J.C., Smemo, K.A., Chan, C.R., 2009. Soil environment and vegetation influence the spatial distribution of ectomycorrhizas in a mature beech maple forest. *Appl. Environ. Microbiol.* 75, 7639-7648.
- Burkill, 1985. *The useful plants of West tropical Africa vol 3*. Royal Botanic Gardens, Kew (K). http://plants.jstor.org/stable/history/10.5555/al.ap.upwta.3_191

- Buscot, F., Munch, J.C., Charcosset, J.Y., Gardes, M., Nehls, U., Hampp, R., 2000. Recent advances in exploring physiology and biodiversity of ectomycorrhizas highlight the functioning of these symbioses in ecosystems. *FEMS Microbiol. Rev.* 24, 601-614.
- Buyck, B., 1993. *Russula* I (Russulaceae). *Flore Illustrée des Champignons d'Afrique Centrale* 15, 335-408.
- Buyck, B., 1994. *Russula* II (Russulaceae). *Flore Illustrée des Champignons d'Afrique Centrale* 16, 411-539.
- Buyck, B., 1997. *Russula* III (Russulaceae). *Flore Illustrée des Champignons d'Afrique Centrale* 15, 545-598.
- Buyck, B., Thoen, D., Walting, R., 1996. Ectomycorrhizal fungi of the Guinea-Congo region. *Proc. R. Soc. Edinb.* 104, 313-333.
- Cerling, T.E., Hart, J.A., Hart, T.B., 2004. Stable isotope ecology in the Ituri forest. *Oecologia* 138, 5-12.
- Chambers, S.M., Sharples, J.M., Cairney, J.W.G., 1998. Towards a molecular identification of the *Pisonia* mycobiont. *Mycorrhiza* 7, 319-321.
- Colpaert, J.V., Van Laere, A., 1996. A comparison of the extracellular enzyme activities of two ectomycorrhizal and a leaf-saprotrophic basidiomycete colonizing beech leaf litter. *New Phytol.* 133, 133-141.
- Colwell, R.K., 2013. *EstimateS*, Version 9.1: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/Colwell/>.
- Connell, J.H., Lowman, M.D., 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *Am. Nat.* 134, 88-119.
- Conway, D., 1992. A comparison of soil parameters in monodominant and mixed forest in the Ituri Forest Reserve, Zaire. Tropical Environmental Science Honours Project Thesis. University of Aberdeen, Aberdeen.
- Corner, E.J.H., Heinemann, P., 1967. Clavaires et *Thelephora*; *Chlorophyllum*. *Flore iconographique des champignons du Congo* 16, 309-324.
- Courty, P.E., Pritsch, K., Schlöter, M., Hartmann, A., Garbaye, J., 2005. Activity profiling of ectomycorrhiza communities in two forest soils using multiple enzymatic tests. *New Phytol.* 174, 240-243.
- Courty, P.E., Bréda, N., Garbaye, J., 2007. Relation between oak tree phenology and the secretion of organic matter degrading enzymes by *Lactarius quietus* ectomycorrhizas before and during bud break. *Soil Biol. Biochem.* 39, 1655-1663.

- Cox, F., Barsoum, N., Lilleskov, E.A., Bidartondo, M.I., 2010. Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. *Ecol. Lett.* 13, 1103-1113.
- Cronquist, A., 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia University Press, NY.
- Cullings, K.W., Szaro, T.M., Bruns, T.D., 1996. Evolution of extreme specialisation within a lineage of ectomycorrhizal epiparasites. *Nature* 379, 63-66.
- Dabin, B., 1965. Application des dosages automatiques à l'analyse des sols. *Cahier Orstom Pédol.* 3, 335-366.
- Dawson, T.E., Mambelli, S., Plamboeck, A., Templer, P.H., Tu, K.P., 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 507-559.
- Delwaulle, J.-C., Diangana, D., Garbaye, J., 1987. Augmentation de la production du Pin des Caraïbes dans la région côtière du Congo par l'introduction du champignon ectomycorhizien *Pisolithus tinctorius*. *Rev. Forest. Fr.* 39, 409-417.
- Dickie, I.A., 2007. Host preference, niches and fungal diversity. *New Phytologist* 174, 230-233.
- Diédhiou, A.G., Dupouey, J.L., Buée, M., Dambrine, E., Laüt, L., Garbaye, J., 2010b. The functional structure of ectomycorrhizal communities in an oak forest in central France witnesses ancient Gallo-Roman farming practices. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 860-862.
- Diédhiou, A.G., Bâ, A.M., Sylla, S., Dreyfus, B., Neyra, M., Ndoeye, I., 2004. The early-stage ectomycorrhizal Thelephoroid fungal sp. is competitive and effective on *Azelaia africana* Sm. In nursery conditions in Senegal. *Mycorrhiza* 14, 313-322.
- Diédhiou, A.G., Selosse, M.-A., Galiana, A., Diabate, M., Dreyfus, B., Bâ, A.M., de Faria, S., Bena, G., 2010. Multi-host ectomycorrhizal fungi are predominant in a Guinean tropical rainforest and shared between canopy trees and seedlings. *Environmental Microbiology* 12, 2219-2232.
- Dissing, H., Lange, M., 1963. Gasteromycetales I. Flore iconographique des champignons du Congo 12, 215-232.
- Dissing, H., Lange, M., 1964. Gasteromycetales II. Flore iconographique des champignons du Congo 13, 233-252.
- Ditengou, F.A., Lapeyrie, F., 2000. Hypaphorine from the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* counteracts activities of indole-3-acetic acid and ethylene but not symbiotic auxins in eucalypt seedlings. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 13, 151-158.
- Dominik, T., 1969. Key to ectotrophic mycorrhizae. *Folia Forestalia Polonica, Série A, Lestnictwo* 15, 309-321.

- Drénou, C., Charnet, F., Girard, S., Garbaye, J., Bonneau, M., Cruiziat, P., Frochot, H., Lévy, G., Marçais, B., Larrieu, L., Moore, W., Rossignol, J.-P., 2006. Les racines: face cachée des arbres.
- Ducousso, M., Béna, G., Bourgeois, C., Buyck, B., Eyssartier, G., Vincelette, M., Rabevohitra, R., Randrihasipara, L., Dreyfus, B., Prin, Y., 2004. The last common ancestor of Sarcolaenaceae and Asian dipterocarp trees was ectomycorrhizal before the India-Madagascar separation, about 88 million years. *Mol. Ecol.* 13, 231-236.
- Ducousso, M., Ramanankierana, H., Duponnois, R., Rabévohitra, R., Randrihasipara, L., Vincelette, M., Dreyfus, B., Prin, Y., 2008. Mycorrhizal status of native trees and shrubs from eastern Madagascar littoral forests with special emphasis on one new ectomycorrhizal endemic family, the Asteropeiaceae. *New Phytol.* 178, 233–238.
- Duhoux, E., Nicole, M., 2004. Atlas de Biologie végétale, associations et interactions chez les plantes. Dunod-IRD, Paris, p.176.
- Duplessis, S., Tagu, D., Martin, F., 2002. « Living together underground: a molecular glimpse of the ectomycorrhizal symbiosis ». In: Osiewacz H. (ed.), *Molecular biology of fungal development*, Dekker, Dekker, Mycology series, New York, pp. 297-323.
- Egerton-Warburton, L., Allen, M.F., 2001. Endo- and ectomycorrhizas in *Quercus agrifolia* Nee. (Fagaceae): patterns of root colonization and effects on seedling growth. *Mycorrhiza* 11, 283-290.
- Fassi, B., 1957. Ectomycorhize chez le *Gnetum africanum* Welw. due à *Scleroderma* sp. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 73, 280-285.
- Fassi, B., 1960. The distribution of ectotrophic mycorrhizae in the litter and upper soil layer of *Gilbertiodendron dewevrei* (Caesalpiniaceae) forest in the Congo. In: *Mykorrhizae, Internationales Mykorrhizas symposium* (ed. DEU), pp 297-302.
- Fortin, J.A., Plenchette, C., Piché, Y., 2008. Les mycorhizes, la nouvelle révolution verte. Éditions Multimondes et Quae, p.131.
- Frey, P., Frey-Klett, P., Garbaye, J., Berge, O., Heulin, T., 1997. Metabolic and genotypic fingerprinting of fluorescent pseudomonads associated with the Douglas fir–*Laccaria bicolor* mycorrhizosphere. *Appl. Environ. Microbiol.* 63, 1852-1860.
- Frey-Klett, P., Garbaye, J., Tarkka, M., 2007. The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytol.* 176, 22-36.
- Garbaye, J., 1990. Pourquoi et comment observer l'état mycorhizien des plants forestiers. *Biologie et forêt. Rev. Forest. Fr.* XLII : 35-47.
- Garbaye, J., 1991. Utilisation des mycorhizes en sylviculture. In : *Les mycorhizes des arbres et plantes cultivées. Technique et documentation*, Lavoisier, Paris, pp 197-250.

- Garbaye, J., 1994. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 128, 197-210.
- Garbaye, J., Delwaulle, J.C., Diangana, D., 1988. Growth response of Eucalypts in the Congo to ectomycorrhizal inoculation. *For. Ecol. Manag.* 24, 151-157.
- Garcia, K., Delaux, P.M., Cope, R.C., Ané, J.M., 2015. Molecular signals required for the establishment and maintenance of ectomycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 208, 79-87.
- Gardes, M., Bruns, T.D., 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. *Can. J. Bot.* 74, 1572-1583.
- Gardes, M., Bruns, T.D., 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.* 2, 113-118.
- Gee, G.W., Bauder, J.W., 1986. Particle-size analysis. In: Klute, A. (Ed.), *Methods of soil analysis, part 1. Physical and mineralogical methods*. Agronomy monograph No. 9 2nd ed. Am. Soc. Agron./Soil Sci. Soc. Am., Madison, Wi, pp 383-411.
- Giollant, M., Guillot, J., Damez, M., Dusser, M., Didier, P., Didier, E., 1993. Characterization of a lectin from *Lactarius deterrimus*. Research on the possible involvement of the fungal lectin in recognition between mushroom and spruce during the early-stages of mycorrhizae formation. *Plant Physiol.*, 101: 413-522.
- Gonneau, C., Jersakova, J., de Tredern, E., Till-Bottraud, I., Saarinen, K., Sauve, M., Roy, M., Hajek, T., Selosse, M.-A., 2014. Photosynthesis in perennial mixotrophic *Epipactis* spp. (Orchidaceae) contributes more to shoot and fruit biomass than to hypogeous survival. *J. Ecol.* 102, 1183-1194.
- Gross, N.D., Torti, S.D., Feener, D.H., Coley, P.D., 2000. Monodominance in an African rain forest: is reduced herbivory important? *Biotropica* 32, 430-439.
- Hart, T.B., 1990. Monospecific dominance in tropical rainforests. *Trends Ecol. Evol.* 5, 6-11.
- Hart, T.B., 1995. Seed, seedling and sub-canopy survival in monodominant and mixed forests of the Ituri forest, Africa. *J. Trop. Ecol.* 11, 443-459.
- Hart, T.B., Hart, J.A., Murphy, P.G., 1989. Monodominant and species-rich forests in the humid tropics: causes for their co-occurrence. *Am. Nat.* 133, 613-633.
- He, X.H., Critchley, C., N.G.H., Bledsoe, C., 2004. Reciprocal N (NH_4^+)- N^{15} or (NO_3^-)- N^{15} transfer between non N_2 -fixing *Eucalyptus maculate* and N_2 -fixing *Casuarina cunninghamiana* linked by the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus* sp. *New Phytol.* 163, 629-640.
- Heim. R., 1955. Les Lactaires d'Afrique intertropicale (Congo belge et Afrique noire française). *Bull. Jard. Bot. État* 25, 1-91.
- Heinemann, P., 1954. Boletineae. *Flore iconographique des champignons du Congo* 3, 50-80.

- Heinemann, P., 1966. Hygrophoraceae, *Laccaria* et Boletineae II (compléments). Flore iconographique des champignons du Congo 15, 279-308.
- Heinemann, P., 1959. Cantharellineae. Flore iconographique des champignons du Congo 8, 153-165.
- Heinemann, P., Rammeloo, J., 1983. Gyrodontaceae p.p. (Bolitineae). Flore illustrée des champignons de l'Afrique Centrale Fasc. 10, 183-198.
- Henkel, T.W., 2003. Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (Caesalpiniaceae) from Guyana. J. Trop. Ecol. 19, 417–437.
- Henkel, T., Aime, M., Chin, M., Miller, S., Vilgalys, R., Smith, M., 2012. Ectomycorrhizal fungal sporocarp diversity and discovery of new taxa in *Dicymbe* monodominant forests of the Guiana Shield. Biodivers. Conserv. 26, 2195-2220.
- Henn, M.R., Chapela, I.H., 2001. Ecophysiology of ^{13}C and ^{15}N isotope fractionation in forest fungi and the roots of the saprotrophic-mycorrhizal divide. Oecologia 128, 480–487.
- Henry, C., Raivoarisoa, J.-F., Razafimamonjy, A., Ramanankierana, H., Andrianaivomahefa, P., Selosse, M.-A., Ducousso, M., 2015. *Asteropeia mcphersonii*, a potential mycorrhizal facilitator for ecological restoration in Madagascar wet tropical rainforests. For. Ecol. Manage. 358, 202–211.
- Hobbie, E.A., Colpaert, J.V., 2003. Nitrogen availability and colonization by mycorrhizal fungi correlate with nitrogen isotope patterns in plants. New Phytol. 157, 115-126.
- Hobbie, E.A., Horton, T.R., 2007. Evidence that saprotrophic fungi mobilize carbon and mycorrhizal fungi mobilize nitrogen during litter decomposition. New Phytol. 173, 447-449.
- Hobbie, E.A., Macko, S.A., Shugart, H.H., 1999. Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence. Oecologia 118, 353–360.
- Hobbie, E.A., 2005. Using isotopic tracers to follow carbon and nitrogen cycling of fungi. In: Dighton J, Oudemans P, White J (eds). The fungal community: its organization and role in the ecosystem. Marcel Dekker, NY, USA, pp. 361-381.
- Högberg, P., 1990. ^{15}N natural abundance as a possible marker of the ectomycorrhizal habit of trees in mixed African woodlands. New Phytol. 115, 483-486.
- Högberg, P., Högberg, M.N., Quist, M.E., Ekblad, A., Näsholm, T., 1999b. Nitrogen isotope fractionation during nitrogen uptake by ectomycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris*. New Phytol., 142, 569–576.
- Högberg, P., Högbom, L., Schinkel, H., Högberg, M., Johannisson, C., Wallmark, H., 1996. ^{15}N abundance of surface soils, roots and mycorrhizas in profiles of European forest soils. Oecologia 108, 207–214.

- Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A.F.S., Ekblad, A., Högberg, M.N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius M, Read DJ (2001) Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411: 789–792
- Högberg, P., Plamboeck, A.H., Taylor, A.F.S., Fransson, P.M.A., 1999a. Natural ^{13}C abundance reveals trophic status of fungi and host-origin of carbon in mycorrhizal fungi in mixed forests. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 96, 8534–8539.
- Horton, T.R., Bruns, T.D., 2001. The molecular evolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black box. *Mol. Ecol.* 10, 1855-1871.
- Ishida, T.A., Nara, K., Hogetsu, T., 2007. Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer broadleaf forests. *New Phytol.* 174, 430-440.
- Izumi, H., Anderson, I.C., Alexander, I.J., Killham, K., Moore, E.R., 2006. Endobacteria in some ectomycorrhiza of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *FEMS Microbiol. Ecol.* 56, 34–43.
- Jairus, T., Mpumba, R., Chinoya, S., Tedersoo, L., 2011. Invasion potential and host shifts of Australian and African ectomycorrhizal fungi in mixed eucalypt plantations. *New Phytol.* 192, 179-187.
- Janos, D.P., 1980. Mycorrhizae Influence Tropical Succession. *Biotropica* 12, 56-64.
- Janos, D.P., 1996. Mycorrhizas, succession, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. In: Frankland, J.C, Magan, N., Gadd, G.M. (Eds.), *Fungi and Environmental Change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 129-162.
- Keeney, D.R., 1980. Prediction of soil nitrogen availability in forest ecosystems: a literature review. *For. Sci.* 26, 159-171.
- Kohzu, A., Tateishi, T., Yamada, A., Koba, K., Wada, E., 2000. Nitrogen isotope fractionation during nitrogen transport from ectomycorrhizal fungi, *Suillus granulatus*, to the host plant, *Pinus densiflora*. *Soil Sci. Plant. Nutr.* 46, 733–739.
- Lapeyrie, F., Ranger, J., Vairelle, D., 1991. Phosphate-solubilizing activity of ectomycorrhizal fungi *in vitro*. *Can. J. Bot.* 69, 342-346.
- Leake, J.R., Johnson, D., Donnelly, D., Muckle, G., Boddy, L., Read, D., 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Can. J. Bot.* 82, 1016-1045.
- Letouzey, R., 1985. Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000, Institut de la carte internationale de la végétation, Toulouse, France, pp. 30.
- Lilleskov, E.A., Fahey, T.J., Horton, T.R., Lovett, G.M., 2002. Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. *Ecology* 83, 104-115.
- Lock, J.M., 1989. Legumes of Africa: a Check-List. Royal Botanic Gardens, Kew, pp 619.

- Maba, D.L., Guelly, A.K., Yorou, N.S., Verbeken, A., Agerer, R., 2015. Phylogenetic and microscopic studies in the genus *Lactifluus* (Basidiomycota, Russulales) in West Africa, including the description of four new species. *IMA Fungus* 6, 13-24.
- Marmeisse, R., Guidot, A., Gay, G., Lambilliotte, R., Sentenac, H., Combier, J.P., Melayah, D., Fraissinet-Tachet, L., Debaud, J.C., 2004. *Hebeloma cylindrosporum*: a model species to study ectomycorrhizal symbiosis from gene to ecosystem. *New Phytol.* 163, 481-498.
- Martin, F., Duplessis, S., Ditengou, F., Lagrange, H., Voiblet, C., Lapeyrie, F., 2001. Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signals and communication genes. *New Phytol.* 151, 145-154.
- Martinelli LA, Piccolo MC, Townsend AR, Vitousek PM, Cuevas E, McDowell W, Robertson GP, Santos OC, Treseder K (1999) Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry* 46, 45-65.
- Marx, D.H., 1980. Variability in ectomycorrhizal development and growth among isolates of *Pisolithus tinctorius* as affected by source, age, and re-isolation. *Can. J. For. Res.* 11, 168-174.
- Mayor, J.R., Schuur, E.A.G., Henkel, T.W., 2009. Elucidating the nutritional dynamics of fungi using stable isotopes. *Eco. Lett.* 12, 171–183.
- McGinley, M., 2008. Dja Faunal Reserve. In: Cleveland, C.J. (Ed.), *Encyclopedia of Earth*. United Nations Environment Programme–World Conservation Monitoring Centre.
http://www.eoearth.org/article/Dja_Faunal_Reserve_Cameroon
- McGuire, K.L., 2007. Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. *Ecology* 88, 567-574.
- McGuire, K.L., Henkel, T.W., De La Cerda, I., 2008. Dual mycorrhizal colonization of forest-dominating tropical trees and the mycorrhizal status of non-dominant tree and liana species. *Mycorrhiza* 18, 217-222.
- McKendrick, S.L., Leake, J.R., Read, D.J., 2000. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections. *New Phytol.* 145, 539-548.
- Mikola, P., 1970. Mycorrhizal inoculation in afforestation. *International Rev. Forest. Res.*, 123-196.
- Molina, R., Massicotte, H., Trappe, J.M., 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications. In: Allen, M.F. (Ed.), *Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process*. Chapman and Hall, NY, pp. 357-423.

- Momoh, Z.O., Gbadegesin, R.A., 1980. Field performance of *Pisolithus tinctorius* as a mycorrhizal fungus of pines in Nigeria. In : Mikola, P. (Ed.), Tropical Mycorrhiza Research, Clarendon Press, Oxford, pp. 72-79.
- Mousain, D., 1989. Étude de la nutrition phosphatée de symbiotes ectomycorhiziens. Thèse doct. d'État, Univ. Montpellier-II, pp 279.
- Moyersoen, B., 2012. Dispersion, an important radiation mechanism for ectomycorrhizal fungi in neotropical lowland forests? In: P. Sudarshana, M. Nageswara-Rao, J.R. Soneji (Eds.). Tropical Forests, pp. 93–116.
- Newbery, D.M., Alexander, I.J., Rother, J.A., 2000. Does proximity to conspecific adults influence the establishment of ectomycorrhizal tree species in an African rain forest? New Phytol. 147, 401-409.
- Newbery, D.M., Alexander, I.J., Thomas, D.W., Gartlan, J.S., 1988. Ectomycorrhizal rain-forest legumes and soil phosphorus in Korup National Park, Cameroon. New Phytol. 109, 433-455.
- Ofosu-Asiedu, A., Mikola, P., 1980. Field performance of *Pinus caribaea* inoculated with pure cultures of four mycorrhizal fungi. In: Mikola, P. (Ed.), Tropical Mycorrhiza Research, Oxford University Press, pp 82-87.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2015. Vegan: Community Ecology Package. Available online at: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olariaga, I., Jugo, B., García-Etxebarria, K., Salcedo, I., 2009. Species delimitation in the European species of *Clavulina* (Cantharellales, Basidiomycota) inferred from phylogenetic analyses of ITS region and morphological data. Mycol. Res. 113, 1261–1270.
- Onguene, N.A., Kuyper, T.W., 2001. Mycorrhizal associations in the rain forest of South Cameroon. For. Ecol. Manage. 140, 277-287.
- Onguene, N.A., Kuyper, T.W., 2002. Importance of the ectomycorrhizal network for seedling survival and ectomycorrhiza formation in rain forests of south Cameroon. Mycorrhiza 12, 13-17.
- Onguene, N.A., Kuyper, T.W., 2012. Habitat and diversity of ectomycorrhizal fungi in forests of South Cameroon. Cameroon J. Exp. Biol. 8, 26-34.
- Peay, K.G., Kennedy, P.G., Davies, S.J., Tan, S., Bruns, T.D., 2010. Potential link between plant and fungal distributions in a dipterocarp rainforest: community and phylogenetic structure of tropical ectomycorrhizal fungi across a plant and soil ecotone. New Phytol. 185, 529-542.
- Peh, K. S.-H., Lewis, S.L., Lloyd, J., 2011. Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. J. Ecol. 99, 891-898.

- Pölme, S., Bahram, M., Yamanaka, T., Nara, K., Dai, Y.C., Grebenc, T., Kraigher, H., Toivonen, M., Wang, P.-H., Matsuda, Y., Naadel, T., Kennedy, P.G., Kõljalg, U., Tedersoo, L., 2013. Biogeography of ectomycorrhizal fungi associated with alders (*Alnus* spp.) in relation to biotic and abiotic variables at the global scale. *New Phytol.* 198, 1239-1249.
- Pritsch, K., Raidl, S., Marksteiner, E., Blaschke, H., Agerer, R., Schlöter, M., Hartmann, A., 2004. A rapid and highly sensitive method for measuring enzyme activities in single mycorrhizal tips using 4- methylumbelliferone labelled fluorogenic substrates in a microplate system. *J. Microbiol. Meth.* 58, 233-241.
- Read, D.J., 1997. The ties that bind. *Nature* 388, 517-518.
- Read, J., Farquhar, G., 1991. Comparative studies in *Nothofagus* (Fagaceae).I. Leaf carbon isotope discrimination. *Funct. Ecol.* 5, 684-695.
- Read, D.J., 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47, 376-391.
- Read, D.J., Leake, J.R., Langdale, A.R., 1989. The nitrogen nutrition of mycorrhizal fungi and their host plants. In: Boddy, L., Marchant, R., Read, D.J. (Eds.), *Nitrogen, Phosphorus and Sulphur Utilization by Fungi*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 181-204.
- Redecker, D., Szaro, T.M., Bowman, R.J., Bruns, T.D., 2001. Small genets of *Lactarius xanthogalactus*, *Russula cremoricolor* and *Amanita francheti* in late-stage ectomycorrhizal successions. *Mol. Ecol.* 10, 1025-1034
- 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.
- Rinaldi, A.C., Comandini, O., Kuyper, T.W., 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Divers.* 33, 1-45.
- Rineau, F., Courty, P.-E., 2011. Secreted enzymatic activities of ectomycorrhizal fungi as a case study of functional diversity and functional redundancy. *Ann. For. Sci.* 68, 69-80.
- Rivière, T., Diedhiou, A.G., Diabate, M., Senthilarasu, G., Natarajan, K., Verbeken, A., Buyck, B., Dreyfus, B., Bena, G., Bâ, A.M., 2007. Genetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes from African and Indian tropical forests. *Mycorrhiza* 17, 415-428.
- Roy, M., Rochet, J., Manzi, S., Jargeat, P., Gryta, H., Moreau, P.A., Gardes, M., 2013. What determines *Alnus*-associated ectomycorrhizal community diversity and specificity? A comparison of host and habitat effects at a regional scale. *New Phytol.* 198, 1228-1238.
- Rygiewicz, P.T., Bledsoe, C.S., Zasoski, R.J., 1984. Effects of ectomycorrhizae and solution pH on [¹⁵N] ammonium uptake by coniferous seedlings. *Can. J. For. Res.* 14, 885-892.
- Sanon, K.B., Bâ, A.M., Dexheimer, J., 1997. Mycorrhizal status of some fungi fruiting beneath indigenous trees in Burkina Faso. *For. Ecol. Manage.* 98, 61-69.

- Schulze, E.-D., Williams, R.J., Farquhar, G.D., Schulze, W., Langridge, J., Miller, J.M., Walker, B.H., 1998. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia. *Austr. J. Plant Physiol.* 25, 413–425.
- Seifert, K.A., 2008. Integrating DNA barcoding into mycological sciences. *Persoonia* 21, 162-166.
- Selosse, M.-A., Martin, F., Bouchard, D., Le Tacon, F., 1999. Structure and dynamics of experimentally introduced and naturally occurring *Laccaria* sp. discrete genotypes in a Douglas-fir plantation. *App. Environ. Microbiol.* 65, 2006-2014.
- Selosse, M.-A., Richard, F., He, X., Simard, S.W., 2006. Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends Ecol. Evol.* 11, 621-628.
- Selosse, M.-A., Roy, M., 2009. Green plants eating fungi : facts and questions about mixotrophy. *Trends Plant Sci.* 14, 64-70.
- Selosse, M.-A., 1998. Etude de populations de champignons Basidiomycètes ectomycorhiziens du genre *Laccaria*, introduits ou spontanés sous Douglas (*Pseudotsuga menziesii*). Thèse de Doctorat de l'Université d'Orsay Paris 6, 181 p.
- Séne, S., Avril, R., Chaintreuil, C., Geoffroy, A., Ndiaye, C., Diédhiou, A.G., Sadio, O., Courtecuisse, R., Sylla, S.N., Selosse, M.-A., Bâ, A.M., 2015. Ectomycorrhizal fungal communities of *Coccoloba uvifera* (L.) L. mature trees and seedlings in the neotropical coastal forests of Guadeloupe (Lesser Antilles). *Mycorrhiza* 25, 547-559.
- Séne, S., 2015. Analyse de la diversité des symbioses ectomycorhiziennes du *Coccoloba uvifera* (L.) L. en zones d'origine et en zones d'introduction. Thèse de Doctorat de l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar, 159 p.
- Simard, S.W., Perry, D.A., Jones, M.D., Myrold, D.D., Durall, D.M., Molina, R., 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 388, 579-582.
- Smith, M.E., Henkel, T.W., Aime, M.C., Fremier, A.K., Vilgalys, R., 2011. Ectomycorrhizal fungal diversity and community structure on three co-occurring leguminous canopy tree species in a Neotropical rainforest. *New Phytol.* 192, 699-712.
- Smith, M.E., Henkel, T.W., Uehling, J.K., Fremmier, A.K., Clarke, H.D., Vilgalys, R., 2013. The ectomycorrhizal fungal community in a neotropical forest dominated by the endemic dipterocarp *Pakaraimea dipterocarpacea*. *PLoS One* 8, e55160.
- Smith, S., Read, J., 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, third ed. Hardcover. Academic Press, 800p.
- Sonké, B., 1998. Etudes floristiques et structurales des forêts de la réserve de faune du Dja (Cameroun). PhD thesis, Université Libre de Bruxelles, Brussels.
- Stewart, G.R., Turnbull, M.H., Schmidt, S., Erskine, P.D., 1995. ^{13}C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. *Austr J Plant Physiol.* 22, 51–55.

- Tagu, D., Rampant, P.F., Lapeyrie, F., Freyklett, P., Vion, P., Villar, M., 2001. Variation in the ability to form ectomycorrhizas in the F1 progeny of an interspecific poplar (*Populus* spp.) cross. *Mycorrhiza* 10, 237-240.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A., Kumar, S., 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 30, 2725-2729.
- Taylor, A.F.S., Alexander, I., 2005. The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist* 19, 102-112.
- Taylor, D.L., Bruns, T.D., 1997. Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two non-photosynthetic orchids. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94, 4510-4515.
- Tedersoo, L., Bahram, M., Jairus, T., Bechem, E., Chinoya, S., Mpumba, R., Leal, M., Randrianjohany, E., Razafimandimbison, S., Sadam, A., Naadel, T., Kõljalg, U., 2011. Spatial structure and the effects of host and soil environments on communities of ectomycorrhizal fungi in wooded savannas and rain forests of Continental Africa and Madagascar. *Mol. Ecol.* 20, 3071-3080.
- Tedersoo, L., Jairus, T., Horton, B.M., Abarenkov, K., Suvi, T., Saar, I., Kõljalg, U., 2008. Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primers. *New Phytol.* 180, 479-490.
- Tedersoo, L., May, T.W., Smith, M.E., 2010a. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20, 217-263.
- Tedersoo, L., Naadel, T., Bahram, M., Pritsch, K., Buegger, F., Leal, M., Kõljalg, U., Põldmaa, K., 2012a. Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afrotropical rain forest. *New Phytol.* 195, 832-843.
- Tedersoo, L., Nara, K., 2010. General latitudinal gradient of biodiversity is reversed in ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.* 185, 351-354.
- Tedersoo, L., Nilsson, R.H., Abarenkov, K., Jairus, T., Sadam, A., Saar, I., Bahram, M., Bechem, E., Chuyong, G., Kõljalg, U., 2010b. 454 Pyrosequencing and Sanger sequencing of tropical mycorrhizal fungi provide similar results but reveal substantial methodological biases. *New Phytol.* 188, 291-301.
- Tedersoo, L., Smith, M.E., 2013. Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. *Fungal Biol. Rev.* 27, 83-99.
- Tedersoo, L., Suvi, T., Jairus, T., Ostonen, I., Põlme, S., 2009. Revisiting ectomycorrhizal fungi of the genus *Alnus*: differential host specificity, diversity and determinants of the fungal community. *New Phytol.* 182, 727-735.
- Tedersoo, L., Suvi, T., Larsson, E., Kõljalg, U., 2006. Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in a wooded meadow. *Mycol. Res.* 110, 734-748.

- Tedersoo, L., Bahram, M., Toots, M., Diédhiou, A.G., Henkel, T.W., Kjoller, R., Morris, M.H., Nara, K., Nouhra, E., Peay, K.G., Pölme, S., Ryberg, M., Smith, M.E., Kõljalg, U., 2012b. Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. *Mol. Ecol.* 21, 4160–4170.
- Tedersoo, L., Suvi, T., Beaver, K., Kõljalg, U., 2007. Ectomycorrhizal fungi of the Seychelles: diversity patterns and host shifts from the native *Vateriopsis seychellarum* (Dipterocarpaceae) and *Intsia bijuga* (Caesalpiniaceae) to the introduced *Eucalyptus robusta* (Myrtaceae), but not *Pinus caribea* (Pinaceae). *New Phytol.* 175, 321–333.
- Teste, F.P., Simard, S.W., Durall, D.M., Guy, R.D., Berch, S.M., 2010. Net carbon transfer between *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* seedlings in the field is influenced by soil disturbance. *J. Ecol.* 98, 429–439.
- Thoen, D., Bâ, A.M., 1989. Ectomycorrhizas and putative ectomycorrhizal fungi of *Azelia africana* Sm. and *Uapaca guineensis* Müll.Arg. in southern Senegal. *New Phytol.* 113, 549–559.
- Thoen, D., Ducouso, M., 1989. Champignons et ectomycorhizes du Fouta Djallon. *Bois For. Trop.* 221, 45–63.
- Thomas, G.W., 1982. Exchangeable cations. In: Page AL (Ed), *Methods of soil analysis. Part 2.* Am. Soc. Agron., Madison, Wi, pp 154–157.
- Tinker, P.B., Jones, M.D., Durall, D.M., 1992. A functional comparison of ecto- and endomycorrhizas. In Read D. J., Lewis D. H., Fitter A. H., Alexander I. J. (Eds.) : *Mycorrhizas in ecosystems*, Wallingford, CAB International, pp 303–310.
- Torti, S.D., Coley, P.D., 1999. Tropical monodominance: a preliminary test of the ectomycorrhizal hypothesis. *Biotropica* 31, 220–228.
- Torti, S.D., Coley, P.D., Kursar, T.A., 2001. Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *Am. Nat.* 157, 141–153.
- Tsantrizos, Y.S., Kope, H.H., Fortin, J.A., Ogilvie, K.K., 1991. Antifungal antibiosis from *Pisolithus tinctorius*. *Phytochemistry* 30, 1113–1118.
- Uroz, S., Calvaruso, C., Turpault, M.P., Pierrat, J.C., Mustin, C., Frey-Klett, P., 2007. Effect of the mycorrhizosphere on the genotypic and metabolic diversity of the soil bacterial communities involved in mineral weathering in a forest soil. *Appl Environ. Microbiol.* 73, 3019–3027.
- Van der Heijden, M.G.A., Horton, T.R., 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal network for facilitation in natural ecosystems. *J. Ecol.* 97, 1139–1150.
- Van der Heijden, M.G.A., Martin, F.M., Selosse, M.-A., Sanders, I.R., 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytol.* 205, 1406–1423.

- Verbeken, A., Buyck, B., 2001. Diversity and ecology of tropical ectomycorrhizal fungi in Africa. In: Watling, R., Frankland, J.C., Ainsworth, A.M., Isaac, S., Robinson, G. (Eds), *Tropical Mycology*. CABI Publishing, Wallingford, pp 11–24.
- Verbeken, A., Walley, R., 2010. Monograph of *Lactarius* in Tropical Africa. *Fungus Flora of Tropical Africa 2*, National Botanic Garden of Belgium, Bruxelles, 161p.
- Verbeken, A., Nuytinck, J., Buyck, B., 2011. New combinations in *Lactifluus*. 1. *Lactifluus* subgen. *Edules*, *Lactariopsis*, and *Russulopsis*. *Mycotaxon* 118, 447–453.
- Voiry, H., 1981. Classification morphologique des ectomycorhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. *Eur. J. For. Path.* 11, 284-299.
- Wallander, H., Göransson, H., Rosengren, U., 2004. Production, standing biomass and natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in ectomycorrhizal mycelia collected at different soil depths in two forest types. *Oecologia* 139, 89–97.
- Wang, B., Qiu, Y.-L., 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16, 299-363.
- Warren, J.M., Brooks, J.R., Meinzer, F.C., Eberhart, J.L., 2008. Hydraulic redistribution of water from *Pinus ponderosa* trees to seedlings: evidence for an ectomycorrhizal pathway. *New Phytol.* 178, 382-394.
- Wurzbarger, N., Bidartondo, M.I., Bledsoe, C.S., 2001. Characterization of *Pinus* ectomycorrhizas from mixed conifer and pygmy forests using morphotyping and molecular methods. *Can. J. Bot.* 79, 1211-1216.
- Yun, W., Hall, I.R., 2004. Edible ectomycorrhizal mushrooms: challenges and achievements. *Can. J. Bot.* 82, 1063-1073.

ANNEXES

Tableau 10: taxons fongiques ectomycorhiziens identifiés au niveau des sporophores et des ECMs des trois catégories d'âge de *Gilbertiodendron dewevrei* dans les trois sites localisés dans une forêt humide au sud-est du Cameroun.

No. du Site	Ordre/Famille	Lignée	Taxa fongique EM	No. de l'échantillon	No. d'accension	Correspondance du Blast avec la plus forte similarité	No. d'accension	% similarité	Source
1	Amanitaceae	/amanita	<i>Amanita</i> sp. 1	S151	KR819009	<i>Amanita alboflavescens</i> isolate A7	FJ441037	87%	Sp
1	Amanitaceae	/amanita	<i>Amanita</i> sp. 2	S03	KR819008	<i>Amanita</i> sp. 'pahasapaensis' voucher RET 271-10	KP313578	86%	Sp
3	Amanitaceae	/amanita	<i>Amanita</i> sp. 3	S120	KR819127	<i>Amanita</i> sp. 3 GMB-2014 voucher MEL:2382895	KP012766	83%	Sp
1	Amanitaceae	/amanita	<i>Amanita</i> sp. 4	S152	KR819128	UEF_isolate L6425_Aman_Gab03	FR731942	87%	Sp
1, 2, 3	Amanitaceae	/amanita	<i>Amanita</i> sp. 5	EG186, S146	KR819006, KR819005	UEF isolate L5160_Aman_Cam01	FR731809	97%	S, GA, Sp
1, 2, 3	Amanitaceae	/amanita	Amanitaceae	EG99	KR819007	<i>Amanita</i> aff. <i>tanzanica</i> RET-346-7	JX844743	96%	S, AI, GA
1, 2	Boletaceae	/boletus	Boletaceae 1	EG127	KR819010	<i>Boletus</i> sp. YM1019	AB848407	81%	S, AI, GA
2	Boletaceae	/boletus	Boletaceae 2	S39	KR819015	<i>Boletus pallidus</i> voucher JLF2568	KC812309	84%	Sp
1	Boletaceae	/boletus	Boletaceae 3	S89	KR819018	Uncultured Basidiomycota clone man58A_soil_B09	GU328591	85%	Sp
1, 2, 3	Boletaceae	/boletus	Boletaceae 4	EG438, S139	KR819021, KR819020	UEF isolate L6492_Bol_Gab02	FR731941	99%	S, AI, GA, Sp
3	Boletaceae	/boletus	Boletaceae 5	S160	KR819023	<i>Truncocolumella rubra</i> voucher OSC 66143	EU837225	82%	Sp
2, 3	Boletaceae	/boletus	<i>Pulveroboletus</i> cfr. <i>aberrans</i>	S47	KR819022	Uncultured <i>Xerocomus</i> voucher TH8805	JN168785	89%	Sp
1	Boletaceae	/boletus	<i>Tylopilus</i> sp. 1	S147	KR819014	<i>Xerocomus</i> sp. Nan-MN4	AB453026	92%	Sp
3	Boletaceae	/boletus	<i>Tylopilus</i> sp. 2	S59	KR819017	UEF_isolate L4533_Bol_Zam03	FR731568	99%	Sp
3	Boletaceae	/boletus	<i>Xerocomus</i> cfr. <i>virescens</i>	S61	KR819012	UEF_isolate L5177_Bol_Cam09	FR731793	90%	Sp

Tableau 10 (suite): taxons fongiques ectomycorhiziens identifiés au niveau des sporophores et des ECMs des trois catégories d'âge de *Gilbertiodendron dewevrei* dans les trois sites localisés dans une forêt humide au sud-est du Cameroun.

No. du Site	Ordre/Famille	Lignée	Taxa fongique EM	No. de l'échantillon	No. d'accession	Correspondance du Blast avec la plus forte similarité	No. d'accession	% similarité	Source
3	Boletaceae	/boletus	<i>Xerocomus spinulosus</i> Heinem.	S60	KR819011	UEF isolate L7549_Bol_MAD07	FR731284	85%	Sp
1	Boletaceae	/boletus	<i>Xerocomus</i> sp. 1	S148	KR819013	UEF isolate L5122a_Bol_Cam08	FR731795	86%	Sp
2	Boletaceae	/boletus	<i>Xerocomus</i> sp. 2	S40	KR819016	UEF isolate L7592_Bol_MAD03	FR731319	95%	Sp
3	Boletaceae	/boletus	<i>Xerocomus</i> sp. 3	S116	KR819019	<i>Xerocomus impolitus</i> voucher 17173	JF907783	73%	Sp
1	Cantharellaceae	/cantharellus	<i>Cantharellus congolensis</i> Beeli	S08	KR819027	<i>Cantharellus congolensis</i> isolate DDT77	JQ976946	99%	Sp
2, 3	Cantharellaceae	/cantharellus	<i>Cantharellus</i> sp. 1	S49	KR819029	<i>Cantharellus</i> sp. VH-2012c	KF981365	90%	Sp
1	Cantharellaceae	/cantharellus	<i>Cantharellus</i> sp. 2	S06	KR819025	<i>Cantharellus</i> sp. VH-2014b	KF981368	96%	Sp
1	Cantharellaceae	/cantharellus	<i>Cantharellus</i> sp. 3	S07	KR819026	<i>Cantharellus subincarnatus</i> subsp. KH-2014	KF981372	96%	Sp
1	Cantharellaceae	/cantharellus	<i>Cantharellus</i> sp. 4	S11	KR819028	<i>Cantharellus</i> sp. VH-2012i	KF981369	96%	Sp
1, 2	Cantharellaceae	/cantharellus	Cantharellaceae	EG16	KR819024	<i>Cantharellus</i> sp. VH-2012i	KF981369	86%	AI, GA
1, 3	Clavulinaceae	/clavulina	<i>Clavulina</i> sp. 1	S118	KR819039	Uncultured <i>Clavulina</i> isolate 116B	KM402974	86%	Sp
1, 2, 3	Clavulinaceae	/clavulina	<i>Clavulina</i> sp. 2	EG36, S22	KR819035, KR819034	<i>Clavulina</i> sp. TU102073	JX287348	83%	S, AI, Sp
1, 3	Clavulinaceae	/clavulina	<i>Clavulina</i> sp. 3	EG59, S14	KR819038, KR819037	UEF isolate L6438a_Clavu_Gab09	FR731934	99%	S, AI, GA, Sp
1, 2, 3	Clavulinaceae	/clavulina	<i>Clavulina</i> sp. 4	EG159, S90	KR819032, KR819033	UEF isolate L6420_Clavu_Gab01	FR731931	98%	S, AI, GA, Sp
1, 3	Clavulinaceae	/clavulina	Clavulinaceae 1	EG80	KR819030	UEF isolate L5806_Clav_Cam06	FR731839	99%	S, AI, GA
1	Clavulinaceae	/clavulina	Clavulinaceae 2	EG69	KR819036	UEF isolate L5050_Clav_Cam02	FR731787	99%	GA

Tableau 10 (suite) : taxons fongiques ectomycorhiziens identifiés au niveau des sporophores et des ECMs des trois catégories d'âge de *Gilbertiodendron dewevrei* dans les trois sites localisés dans une forêt humide au sud-est du Cameroun.

No. du Site	Ordre/Famille	Lignée	Taxa fongique EM	No. de l'échantillon	No. d'accession	Correspondance du Blast avec la plus forte similarité	No. d'accession	% similarité	Source
1, 2, 3	Clavulinaceae	/clavulina	Clavulinaceae 3	EG224	KR819031	UEF isolate L5269a_Clav_Cam04	FR731785	99%	S, AI
1, 2, 3	Corticiaceae	/cantharellus	Corticiaceae	EG386	KR819046	<i>Sistotrema brinkmannii</i>	JQ912675	98%	S, AI, GA
3	Cortinariaceae	/cortinarius	<i>Cortinarius</i> sp.	S69	KR819040	<i>Cortinarius scaurocaninus</i> voucher HS031095	KF732641	86%	Sp
1, 2	Eurotiales	/elaphomyces	Eurotiales	EG307	KR819041	Uncultured <i>Elaphomyces</i> clone ECM92	JQ991717	86%	S, AI, GA
2	Gomphaceae	/ramaria-gautieria	Gomphaceae 1	S34	KR819043	<i>Ramaria</i> sp. BZ1897	JX287355	89%	Sp
1	Gomphaceae	/ramaria-gautieria	Gomphaceae 2	S154	KR819042	Uncultured <i>Clavariadelphus</i>	HF674545	94%	Sp
1, 2, 3	Helotiales	/helotiales	Helotiales	EG280	KR819044	Uncultured Helotiales clone Leof49	KF225838	98%	S, AI
3	Helvellaceae	/tuber-helvella	Helvellaceae	S117B	KR819045	Uncultured <i>Helvella</i> clone LMBC23a-10	JF506761	99%	Sp
1, 2	Pezizaceae	/marcelleina-peizizagerardii	Pezizaceae 1	EG555	KR819047	<i>Hydnobolites cerebriformis</i> voucher RBG Kew	EU784271	78%	S, AI, GA
1, 2, 3	Pezizaceae	/marcelleina-peizizagerardii	Pezizaceae 2	EG556	KR819048	UEF isolate L4197a_Marc_Zam01	FR731597	85%	S, GA
1, 2	Pezizaceae	/marcelleina-peizizagerardii	Pezizaceae 3	EG260	KR819049	UEF isolate L5137_Marc_Cam01	FR731776	95%	S, GA
3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Lactarius melanogalus</i> R. Heim ex R. Heim	S65	KR819055	<i>Lactarius baliophaeus</i> voucher A.V. 05-155	GU258277	97%	Sp
3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Lactifluus corbula</i> (R. Heim & Gooss.-Font.)	S76	KR819056	<i>Lactifluus</i> sp. C2157	HG426466	86%	Sp
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Lactifluus longipes</i> (Verbeken) Verbeken	EG157, S28	KR819051, KR819050	UEF isolate L6576_Russ_Gab29	FR731884	99%	S, AI, GA, Sp
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Lactifluus sesemotani</i> (Beeli) Buyck	EG277, S23	KR819082, KR819081	UEF isolate L4366_Russ_Zam16	FR731488	91%	S, AI, Sp

Tableau 10 (suite) : taxons fongiques ectomycorhiziens identifiés au niveau des sporophores et des ECMs des trois catégories d'âge de *Gilbertiodendron dewevrei* dans les trois sites localisés dans une forêt humide au sud-est du Cameroun.

No. du Site	Ordre/Famille	Lignée	Taxa fongique EM	No. de l'échantillon	No. d'accension	Correspondance du Blast avec la plus forte similarité	No. d'accension	% similarité	Source
3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Lactifluus</i> sp.	S64	KR819054	<i>Lactarius edulis</i> voucher AV 99-041, GENT	AY606973	84%	Sp
1	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula brunneoderma</i> Buyck	S18	KR819062	<i>Russula brunneorigida</i>	JQ902060	96%	Sp
3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula brunneorigida</i> Buyck	S71	KR819076	UEF isolate L6508_Russ_Gab28	FR731885	85%	Sp
1, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula concolora</i> Buyck	S67	KR819074	<i>Russula discopus</i> voucher BB4583	JQ902046	98%	Sp
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula diffusa</i> Buyck	EG201, S56	KR819084, KR819083	UEF isolate L5060_Russ_Cam14	FR731758	100%	S, AI, GA, Sp
1	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula subfistulosa</i> var. <i>apsila</i>	S16	KR819069	UEF isolate L7673_Russ MAD15	FR731389	98%	Sp
1, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 1	EG510, S29	KR819061, KR819060	<i>Russula brunneoannulata</i>	JQ902081	99%	S, AI, Sp
3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 2	S112	KR819063	<i>Russula</i> sp. TU112028	JQ657770	93%	Sp
2	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 3	S104	KR819064	<i>Russula puiggarii</i> voucher TUB305-R	AY667425	91%	Sp
3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 4	S51	KR819065	<i>Russula puellaris</i> voucher UBC F19703	HQ604852	86%	Sp
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 5	EG367, S05	KR819067, KR819066	UEF isolate L5294a_Russ_Cam32	FR731740	99%	S, AI, GA, Sp
1	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 6	S10	KR819068	UEF isolate L5204c_Russ_Cam19	FR731753	98%	Sp
1	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 7	S26	KR819071	<i>Russula</i> sp. TU112053	JQ657773	93%	Sp
2	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 8	S38	KR819072	Uncultured ectomycorrhiza (Russulaceae)	AM113427	99%	Sp
3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 9	S70	KR819075	UEF isolate L6526_Russ_Gab25	FR731888	91%	Sp
3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 10	S110	KR819077	Uncultured <i>Russula</i> clone LH96	GQ268643	81%	Sp

Tableau 10 (suite) : taxons fongiques ectomycorhiziens identifiés au niveau des sporophores et des ECMs des trois catégories d'âge de *Gilbertiodendron dewevrei* dans les trois sites localisés dans une forêt humide au sud-est du Cameroun.

No. du Site	Ordre/Famille	Lignée	Taxa fongique EM	No. de l'échantillon	No. d'accession	Correspondance du Blast avec la plus forte similarité	No. d'accession	% similarité	Source
3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 11	S158	KR819078	<i>Russula cerolens</i> isolate 040919-01 voucher UBC	HQ604834	86%	Sp
3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 12	S159	KR819079	UEF isolate L6596_Russ_Gab16	FR731898	100%	Sp
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 13	EG492, S68	KR819089, KR819088	UEF isolate L5166_Russ_Cam05	FR731767	99%	S, AI, GA, Sp
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 14	EG247, S77	KR819092, KR819091	UEF isolate L5411_Russ_Cam15	FR731757	99%	S, AI, GA, Sp
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 15	EG299, S87	KR819094, KR819095	UEF isolate L6481_Russ_Gab33	FR731880	99%	S, AI, GA, Sp
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	<i>Russula</i> sp. 16	EG460, S109	KR819097, KR819098	UEF isolate L4169_Russ_Zam30	FR731618	95%	S, AI, GA, Sp
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 1	EG344	KR819057	<i>Russula lepida</i> voucher HJB9990	DQ422013	87%	S, AI, GA
1, 2	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 2	EG375	KR819129	<i>Russula compressa</i>	JQ902057	86%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 3	EG378	KR819130	<i>Russula archaea</i> 987IS79	AY061737	86%	S, AI, GA
1, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 4	EG453A	KR819131	<i>Russula</i> sp. TU112141	JQ657781	93%	S, AI, GA
1, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 5	EG464	KR819132	<i>Russula versicolor</i> isolate FFP1034	JQ711920	91%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 6	EG475	KR819058	UEF isolate L6489_Russ_Gab09	FR731904	99%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 7	EG447	KR819059	<i>Russula compressa</i>	JQ902057	93%	S, AI, GA
1, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 8	EG471	KR819070	UEF isolate L6447_Russ_Gab04	FR731909	99%	S, AI

Tableau 10 (suite) : taxons fongiques ectomycorhiziens identifiés au niveau des sporophores et des ECMs des trois catégories d'âge de *Gilbertiodendron dewevrei* dans les trois sites localisés dans une forêt humide au sud-est du Cameroun.

No. du Site	Ordre/Famille	Lignée	Taxa fongique EM	No. de l'échantillon	No. d'accession	Correspondance du Blast avec la plus forte similarité	No. d'accession	% similarité	Source
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 9	EG452	KR819073	<i>Russula</i> sp. 3 RB-2011 voucher AM2BA8B1	JQ272403	88%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 10	EG25	KR819052	<i>Lactarius inversus</i> voucher an 63, GENT	AY606976	98%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 11	EG478	KR819080	UEF isolate L6551_Russ_Gab13	FR731900	99%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 12	EG221	KR819085	UEF isolate L4688_Russ_Zam18	FR731490	99%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 13	EG376	KR819086	<i>Russula archaea</i> 987IS79	AY061737	91%	S, AI
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 14	EG342	KR819087	<i>Russula carmesina</i> var. humilis	JQ902078	92%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 15	EG462	KR819090	<i>Russula pseudocarmesina</i> voucher Buyck 3419	JQ902067	97%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 16	EG208	KR819053	<i>Lactarius longisporus</i> voucher 99-197	DQ421971	96%	S, AI, GA
1, 2	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 17	EG81	KR819093	UEF isolate L6595_Russ_Gab19	FR731894	94%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 18	EG119	KR819133	UEF isolate L4567_Russ_Zam14	FR731486	95%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 19	EG62	KR819096	UEF isolate L4672_Russ_Zam06	FR731482	99%	S, AI, GA
1, 2	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 20	EG142	KR819099	UEF isolate L4623_Russ_Zam10	FR731483	89%	S, AI, GA
1, 2, 3	Russulaceae	/russula-lactarius-lactifluus	Russulaceae 21	EG193	KR819134	UEF isolate L4602_Russ_Zam47	FR731506	85%	S, AI, GA
1, 3	Sclerodermataceae	/scleroderma	<i>Scleroderma</i> sp.	S72	KR819100	UEF isolate L7456_PisScl MAD04	FR731206	87%	Sp

Tableau 10 (suite) : taxons fongiques ectomycorhiziens identifiés au niveau des sporophores et des ECMs des trois catégories d'âge de *Gilbertiodendron dewevrei* dans les trois sites localisés dans une forêt humide au sud-est du Cameroun.

No. du Site	Ordre/Famille	Lignée	Taxa fongique EM	No. de l'échantillon	No. d'accension	Correspondance du Blast avec la plus forte similarité	No. d'accension	% similarité	Source
1, 2, 3	Sebacinaceae	/sebacina	Sebacinaceae 1	EG390	KR819102	Uncultured Sebacinaceae clone 3	FJ803954	91%	S, AI, GA
1, 2, 3	Sebacinaceae	/sebacina	Sebacinaceae 2	EG451	KR819108	UEF isolate L6541_Seb_Gab07	FR731865	99%	S, AI, GA
1, 2, 3	Sebacinaceae	/sebacina	Sebacinaceae 3	EG547	KR819135	UEF isolate L4638_Seb_Zam11	FR731516	99%	AI, GA
2, 3	Sebacinaceae	/sebacina	Sebacinaceae 4	EG445	KR819103	UEF isolate L4559_Seb_Zam06	FR731511	97%	S, AI
1, 2, 3	Sebacinaceae	/sebacina	Sebacinaceae 5	EG317	KR819104	UEF isolate L4674_Seb_Zam13	FR731519	98%	S, AI, GA
1, 2, 3	Sebacinaceae	/sebacina	Sebacinaceae 6	EG422	KR819105	UEF isolate L4629_Seb_Zam10	FR731514	97%	AI, GA
1, 2, 3	Sebacinaceae	/sebacina	Sebacinaceae 7	EG548	KR819106	UEF isolate L6600_Seb_STP7	FR731954	94%	AI, GA
1, 2	Sebacinaceae	/sebacina	Sebacinaceae 8	EG327	KR819107	UEF isolate L6663_Seb_STP9	FR731956	97%	S, GA
1, 2, 3	Sebacinaceae	/sebacina	Sebacinaceae 9	EG416	KR819101	Uncultured Sebacinaceae clone 3	FJ803954	92%	S, AI, GA
1, 2, 3	Sordariales	/sordariales	Sordariales 1	EG194	KR819110	Sordariales sp. 220b	JX244061	95%	S, AI, GA
1	Sordariales	/sordariales	Sordariales 2	EG222	KR819109	Sordariales sp. 220b	JX244061	92%	AI
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	<i>Thelephora</i> sp.	EG523, S95	KR819122, KR819121	Uncultured Thelephoraceae clone RELIS_K5_F04	JF519220	91%	S, AI, GA, Sp
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 1	EG306	KR819111	UEF isolate L6505_Tom_Gab11	FR731852	97%	S, AI, GA
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 2	EG27	KR819113	UEF isolate L6505_Tom_Gab11	FR731852	99%	S, AI, GA
2	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 3	EG501	KR819136	Uncultured <i>Tomentella</i>	HE601894	97%	S, GA

Tableau 10 (suite) : taxons fongiques ectomycorhiziens identifiés au niveau des sporophores et des ECMs des trois catégories d'âge de *Gilbertiodendron dewevrei* dans les trois sites localisés dans une forêt humide au sud-est du Cameroun.

No. du Site	Ordre/Famille	Lignée	Taxa fongique EM	No. de l'échantillon	No. d'accension	Correspondance du Blast avec la plus forte similarité	No. d'accension	% similarité	Source
2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 4	EG517	KR819137	UEF isolate L5387_Tom_Cam14	FR731706	99%	S, AI
1, 2	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 5	EG532	KR819138	<i>Tomentella</i> sp. SYN 965	EF507258	96%	S, AI, GA
1, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 6	EG92	KR819114	UEF isolate L6477_Tom_Gab12	FR731851	92%	S
2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 7	EG547	KR819123	Uncultured <i>Tomentella</i>	FR852142	99%	AI, GA
1, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 8	EG456	KR819115	<i>Tomentella brunneocystidia</i> M SYN 839	NR119618	91%	S, AI, GA
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 9	EG554	KR819124	UEF isolate L6400_Tom_Gab16	FR731846	99%	S, AI, GA
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 10	EG70	KR819125	UEF isolate L4193_Tom_Zam06	FR731611	94%	AI, GA
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 11	EG540	KR819116	UEF isolate L4475_Tom_Zam08	FR731529	100%	AI, GA
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 12	EG545	KR819117	UEF isolate L5392_Tom_Cam13a	FR731683	94%	AI, GA
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 13	EG332	KR819118	UEF isolate L6485_Tom_Gab13	FR731850	97%	S, AI, GA
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 14	EG112	KR819119	UEF isolate L4582_Tom_Zam04	FR731644	99%	S, AI, GA
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 15	EG433	KR819112	UEF isolate L5312_Tom_Cam03	FR731718	99%	S, AI, GA
1, 2, 3	Thelephoraceae	/thelephora-tomentella	Thelephoraceae 16	EG34	KR819120	UEF isolate L7454_Tom MAD09	FR731204	96%	S, AI
1	Tricholomataceae	/tricholoma	<i>Tricholoma</i> sp.	S09	KR819126	<i>Pseudobaeospora</i> sp. BP-2013 voucher DED 8605	KF271798	86%	Sp

Tous les taxons fongiques EM ont été nommés en utilisant le nom de l'espèce, de la famille ou de l'ordre suivi d'un numéro. Les taxons nommés en latin sont ceux qui correspondent aux sporophores identifiés au niveau de l'espèce et aux ECMs correspondantes. S: semis, AI: arbres intermédiaires, GA: grands arbres et Sp: Sporophores

Tableau 11 : Morphotypes EM récoltés sur les racines de semis (S), d'arbres intermédiaires (AI) et de grands arbres (GA) de *Gilbertiodendron dewevrei* au sud-est du Cameroun dans trois sites (1, 2 et 3) situés au sud-est du Cameroun. Dbh=diamètre à hauteur de poitrine.

Site	Catégorie d'âge	N° échantillons	Nombre de racines mycorhizées	Nombre de racines non mycorhizées	Taux de mycorhization par échantillon (%)	Taux de mycorhization par catégorie d'âge (%)	Morphotypes	Dbh (cm)
1	S1	EG79	146	21	63,75	90,82	Duveteux blanc	0,732
		EG 80	62		27,07		Décoiffé marron	
1	S2	EG 81	216	25	66,87	92,25	Duveteux blanc	0,76
		EG82	82		25,38		Décoiffé marron	
1	S3	EG83	356	13	76,88	97,19	Duveteux blanc	0,816
		EG84	94		20,3		Décoiffé marron	
1	S4	EG85	379	7	93,81	98,26	Duveteux blanc	0,618
		EG86	18		4,45		Décoiffé marron	
1	S5	EG87	348	4	96,93	98,87	Duveteux blanc	0,914
		EG88	7		1,94		Brun foncé poilu	
1	S6	EG89	322	1	98,77	99,69	Duveteux blanc	0,616
		EG90	3		0,92		Brun foncé poilu	
1	S7	EG91	308	5	93,33	98,48	Duveteux blanc	0,696
		EG92	6		1,81		Brun foncé poilu	
		EG93	4		1,21		Décoiffé marron	
		EG94	7		2,12		Brun foncé poilu	
1	S8	EG 191	74	8	61,66	93,32	Duveteux Blanc	Pas de tige
		EG 192	38		31,66		Décoiffé brun	
1	S9	EG95	34	4	18,68	97,8	Duveteux blanc	0,701
		EG96	128		70,33		Décoiffé marron	
		EG97	16		8,79		Décoiffé marron	
1	S10	EG98	63	2	51,63	98,36	Décoiffé marron	0,557
		EG99	29		23,77		Décoiffé marron	
		EG100	6		4,91		Brun foncé poilu	
		EG101	22		18,03		Duveteux blanc	
1	S11	EG102	22	24	14,19	84,49	Duveteux blanc	0,645
		EG103	89		57,41		Décoiffé brun	
		EG104	11		7,09		Brun foncé poilu	
		EG105	9		5,8		Décoiffé marron	
1	S12	EG106	31	5	27,43	95,53	Décoiffé marron	0,647
		EG107	32		28,31		Décoiffé marron	
		EG108	2		1,76		Décoiffé marron	
		EG109	23		20,35		Duveteux blanc	
		EG110	1		0,88		Duveteux blanc	
		EG111	7		6,19		Décoiffé marron	
		EG112	12		10,61		Brun foncé poilu	
1	S13	EG113	305	14	85,43	96,07	Duveteux blanc	0,752
		EG114	7		1,96		Brun foncé poilu	
		EG115	6		1,68		Décoiffé marron	
		EG116	25		7		Décoiffé marron	
1	S14	EG117	17	31	7,35	86,74	Décoiffé marron	0,715
		EG118	8		3,46		Brun clair poilu	
		EG119	175		75,75		Duveteux blanc	
1	S15	EG120	2	10	0,75	96,24	Décoiffé marron	0,537

		EG121	8		3		Brun clair poilu	
		EG122	246		92,48		Duveteux blanc	
1	S16	EG123	9	21	4,36	89,8	Décoiffé marron	0,64
		EG124	6		2,91		Décoiffé marron	
		EG125	3		1,45		Brun clair poilu	
		EG126	156		75,72		Duveteux blanc	
		EG127	11		5,33		Noir avec Poil court	
1	S17	EG128	194	16	87,78	92,76	Duveteux blanc	0,562
		EG129	11		4,97		Brun clair lisse	
1	S18	EG130	197	26	79,43	89,51	Duveteux blanc	0,597
		EG131	25		10,08		Brun clair lisse	
1	S19	EG132	349	26	82,7	93,83	Duveteux blanc	0,543
		EG133	45		10,66		Décoiffé marron	
		EG134	2		0,47		Brun foncé poilu	
1	S20	EG135	305	11	88,66	96,8	Duveteux blanc	0,539
		EG136	20		5,81		Décoiffé marron	
		EG131	8		2,32		Jaune Sâle	
1	S21	EG138	131	10	34,2	97,4	Duveteux blanc	0,484
		EG139	34		8,87		Brun clair poilu	
		EG140	208		54,3		Brun foncé poilu	
1	S22	EG141	80	13	24,61	96	Duveteux blanc	0,656
		EG142	40		12,3		Brun foncé poilu	
		EG143	192		59,07		Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
1	S23	EG144	77	15	27,2	94,7	Duveteux blanc	0,454
		EG145	85		30,03		Brun foncé poilu	
		EG146	106		37,45		Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
1	S24	EG147	30	12	14,92	94,03	Duveteux blanc	0,549
		EG148	28		13,93		Brun clair poilu	
		EG149	131		65,17		Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
1	S25	EG150	149	12	74,13	94,03	Duveteux blanc	0,768
		EG151	40		19,9		Duveteux blanc	
1	S26	EG152	280	6	72,53	98,44	Duveteux blanc	0,756
		EG153	97		25,12		Duveteux blanc	
		EG154	3		0,77		Noir poilu à texture granuleuse	
1	S27	EG155	253	11	94,75	95,88	Duveteux blanc	0,634
		EG156	3		1,12		Noir poilu à texture granuleuse	
1	S28	EG157	210	13	90,12	94,42	Duveteux blanc	0,523
		EG158	6		2,57		Décoiffé marron	
		EG159	4		1,71		Brun clair poilu	
1	S29	EG160	188	10	88,68	95,28	Duveteux blanc	0,683
		EG161	8		3,77		Noir poilu à texture granuleuse	

		EG162	6		2,83		Brun clair lisse	
1	S30	EG163	136	23	83,43	85,89	Duveteux blanc	0,699
		EG164	4		2,46		Noir poilu à texture granuleuse	
1	S31	EG165	96	17	63,15	88,81	Duveteux blanc	0,55
		EG166	30		19,73		Noir poilu à texture granuleuse	
		EG167	4		2,63		Brun clair poilu	
		EG168	5		3,29		Brun clair lisse	
1	S32	EG169	98	21	77,77	83,33	Duveteux blanc	0,548
		EG170	7		5,55		Noir poilu à texture granuleuse	
1	S33	EG 171	256	28	90,14	90,14	Duveteux blanc	0,48
1	S34	EG 172	182	21	89,65	89,65	Duveteux blanc	0,436
1	S35	EG 173	200	17	92,16	92,16	Duveteux blanc	0,444
1	S36	EG 174	234	25	90,34	90,34	Duveteux blanc	0,396
1	S37	EG 175	72	11	68,57	89,51	Duveteux blanc	0,726
		EG 176	13		12,38		Noir avec Poil court	
		EG 177	2		1,9		Jaune Sale	
		EG 178	7		6,66		Brun clair translucide	
1	S38	EG 179	52	38	44,44	67,52	Duveteux blanc	0,46
		EG 180	18		15,38		Noir avec Poil court	
		EG 181	9		7,69		Brun clair translucide	
1	S39	EG 182	88	20	56,77	87,09	Duveteux blanc	0,614
		EG 183	13		8,4		Noir avec Poil court	
		EG 184	16		10,32		Brun clair translucide	
		EG 185	18		11,61		Décoiffé marron	
1	S40	EG 186	15	30	9,43	81,05	Brun clair translucide	0,552
		EG 187	88		55,34		Duveteux blanc	
		EG 188	9		5,66		Brun lisse	
		EG 189	12		7,54		Noir avec Poil court	
		EG 190	5		3,14		Duveteux blanc décoiffé	
1	S41	EG 193	103	42	71,03	71,03	Brun clair lisse	0,602
1	S42	EG 194	124	27	82,11	82,11	Brun clair lisse	1,012
1	S43	EG195	18	22	13,23	83,81	Duveteux blanc	0,497
		EG 196	70		51,47		Duveteux blanc	
		EG 197	24		17,64		Duveteux blanc	
		EG 198	2		1,47		Brun clair lisse	
1	S44	EG199	5	16	2,11	93,12	Duveteux blanc	0,633
		EG 200	183		77,54		Duveteux blanc	
		EG 201	28		11,86		Duveteux blanc décoiffé	

		EG 202	4		1,69		Brun foncé lisse	
1	S45	EG 203	139	12	60,43	94,76	Duveteux blanc	0,847
		EG 204	77		33,47		Duveteux blanc décoiffé	
		EG 205	1		0,43		Brun foncé poilu	
		EG 206	1		0,43		Brun translucide	
		EG 207	83		54,96		Duveteux blanc	
1	S46	EG 208	49	16	32,45	89,39	Duveteux blanc décoiffé	0,706
		EG 209	1		0,66		Brun foncé lisse	
		EG 210	1		0,66		Duveteux blanc décoiffé	
		EG 211	1		0,66		Brun foncé poilu	
		EG 212	96		50,26		Noir lisse	
1	S47	EG 213	63	22	32,98	88,49	Brun clair lisse (colore en jaune le CTAB)	1,014
		EG 214	8		4,18		Duveteux blanc	
		EG 215	2		1,07		Duveteux blanc	
		EG 216	83		23,11		Duveteux Blanc	
1	S48	EG 217	48	27	13,37	92,45	Brun clair lisse (colore en jaune le CTAB)	0,866
		EG 218	201		55,98		Noir lisse	
1	Total S= 48		10 604	811	31,68	92,89		0,641
1	AI 1-1	EG 219	112	35	64	80	Duveteux blanc	17
		EG 220	28		16		Brun clair	
1	AI 1-2	EG 219	125	32	66,84	82 ,88	Duveteux blanc	
		EG 220	30		16,04		Brun clair	
1	AI 1-3	EG 219	214	25	77,81	90,09	Duveteux blanc	
		EG 220	36		13,09		Brun clair	
1	AI 1-4	EG 219	121	39	63,02	79,68	Duveteux blanc	
		EG 220	32		16,66		Brun clair	
1	AI 1-5	EG 219	112	25	58,03	87,04	Duveteux blanc	
		EG 220	56		29,01		Brun clair	
1	AI 1-6	EG 219	214	32	70,86	89,4	Duveteux blanc	
		EG 220	56		18,54		Brun clair	
1	AI 1-7	EG 219	156	36	73,93	82,93	Duveteux blanc	
		EG 220	19		9		Brun clair	
1	AI 1-8	EG 219	113	35	71,51	77,83	Duveteux blanc	
		EG 220	10		6,32		Brun clair	
1	AI 2-1	EG 221	122	36	62,88	81,43	Duveteux blanc	12
		EG 222	36		18,55		Brun clair	
1	AI 2-2	EG 221	145	45	62,5	80,6	Duveteux blanc	
		EG 222	42		18,1		Brun clair	
1	AI 2-3	EG 221	158	36	62,69	85,7	Duveteux blanc	
		EG 222	58		23,01		Brun clair	
1	AI 2-4	EG 221	211	42	70,8	85,9	Duveteux blanc	

		EG 222	45		15,1		Brun clair	
1	AI 2-5	EG 221	165	36	70,81	84,54	Duveteux blanc	
		EG 222	32		13,73		Brun clair	
1	AI 2-6	EG 221	144	37	79,55	79,55	Duveteux blanc	
1	AI 2-7	EG 221	158	52	67,23	77,03	Duveteux blanc	
		EG 222	25		9,8		Brun clair	
1	AI 2-8	EG 221	147	23	66,21	77,47	Duveteux blanc	
		EG 222	25		11,26		Brun clair	
1	AI 3-1	EG 223	143	43	76,88	76,88	Noir lisse	
1	AI 3-2	EG 223	156	21	88,13	88,13	Noir lisse	
1	AI 3-3	EG 223	231	36	86,51	86,51	Noir lisse	
1	AI 3-4	EG 223	214	39	84,58	84,58	Noir lisse	
1	AI 3-5	EG 223	178	58	75,42	75,42	Noir lisse	
1	AI 3-6	EG 223	159	36	81,53	81,53	Noir lisse	
1	AI 3-7	EG 223	169	36	82,43	82,43	Noir lisse	
	AI 3-8	EG 223	123	27	82	82	Noir lisse	
1	AI 4-1	EG 224	70	11	86,41	86,41	Duveteux blanc	
1	AI 4-2	EG 224	89	12	88,11	88,11	Duveteux blanc	
1	AI 4-3	EG 224	123	41	75	75	Duveteux blanc	
1	AI 4-4	EG 224	147	21	87,5	87,5	Duveteux blanc	
1	AI 4-5	EG 224	98	23	80,99	80,99	Duveteux blanc	
1	AI 4-6	EG 224	87	24	78,37	78,37	Duveteux blanc	
1	AI 4-7	EG 224	125	25	83,33	83,33	Duveteux blanc	
1	AI 4-8	EG 224	67	14	82,71	82,71	Duveteux blanc	
1	AI 5-1	EG 225	85	15	85	85	Décoiffé brun	
1	AI 5-2	EG 225	121	16	88,32	88,32	Décoiffé brun	
1	AI 5-3	EG 225	98	21	82,35	82,35	Décoiffé brun	
1	AI 5-4	EG 225	78	24	76,47	76,47	Décoiffé brun	
1	AI 5-5	EG 225	89	34	72,35	72,35	Décoiffé brun	
1	AI 5-6	EG 225	156	24	86,66	86,66	Décoiffé brun	
1	AI 5-7	EG 225	124	14	89,85	89,85	Décoiffé brun	
1	AI 5-8	EG 225	98	17	85,21	85,21	Décoiffé brun	
1	AI 6-1	EG 800	104	12	89,6	89,6	Duveteux blanc	
1	AI 6-2	EG 801	87	18	82,8	82,8	Duveteux blanc	
1	AI 6-3	EG 802	63	21	75	75	Duveteux blanc	
1	AI 6-4	EG 803	73	12	85,8	85,8	Duveteux blanc	
1	AI 6-5	EG 804	98	16	85,9	85,9	Duveteux blanc	
1	AI 6-6	EG 805	108	16	87,1	87,1	Décoiffé brun	
1	AI 6-7	EG 806	56	18	76,6	76,6	Décoiffé brun	
1	AI 6-8	EG 807	43	2	95,5	95,5	Décoiffé brun	
1	Total AI = 48		6607	1313	63,29	83,42		17,3
1	GA 1-1	EG 226	185	22	89,37	89,37	Duveteux blanc	
1	GA 1-2	EG 226	223	56	79,99	79,99	Duveteux blanc	

1	GA 1-3	EG 226	302	21	93,49	93,49	Duveteux blanc	
1	GA 1-4	EG 226	80	18	90,9	90,9	Duveteux blanc	
1	GA 1-5	EG 226	52	16	76,47	76,47	Duveteux blanc	
1	GA 1-6	EG 226	36	24	60	60	Duveteux blanc	
1	GA 1-7	EG 226	42	25	62,68	62,68	Duveteux blanc	
1	GA 1-8	EG 226	63	23	73,25	73,25	Duveteux blanc	
1	GA 2-1	EG 227	6	17	4,95	85,94	Brun clair lisse	
		EG 228	8		6,61		Noir lisse	
		EG 229	90		74,38		Duveteux blanc	
1	GA 2-2	EG 227	8	19	18,6	55,8	Brun clair lisse	141
		EG 229	16		37,2		Duveteux blanc	
1	GA 2-3	EG 227	21	23	47,72	47,72	Brun clair lisse	
1	GA 2-4	EG 228	18	21	46,15	46,15	Noir lisse	
1	GA 2-5	EG 229	24	14	63,15	63,15	Duveteux blanc	
1	GA 2-6	EG 227	12	26	20,33	55,92	Brun clair lisse	
		EG 229	21		35,59		Duveteux blanc	
1	GA 2-7	EG 229	12	10	45,45	45,45	Duveteux blanc	
1	GA 2-8	EG 229	16	9	64	64	Duveteux blanc	
1	GA 3-1	EG 242	97	60	4 5,97	71,85	Brun foncé poilu avec touffes par endroit	135
		EG 243	32		15,16		Noir lisse	
		EG 244	21		9,72		Noir lisse	
		EG 245	1		0,46		Jaune claire	
1	GA 3-2	EG 242	65	36	48,87	72,93	Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
		EG 243	32		24,06		Noir lisse	
1	GA 3-3	EG 242	53	23	69,73	69,73	Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
1	GA 3-4	EG 242	53	42	37,58	74,2	Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
		EG 229	46		32,62		Duveteux blanc	
1	GA 3-5	EG 229	52	35	59,87	59,87	Duveteux blanc	
1	GA 3-6	EG 242	65	21	75,58	75,58	Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
1	GA 3-7	EG 243	23	17	57,5	57,5	Noir lisse	
1	GA 3-8	EG 243	31	16	65,95	65,95	Noir lisse	
1	GA 4-1	EG 230	243	47	71,05	86,24	Duveteux blanc	212
		EG 231	33		9,64		Noir lisse	
		EG 232	17		4,97		Brun clair lisse	
		EG 233	1		0,29		Brun clair lisse	
		EG 234	1		0,29		Duveteux blanc	
1	GA 4-2	EG 230	145	54	60,16	77,58	Duveteux blanc	
		EG 231	42		17,42		Noir lisse	
1	GA 4-3	EG 230	223	36	73,11	88,19	Duveteux blanc	
		EG 233	46		15,08		Brun clair lisse	
1	GA 4-4	EG 230	136		45,03	82,11	Duveteux blanc	
		EG 233	45		14,9		Brun clair lisse	

		EG 231	67	54	22,18		Noir lisse	
1	GA 4-5	EG 230	112	32	59,25	83,05	Duveteux blanc	
		EG 233	45		23,8		Brun clair lisse	
1	GA 4-6	EG 230	96	19	60	88,12	Duveteux blanc	
		EG 231	45		28,12		Noir lisse	
1	GA 4-7	EG 230	245	21	76,8	93,41	Duveteux blanc	
		EG 231	53		16,61		Noir lisse	
1	GA 4-8	EG 230	123	32	79,35	79,35	Duveteux blanc	
1	GA 5-1	EG 235	224	0	32,12	99,97	Décoiffé blanc	
		EG 236	236		33,85		Duveteux blanc	
		EG 237	237		34		Noir lisse	
1	GA 5-2	EG 236	145	25	61,7	89,35	Duveteux blanc	
		EG 237	65		27,65		Noir lisse	
1	GA 5-3	EG 236	231	32	48,32	93,29	Duveteux blanc	
		EG 237	215		44,97		Noir lisse	
1	GA 5-4	EG 236	145	12	46,62	96,13	Duveteux blanc	
		EG 237	154		49,51		Noir lisse	
1	GA 5-5	EG 236	189	56	48,46	85,63	Duveteux blanc	
		EG 237	145		37,17		Noir lisse	
1	GA 5-6	EG 236	213	36	52,59	91,1	Duveteux blanc	
		EG 237	156		38,51		Noir lisse	
1	GA 5-7	EG 236	121	45	72,89	72,89	Duveteux blanc	
1	GA 5-8	EG 236	212	21	45,59	95,48	Duveteux blanc	
		EG 237	232		49,89		Noir lisse	
1	GA 6-1	EG 238	160	12	38,46	61,53	Duveteux blanc	
		EG 239	247		59,37		Brun clair lisse (colore en jaune le CTAB)	
		EG 240	7		1,68		Noir lisse	
		EG 241	2		0,48		Duveteux blanc	
1	GA 6-2	EG 238	98	45	34,02	84,36	Duveteux blanc	
		EG 239	145		50,34		Brun clair lisse (colore en jaune	

							le CTAB)	
1	GA 6-3	EG 238	245	26	57,37	93,90	Duveteux blanc	
		EG 239	156		36,53		Brun clair lisse (colore en jaune le CTAB)	
1	GA 6-4	EG 238	145	32	34,11	92 ,45	Duveteux blanc	
		EG 239	196		46,11		Brun clair lisse (colore en jaune le CTAB)	
		EG 240	52		12,23		Noir lisse	
1	GA 6-5	EG 238	213	12	55,46	96,86	Duveteux blanc	
		EG 239	159		41,4		Brun clair lisse (colore en jaune le CTAB)	
1	GA 6-6	EG 238	175	14	40,32	96,77	Duveteux blanc	
		EG 239	245		56,45		Brun clair lisse (colore en jaune le CTAB)	
1	GA 6-7	EG 238	145	54	29,65	88,95	Duveteux blanc	
		EG 240	54		11,04		Noir lisse	
		EG 239	236		48,26		Brun clair lisse (colore en jaune le CTAB)	
1	GA 6-8	EG 238	123	23	38,55	92,77	Duveteux blanc	
		EG 240	15		4,7		Noir lisse	
		EG 239	158		49,52		Brun clair lisse (colore en jaune le CTAB)	
1	Total GA = 48		9420	1334	42,44	87,59		184,6
2	S1	EG 246	52	9	70,27	87,82	Duveteux blanc	0,921
		EG 247	6		8,1		Brun décoiffé	
		EG 248	2		2,7		Brun foncé lisse	
		EG 249	5		6,75		Brun foncé poilu	
2	S2	EG 250	86	11	66,66	91,45	Duveteux blanc	0,725
		EG 251	14		10,85		Brun foncé translucide	
		EG 252	13		10,07		Brun foncé poilu	
		EG 253	5		3,87		Brun clair poilu	
2	S3	EG 254	45	5	59,21	93,42	Duveteux blanc	0,852
		EG 255	1		1,31		Brun clair décoiffé	
		EG 256	10		13,15		Brun foncé poilu	
		EG 257	15		19,73		Brun clair poilu	
2	S4	EG 258	64	7	64,64	92,92	Duveteux blanc	0,609
		EG 259	17		17,17		Brun clair translucide poilu	
		EG 260	4		4 ,0		Brun clair poilu	
		EG 261	6		6,06		Brun foncé poilu	
		EG 262	1		1,01		Brun foncé poilu	
2	S5	EG 263	48	10	69,56	85,5	Brun clair poilu	0,666
		EG 264	11		15,94		Brun clair translucide	
2	S6	EG 265	43	2	78,18	96,36	Brun clair poilu	1,19

		EG 266	10		18,18		Brun clair translucide	
2	S7	EG 267	23	2	58,97	94,86	Brun clair poilu	1,152
		EG 268	14		35,89		Brun clair translucide	
2	S8	EG 269	38	4	59,37	93,75	Brun clair poilu	0,8
		EG 270	22		34,37		Brun clair translucide	
2	S9	EG 271	8	4	27,58	86,2	Brun clair translucide	0,627
		EG 272	13		44,83		Brun clair poilu	
		EG 273	4		13,79		Brun foncé poilu	
2	S10	EG 274	49	4	79,03	93,54	Brun foncé poilu	0,879
		EG 275	5		8,06		Brun foncé poilu	
		EG 276	4		6,45		Brun clair translucide	
2	S11	EG 277	189	6	96,92	96,92	Duveteux blanc	1,104
2	S12	EG 278	203	2	97,13	99,04	Duveteux blanc	0,685
		EG 279	4		1,91		Brun clair décoiffé	
2	S13	EG 280	130	7	69,89	96,23	Duveteux blanc	0,766
		EG 281	49		26,34		Brun foncé décoiffé	
2	S14	EG 282	196	7	75,97	97,28	Brun foncé décoiffé	0,87
		EG 283	54		20,93		Duveteux blanc	
		EG 284	1		0,38		Brun clair	
2	S15	EG 285	23	8	65,71	77,14	Duveteux blanc	0,724
		EG 286	2		5,71		Brun clair poilu	
		EG 287	1		2,86		Brun clair translucide	
		EG 288	1		2,86		Brun clair décoiffé	
2	S16	EG 289	36	11	65,46	80	Duveteux blanc	0,636
		EG 290	6		10,91		Brun foncé décoiffé	
		EG 291	2		3,63		Brun clair translucide	
2	S17	EG 292	48	11	25,53	94,14	Duveteux blanc	0,896
		EG 293	53		28,19		Brun foncé poilu	
		EG 294	37		19,68		Brun foncé poilu	
		EG 295	12		6,38		Brun foncé poilu	
		EG 296	18		9,57		Brun foncé décoiffé	
		EG 297	6		3,19		Brun foncé poilu	
		EG 298	3		1,6		Brun clair poilu	
2	S18	EG 299	21	14	19,09	87,27	Duveteux blanc	1,42
		EG 300	13		11,81		Brun foncé poilu	
		EG 301	52		47,27		Brun clair poilu	
		EG 302	8		7,27		Brun foncé décoiffé	

		EG 303	2		1,81		Brun clair translucide	
2	S19	EG 304	38	18	21,71	89,71	Duveteux blanc	0,774
		EG 305	20		11,43		Brun foncé poilu	
		EG 306	61		34,86		Brun foncé poilu	
		EG 307	19		10,86		Brun foncé poilu	
		EG 308	3		1,71		Brun clair translucide	
		EG 309	15		8,57		Brun foncé décoiffé	
		EG 310	1		0,57		Jaune Sale	
2	S20	EG 311	51	9	26,84	95,26	Duveteux blanc	1,093
		EG 312	30		15,79		Brun foncé décoiffé	
		EG 313	37		19,47		Brun foncé décoiffé	
		EG 314	48		25,26		Brun foncé décoiffé	
		EG 315	10		5,26		Brun foncé poilu	
		EG 316	5		2,63		Brun foncé lisse	
		EG 317	47	14	25,13	92,51	Duveteux blanc	0,88
2	S21	EG 318	51		27,27		Brun foncé poilu	
		EG 319	53		28,34		Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
		EG 320	14		7,48		Brun foncé poilu	
		EG 321	4		2,14		Brun foncé poilu	
		EG 322	4		2,14		Brun foncé lisse	
2	S22	EG 323	6	7	5,88	93,13	Duveteux blanc	1,35
		EG 324	48		47,06		Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
		EG 325	26		25,49		Brun foncé poilu	
		EG 326	5		4,9		Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
		EG 327	3		2,94		Brun lisse	
		EG 328	7		6,86		Brun foncé poilu	
		EG 329	17	11	8,5	94,5	Duveteux blanc	1,032
2	S23	EG 330	72		36		Brun foncé poilu	
		EG 331	82		41		Brun foncé poilu avec touffes par endroit	
		EG 332	4		2		Brun clair translucide	
		EG 333	6		3		Brun foncé poilu	
		EG 334	8		4		Brun foncé poilu	
2	S24	EG 335	30	13	12,82	94,44	Duveteux blanc	0,637
		EG 336	19		8,12		Brun foncé décoiffé	
		EG 337	38		16,24		Brun foncé poilu	
		EG 338	100		42,73		Brun foncé poilu	

							avec touffes par endroit	
		EG 339	10		4,27		Brun foncé lisse	
		EG 340	11		4,7		Brun clair translucide	
		EG 341	13		5,55		Brun foncé lisse	
2	S25	EG 342	5	10	5,21	89,58	Duveteux blanc	0,488
		EG 343	15		15,62		Duveteux blanc	
		EG 344	63		65,62		Brun foncé lisse	
		EG 345	3		3,12		Brun clair translucide	
2	S26	EG 346	21	6	26,92	92,3	Brun décoiffé	0,941
		EG 347	48		61,54		Brun foncé lisse	
		EG 348	3		3,84		Brun clair translucide	
2	S27	EG 349	42	6	48,27	93,1	Brun foncé lisse	0,5
		EG 350	33		37,93		Brun décoiffé	
		EG 351	3		3,45		Brun clair translucide	
		EG 352	3		3,45		Brun clair lisse	
2	S28	EG 353	10	11	25	72,5	Duveteux blanc	0,47
		EG 354	16		40		Brun décoiffé	
		EG 355	3		7,5		Brun clair lisse	
2	S29	EG 356	1	14	1,3	81,81	Duveteux blanc rhizo morphe	0,716
		EG 357	1		1,3		Duveteux blanc manteau	
		EG 358	15		19,48		Duveteux blanc	
		EG 359	12		15,58		Brun clair decoiffé	
		EG 360	34		44,15		Brun clair lisse	
2	S30	EG 361	14	18	14,58	81,25	Duveteux blanc	0,341
		EG 362	64		66,67		Brun clair decoiffé	
2	S31	EG361a	54	10	84,3	84,3	Duveteux blanc	0,213
2	S32	EG361b	59	9	86,7	86,7	Duveteux blanc	0,145
2	S33	EG 363	250	16	93,98	93,98	Duveteux blanc	0,266
2	S34	EG 364	276	7	97,53	97,53	Duveteux blanc	0,646
2	S35	EG 365	25	14	59,52	66,66	Brun clair decoiffé	0,8
		EG 366	3		7,14		Brun clair decoiffé	
2	S36	EG 367	36	17	67,92	67,92	Brun décoiffé	0,756
2	S37	EG 368	52	14	78,78	78,78	Duveteux blanc	0,715
2	S38	EG 369	39	8	82,98	82,98	Duveteux blanc	0,957
2	S39	EG 370	25	7	71,43	80	Duveteux blanc	0,771
		EG 371	3		8,57		Brun décoiffé	
2	S40	EG 372	27	5	69,23	87,18	Duveteux blanc	0,801
		EG 373	7		17,95		Brun décoiffé	
2	S41	EG 374	4	10	6,45	83,87	Duveteux blanc	0,771
		EG 375	11		17,74		Brun décoiffé	
		EG 376	37		59,68		Brun lisse	
2	S42	EG 377	9	4	9,57	95,74	Duveteux blanc	0,633
		EG 378	73		77,66		Brun clair	

							decoiffé	
		EG 379	8		8,51		Brun clair translucide	
2	S43	EG 380	50	8	86,2	86,2	Brun clair decoiffé	0,657
2	S44	EG 381	42	12	77,77	77,77	Brun clair decoiffé	0,983
2	S45	EG 382	40	7	56,34	90,14	Duveteux blanc	0,58
		EG 383	9		12,68		Brun clair decoiffé	
		EG 384	11		15,49		Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
		EG 385	4		5,63		Brun translucide	
2	S46	EG 386	40	13	35,4	88,49	Duveteux blanc	0,687
		EG 387	15		13,27		Brun clair decoiffé	
		EG 388	30		26,55		Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
		EG 389	15		13,27		Brun clair lisse	
2	S47	EG 390	31	8	52,54	86,44	Duveteux blanc	0,944
		EG 391	13		22,03		Brun clair decoiffé	
		EG 392	7		11,86		Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	S48	EG390a	43	8	84,3	84,3	Duveteux blanc	0,856
2	TOTAL S= 48		4581	438	28,38	91,27		0,77
2	GA 1-1	EG 393	287	3	98,96	98,96	Duveteux blanc	190
2	GA 1-2	EG 394	294	0	100	100	Duveteux blanc	
2	GA 1-3	EG 395	234	2	97,56	97,56	Duveteux blanc	
2	GA 1-4	EG 396	200	5	97,56	97,56	Duveteux blanc	
2	GA 1-5	EG 397	209	3	98,58	98,58	Duveteux blanc	
2	GA 1-6	EG 398	278	2	99,28	99,28	Duveteux blanc	
2	GA 1-7	EG 399	267	0	100	100	Duveteux blanc	
2	GA 1-8	EG 400	160	0	100	100	Duveteux blanc	
2	GA 2-1	EG 401	180	3	98,36	98,36	Duveteux blanc	133
2	GA 2-2	EG 402	140	6	95,89	95,89	Duveteux blanc	
2	GA 2-3	EG 403	102	0	100	100	Duveteux blanc	
2	GA 2-4	EG 404	56	4	93,33	93,33	Duveteux blanc	
2	GA 2-5	EG 405	157	2	98,74	98,74	Duveteux blanc	
2	GA 2-6	EG 406	42	4	91,3	91,30	Duveteux blanc	
2	GA 2-7	EG 407	92	4	95,83	95,83	Duveteux blanc	
2	GA 2-8	EG 408	64	3	95,52	95,52	Duveteux blanc	
2	GA 3-1	EG 409	22	11	66,67	66,67	Duveteux blanc	121
2	GA 3-2	EG 410	28	9	75,67	75,67	Duveteux blanc	
2	GA 3-3	EG 411	20	12	62,5	62,50	Duveteux blanc	
2	GA 3-4	EG 412	10	7	58,82	58,82	Duveteux blanc	
2	GA 3-5	EG 413	26	11	70,27	70,27	Duveteux blanc	
2	GA 3-6	EG 414	23	8	74,19	74,19	Duveteux blanc	
2	GA 3-7	EG 415	18	8	69,23	69,23	Duveteux blanc	
2	GA 3-8	EG 416	27	9	75	75	Duveteux blanc	

2	GA 4-1	EG 417	20	5	80	80	Brun foncé decoiffé	127
2	GA 4-2	EG 418	2	3	40	40	Duveteux blanc	
2	GA 4-3	EG 419	3	3	27,27	72,72	Duveteux blanc	
		EG 420	5		45,45		Brun foncé decoiffé	
2	GA 4-4	EG 421	4	0	100	100	Brun foncé decoiffé	
2	GA 4-5	EG 421a	35	5	87,5	87,5	Duveteux blanc	
2	GA 4-6	EG 421b	45	7	86,5	86,5	Duveteux blanc	
2	GA 4-7	EG 421b	85	10	89,4	89,4	Duveteux blanc	
2	GA 4-8	EG 421d	47	8	85,4	85,4	Duveteux blanc	133
2	GA 5-1	EG 422	3	0	100	100	Duveteux blanc	
2	GA 5-2	EG 423	56	6	90,3	90,3	Duveteux blanc	
2	GA 5-3	EG 424	43	5	74,1	74,1	Duveteux blanc	
2	GA 5-4	EG 425	63	9	87,5	87,5	Duveteux blanc	
2	GA 5-5	EG 425a	57	7	89	89	Duveteux blanc	
2	GA 5-6	EG 425b	67	5	93	93	Duveteux blanc	
2	GA 5-7	EG 425c	45	10	81,8	81,8	Duveteux blanc	
2	GA 5-8	EG 425d	39	5	88,6	88,6	Duveteux blanc	164
2	GA 6-1	EG 426	8	2	80	80	Duveteux blanc	
2	GA 6-2	EG 426a	45	5	90	90	Duveteux blanc	
2	GA 6-3	EG 426b	56	6	90,3	90,3	Duveteux blanc	
2	GA 6-4	EG 426c	54	7	88,5	88,5	Duveteux blanc	
2	GA 6-5	EG 426d	56	6	90,3	90,3	Duveteux blanc	
2	GA 6-6	EG 427	2	0	100	100	Brun foncé decoiffé avec longs poils	
2	GA 6-7	EG 428	6	3	66,67	66,67	Brun foncé decoiffé avec longs poils	
2	GA 6-8	EG 429	3	2	33,33	77,77	Duveteux blanc	
		EG 430	4		44,44		Brun foncé decoiffé avec longs poils	
2	TOTAL GA = 48		3789	235	89,07	94,16		144,6
2	AI 1-1	EG 431	21	4	84	84	Brun foncé poilu decoiffé	18
2	AI 1-2	EG 432	3	3	7,89	92,1	Duveteux blanc	
		EG 433	23		60,53		Brun foncé poilu decoiffé	
		EG 434	9		23,68		Brun foncé poilu	
2	AI 1-3	EG 435	24	0	100	100	Brun foncé poilu decoiffé	
2	AI 1-4	EG 436	30	0	100	100	Brun foncé poilu decoiffé	
2	AI 1-5	EG 436a	47	9	74,6	74,6	Duveteux blanc	
2	AI 1-6	EG 436b	56	10	84,8	84,8	Duveteux blanc	
2	AI 1-7	EG 436c	52	9	85,2	85,2	Duveteux blanc	25
2	AI 1-8	EG 436d	23	3	88,4	88,4	Duveteux blanc	
2	AI 2-1	EG 437	9	2	81,81	81,81	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	

2	AI 2-2	EG 437a	45	5	90	90	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 2-3	EG 437b	23	10	69,6	69,6	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 2-4	EG 437c	57	9	86,3	86,3	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 2-5	EG 437d	42	7	85,7	85,7	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 2-6	EG 437e	42	8	84	84	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 2-7	EG 437f	36	5	87,8	87,8	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 2-8	EG 437g	49	3	94,2	94,2	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 3-1	EG 438	6	5	54,54	54,54	Brun foncé lisse	27
2	AI 3-2	EG 439	6	3	66,67	66,67	Brun foncé lisse	
2	AI 3-3	EG 439a	39	9	81,2	81,2	Brun foncé lisse	
2	AI 3-4	EG 439b	45	10	81,8	81,8	Brun foncé lisse	
2	AI 3-5	EG 439c	46	6	88,4	88,4	Brun foncé lisse	
2	AI 3-6	EG 439d	53	9	85,4	85,4	Brun foncé lisse	
2	AI 3-7	EG 439e	89	10	89,8	89,8	Brun foncé lisse	
2	AI 3-8	EG 439f	56	9	86,1	86,1	Brun foncé lisse	
2	AI 4-1	EG 440	2	3	13,33	80	Brun foncé decoiffé	25
		EG 441	10		66,67		Brun foncé poilu decoiffé	
2	AI 4-2	EG 441a	45	10	81,8	81,8	Brun foncé poilu decoiffé	
2	AI 4-3	EG 441b	75	9	89,2	89,2	Brun foncé poilu decoiffé	
2	AI 4-4	EG 441c	56	12	82,3	82,3	Brun foncé poilu decoiffé	
2	AI 4-5	EG 441d	12	9	57,14	57,14	Brun foncé poilu decoiffé	
2	AI 4-6	EG 441e	33	8	80,4	80,4	Brun foncé poilu decoiffé	
2	AI 4-7	EG 441f	41	7	85,4	85,4	Brun foncé poilu decoiffé	
2	AI 4-8	EG 441g	43	9	82,6	82,6	Brun foncé poilu decoiffé	
2	AI 5-1	EG 442	12	6	66,67	66,67	Duveteux blanc	18
2	AI 5-2	EG 442a	45	9	83,3	83,3	Duveteux blanc	
2	AI 5-3	EG 442b	43	8	84,3	84,3	Duveteux blanc	
2	AI 5-4	EG 442c	34	7	82,9	82,9	Duveteux blanc	
2	AI 5-5	EG 442d	47	8	85,4	85,4	Duveteux blanc	
2	AI 5-6	EG 442e	45	9	83,3	83,3	Duveteux blanc	
2	AI 5-7	EG 442f	39	3	92,8	92,8	Duveteux blanc	
2	AI 5-8	EG 442g	38	4	90,4	90,4	Duveteux blanc	

2	AI 6-1	EG 443	27	6	67,5	85	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	23
		EG 444	7		17,5		Brun foncé lisse	
2	AI 6-2	EG 444a	36	8	81,8	81,8	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 6-3	EG 444b	42	9	82,3	82,3	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 6-4	EG 444c	52	10	83,8	83,8	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 6-5	EG 444d	47	7	87	87	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 6-6	EG 444e	54	8	87	87	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 6-7	EG 444f	56	7	88,8	88,8	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	AI 6-8	EG 444g	47	7	87	87	Brun foncé poilu avec touffe par endroit	
2	TOTAL AI = 48		1919	331	77,17	85,28		22,6
3	S1	EG 445	52	11	22,51	95,24	Duveteux blanc	0,842
		EG 446	70		30,3		Brun foncé poilu decoiffé	
		EG 447	98		42,42		Brun foncé poilu decoiffé	
3	S2	EG 448	70	13	28,34	94,73	Duveteux blanc	0,399
		EG 449A	96		38,86		Brun foncé poilu decoiffé	
		EG 449B					Brun foncé poilu	
		EG 450	68		27,53		Brun poilu decoiffé	
3	S3	EG 451	31	7	59,61	86,53	Duveteux blanc	0,875
		EG 452	9		17,31		Brun foncé decoiffé avec longs poils	
		EG 453A	5		9,61		Jaune Sale	
		EG 453B	1				Brun foncé poilu	
3	S4	EG 454	48	11	37,79	91,34	Duveteux blanc	0,437
		EG 455	28		22,05		Brun foncé poilu decoiffé	
		EG 456	4		3,15		Brun foncé decoiffé avec longs poils	
		EG 457A	36		28,35		Jaune Sale	
		EG 457B	1				Brun foncé lisse décoiffé	
3	S5	EG 458	109	8	93,16	93,16	Brun foncé	0,68

							decoiffé	
3	S6	EG 459	97	12	88,99	88,99	Brun foncé lisse décoiffé	0,531
3	S7	EG 459a	88	11	88,8	88,8	Brun foncé lisse décoiffé	0,535
3	S8	EG 459b	86	12	87,7	87,7	Brun foncé lisse décoiffé	0,54
3	S9	EG 460	241	10	96,01	96,01	Brun foncé lisse décoiffé	0,791
3	S10	EG 461	219	6	97,33	97,33	Brun foncé lisse décoiffé	0,595
3	S11	EG 462	27	2	93,1	93,10	Brun clair lisse décoiffé	0,432
3	S12	EG 463	3	7	8,11	81,08	Duveteux blanc	1,024
		EG 464	18		48,65		Brun foncé lisse décoiffé	
		EG 465	9		24,32		Jaune Sale	
3	S13	EG 466	270	10	96,43	96,43	Brun foncé lisse décoiffé	0,437
3	S14	EG 467	250	8	96,9	96,90	Brun foncé lisse décoiffé	0,34
3	S15	EG 467a	123	21	85,4	85,4	Brun foncé lisse décoiffé	0,32
3	S16	EG 467b	98	18	84,4	84,4	Brun foncé lisse décoiffé	0,31
3	S17	EG 468	98	7	93,33	93,33	Brun clair lisse décoiffé	0,836
3	S18	EG 469	91	6	93,81	93,81	Jaune Sale	0,707
3	S19	EG 470	9	4	12,33	94,52	Duveteux blanc	0,902
		EG 471	57		78,08		Brun clair lisse décoiffé	
		EG 472	3		4,11		Jaune Sale	
3	S20	EG 473	98	3	93,33	97,14	Duveteux blanc	0,529
		EG 474	4		3,81		Brun clair lisse décoiffé	
3	S21	EG 475	56	5	56,56	94,94	Duveteux blanc	0,791
		EG 476	30		30,3		Brun clair lisse décoiffé	
		EG 477	8		8,08		Jaune Sale	
3	S22	EG 478	4	3	9,52	92,85	Duveteux blanc	0,84
		EG 479	35		83,33		Brun clair lisse décoiffé	
3	S23	EG 480	6	3	12,24	93,87	Duveteux blanc	1,416
		EG 481	19		38,78		Brun clair lisse décoiffé	
		EG 482	6		12,24		Brun clair lisse décoiffé	
		EG 483	15		30,61		Jaune Sale	
3	S24	EG 484	92	4	87,62	96,33	Duveteux blanc	0,624
		EG 485	7		6,42		Jaune Sale	
		EG 486	6		5,71		Brun foncé lisse	
3	S25	EG 487	24	2	52,17	95,65	Duveteux blanc	0,272
		EG 488A	20		43,48		Brun foncé poilu avec touffes par endroit	

		EG 488B	1				Brun foncé décoiffé avec longs poils	
3	S26	EG 489	14	2	87,5	87,5	Duveteux blanc	0,411
3	S27	EG 490	20	0	80	100	Duveteux blanc	0,47
		EG 491	5		20		Brun foncé décoiffé	
3	S28	EG 492	31	1	64,58	97,91	Duveteux blanc	0,57
		EG 493	5		10,42		Brun foncé décoiffé avec longs poils	
		EG 494	11		22,91		Brun foncé décoiffé	
3	S29	EG 495	13	0	100	100	Duveteux blanc	0,778
3	S30	EG 496	13	0	100	100	Duveteux blanc	0,521
3	S31	EG 497	27	5	57,44	89,36	Duveteux blanc	0,606
		EG 498	15		31,91		Brun foncé décoiffé	
3	S32	EG 499	36	4	37,11	95,87	Duveteux blanc	0,587
		EG 500	34		35,05		Brun clair poilu	
		EG 501	8		8,25		Brun foncé décoiffé avec longs poils	
		EG 502	9		9,28		Noir lisse	
		EG 503	6		6,18		Brun foncé décoiffé	
3	S33	EG 504	208	7	96,74	96,74	Brun foncé lisse décoiffé	Sas de tige
3	S34	EG 505	114	13	89,76	89,76	Brun foncé lisse décoiffé	0,432
3	S35	EG 506	89	8	91,75	91,75	Brun foncé lisse décoiffé	0,323
3	S36	EG 507	104	5	95,41	95,41	Brun foncé lisse décoiffé	0,654
3	S37	EG 508	35	0	100	100	Brun foncé lisse décoiffé	0,678
3	S38	EG 509	18	0	100	100	Brun foncé lisse décoiffé	0,404
3	S39	EG 510	9	0	12,33	100	Duveteux blanc	0,829
		EG 511	64		87,67		Brun foncé lisse décoiffé	
3	S40	EG 512	17	0	17,89	100	Duveteux blanc	0,42
		EG 513	78		82,11		Brun foncé lisse décoiffé	
3	S41	EG 514	96	5	95,05	95,05	Duveteux blanc	0,932
3	S42	EG 515	272	22	82,67	93,31	Duveteux blanc	0,768
		EG 516	30		9,12		Brun foncé poilu duveteux	
		EG 517	5		1,52		Brun foncé poilu	
3	S43	EG 518	226	12	75,84	95,97	Duveteux blanc	0,564
		EG 519	60		20,13		Duveteux blanc	
3	S44	EG 520	171	7	77,72	96,81	Duveteux blanc	0,654
		EG 521	42		19,09		Duveteux blanc	
3	S45	EG 522	106	14	41,73	94,49	Duveteux blanc	0,856
		EG 523	72		28,35		Brun foncé poilu	

							décoiffé	
		EG 524	62		24,41		Brun foncé lisse	
3	S46	EG 525	118	15	80,82	89,72	Duveteux blanc	0,654
		EG 526	13		8,9		Brun foncé poilu décoiffé	
3	S47	EG 527	199	8	68,15	97,26	Duveteux blanc	0,765
		EG 528	69		23,63		Brun foncé poilu décoiffé	
		EG 529	16		5,48		Brun foncé décoiffé avec longs poils	
3	S48	EG 530	187	5	57,18	98,47	Duveteux blanc	0,456
		EG 531	132		40,37		Brun foncé poilu décoiffé	
		EG 532	3		0,92		Brun foncé poilu	
3	TOTAL S= 48		5803	337	49,11	94,51		0,62
3	AI 2-1	EG 533	54	9	85,71	85,71	Duveteux blanc	35
3	AI 2-2	EG 533a	45	7	86,5	86,5	Duveteux blanc	
3	AI 2-3	EG 533b	56	9	86,1	86,1	Duveteux blanc	
3	AI 2-4	EG 533c	47	8	82,4	82,4	Duveteux blanc	
3	AI 2-5	EG 533d	57	6	90,4	90,4	Duveteux blanc	
3	AI 2-6	EG 533e	47	7	87,03	87,03	Duveteux blanc	
3	AI 2-7	EG 533f	47	8	85,4	85,4	Duveteux blanc	
3	AI 2-8	EG 533g	48	9	84,2	84,2	Duveteux blanc	
3	AI 1-1	EG 534	137	15	90,13	90,13	Brun foncé lisse décoiffé	34
3	AI 1-6	EG 534a	56	10	84,8	84,8	Brun foncé lisse décoiffé	
3	AI 1-2	EG 534b	78	9	89,6	89,6	Brun foncé lisse décoiffé	
3	AI 1-3	EG 534c	59	8	88	88	Brun foncé lisse décoiffé	
3	AI 1-4	EG 534d	65	8	69,8	69,8	Brun foncé lisse décoiffé	
3	AI 1-5	EG 534e	55	7	88,7	88,7	Brun foncé lisse décoiffé	
3	AI 1-7	EG 534f	63	8	88,7	88,7	Blanc duveteux	
3	AI 1-8	EG 534g	55	14	79,7	79,7	Blanc duveteux	
3	AI 4-1	EG 535	83	10	56,85	93,15	Duveteux blanc	21
3		EG 536	53		36,3		Brun foncé lisse décoiffé	
3	AI 4-2	EG536a	54	9	42,2	92,9	Duveteux blanc	
		EG536h	65		50,8		Brun foncé lisse décoiffé	
3	AI 4-3	EG536b	65	10	86,66	86,66	Duveteux blanc	
3	AI 4-4	EG536c	55	9	50,46	91,74	Duveteux blanc	
		EG536i	45		41,28		Brun foncé lisse décoiffé	
3	AI 4-5	EG536d	59	10	85,5	85,5	Duveteux blanc	
3	AI 4-6	EG536e	54	12	81,81	81,81	Duveteux blanc	
3	AI 4-7	EG536f	65	10	54,16	91,66	Duveteux blanc	
		EG536j	45		37,5		Brun foncé lisse décoiffé	

3	AI 4-8	EG536g	58	9	86,56	86,56	Duveteux blanc	
3	AI 6-1	EG 537	125	7	82,23	95,39	Duveteux blanc	42
		EG 538	20		13,16		Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI 6-2	EG 538a	58	10	85,29	85,29	Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI 6-3	EG 538b	65	10	65	90	Duveteux blanc	
		EG 538c	25		25		Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI 6-4	EG 538d	69	9	88,46	88,46	Duveteux blanc	
3	AI 6-5	EG 538e	72	12	85,71	85,71	Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI 6-6	EG 538f	68	10	53,54	92,12	Duveteux blanc	
		EG 538g	49		38,58		Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI 6-7	EG 538h	59	14	80,82	80,82	Duveteux blanc	
3	AI 6-8	EG 538i	65	16	80,24	80,24	Duveteux blanc	
3	AI 5-1	EG 538j	65	14	82,27	82,27	Duveteux blanc	45
3	AI 5-2	EG 538k	58	6	56,86	94,11	Duveteux blanc	
		EG 538l	38		37,25		Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI 5-3	EG 538m	65	14	82,27	82,27	Duveteux blanc	
3	AI -5-4	EG 538n	56	8	87,5	87,5	Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI -5-5	EG 538o	58	10	44,27	92,36	Duveteux blanc	
		EG 538S	63		48,09		Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI 5-6	EG 538q	56	9	86,15	86,15	Duveteux blanc	
3	AI 5-7	EG 538r	58	9	86,56	86,56	Duveteux blanc	
3	AI 5-8	EG 538s	48	8	85,71	85,71	Duveteux blanc	
3	AI 3-1	EG 538t	75	9	89,28	89,28	Duveteux blanc	47
3	AI 3-2	EG 538v	54	10	52,43	90,29	Duveteux blanc	
		EG 538w	39		37,86		Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI 3-3	EG 538x	58	9	86,56	86,56	Duveteux blanc	
3	AI 3-4	EG 538y	47	8	85,45	85,45	Duveteux blanc	
3	AI 3-5	EG 538z	58	10	85,29	85,29	Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI 3-6	EG 538ab	54	10	49,54	90,82	Duveteux blanc	
		EG 538ac	45		41,28		Brun foncé poilu décoiffé	
3	AI 3-7	EG 538ad	57	12	82,61	82,61	Duveteux blanc	
3	AI 3-8	EG 538ae	58	13	81,69	81,69	Duveteux blanc	
3	TOTAL AI = 48		3455	468	70,58	88,07		37,3
3	GA 1-1	EG 539	45	7	39,47	93,85	Duveteux blanc	177
		EG 540	2		1,75		Brun foncé poilu	
		EG 541	60		52,63		Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 1-2	EG 541a	47	12	79,66	79,66	Duveteux blanc	
3	GA 1-3	EG 541b	65	13	83,33	83,33	Brun foncé poilu	
3	GA 1-4	EG 541c	47	10	45,19	90,38	Duveteux blanc	
		EG 541d	40		38,46		Brun foncé poilu	
		EG 541e	7		6,73		Brun foncé lisse	

							décoiffé	
3	GA 1-5	EG 541f	45	9	83,33	83,33	Duveteux blanc	
3	GA 1-6	EG 541g	57	15	79,16	79,16	Duveteux blanc	
3	GA 1-7	EG 541h	47	8	85,45		Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 1-8	EG 541i	23	10	32,39	85,91	Duveteux blanc	
		EG 541j	14		19,72		Brun foncé poilu	
		EG 541k	24		33,8		Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 2-1	EG 542	98	6	94,23	94,23	Duveteux blanc	
3	GA 2-2	EG 542a	56	10	63,63	88,63	Duveteux blanc	
		EG 542b	14		15,91		Brun foncé poilu	
		EG 542c	8		9,09		Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 2-3	EG 542d	56	12	82,35	82,35	Duveteux blanc	
3	GA 2-4	EG 542e	45	9	83,33	83,33	Duveteux blanc	
3	GA 2-5	EG 542f	54	9	85,71	85,71	Brun foncé poilu	210
3	GA 2-6	EG 542g	65	18	78,31	78,31	Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 2-7	EG 542h	58	7	44,27	94,65	Duveteux blanc	
		EG 542i	57		43,51		Brun foncé poilu	
		EG 542j	9		6,87		Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 2-8	EG 542k	75	25	75	75	Duveteux blanc	
3	GA 3-1	EG 543	100	8	92,59	92,59	Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 3-2	EG 543a	75	23	76,53	76,53	Duveteux blanc	
3	GA 3-3	EG 543b	74	6	65,49	94,69	Duveteux blanc	
		EG 543c	21		18,58		Brun foncé poilu	
		EG 543d	12		10,62		Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 3-4	EG 543e	58	12	82,85	82,85	Duveteux blanc	140
3	GA 3-5	EG 543f	65	10	86,66	86,66	Duveteux blanc	
3	GA 3-6	EG 543g	47	10	39,83	91,52	Duveteux blanc	
		EG 543h	36		30,51		Brun foncé poilu	
		EG 543i	25		21,18		Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 3-7	EG 543j	47	5	90,38	90,38	Duveteux blanc	
3	GA 3-8	EG 543k	57	9	86,36	86,36	Duveteux blanc	
3	GA 4-1	EG 544	15	5	8,52	97,16	Duveteux blanc	
		EG 545	113		64,2		Brun foncé poilu décoiffé	
		EG 546	43		24,43		Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 4-2	EG 546a	58	12	82,85	82,85	Duveteux blanc	
3	GA 4-3	EG 546b	69	9	88,46	88,46	Duveteux blanc	
3	GA 4-4	EG 546c	58	10	85,29	85,29	Duveteux blanc	171
3	GA 4-5	EG 546d	56	12	82,35	82,35	Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 4-6	EG 546e	65	21	75,58	75,58	Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 4-7	EG 546f	69	23	75	75	Brun foncé lisse décoiffé	
3	GA 4-8	EG 546g	86	17	83,49	83,49	Duveteux blanc	

3	GA 5-1	EG 547	84	11	53,85	92,95	Duveteux blanc	296
		EG 548	33		21,15		Brun clair poilu décoiffé	
		EG 549	28		17,95		Brun foncé poilu	
3	GA 5-2	EG 549a	75	23	76,53	76,53	Duveteux blanc	
3	GA 5-3	EG 549b	47	9	55,29	89,41	Brun clair poilu décoiffé	
		EG 549c	29		34,12		Brun foncé poilu	
3	GA 5-4	EG 549d	56	12	82,35	82,35	Duveteux blanc	
3	GA 5-5	EG 549e	47	14	77,05	77,05	Brun foncé poilu	
3	GA 5-6	EG 549f	59	9	46,09	92,97	Duveteux blanc	
		EG 549g	37		28,9		Brun clair poilu décoiffé	
		EG 549h	23		17,97		Brun foncé poilu	
3	GA 5-7	EG 549i	58	16	78,37	78,37	Brun foncé poilu	
3	GA 5-8	EG 549j	86	21	80,37	80,37	Duveteux blanc	
3	GA 6-1	EG 550	74	13	68,52	87,96	Duveteux blanc	155
		EG 551	20		18,52		Brun clair poilu décoiffé	
		EG 552	1		0,92		Brun foncé poilu	
3	GA 6-2	EG 552a	72	19	79,12	79,12	Duveteux blanc	
3	GA 6-3	EG 552b	21	10	24,7	88,23	Brun clair poilu décoiffé	
		EG 552c	9		10,59		Brun foncé poilu	
		EG 552d	45		52,94		Duveteux blanc	
3	GA 6-4	EG 552e	45	23	66,17	66,17	Brun foncé poilu	
3	GA 6-5	EG 552f	85	32	72,65	72,65	Brun foncé poilu	
3	GA 6-6	EG 552g	58	10	85,29	85,29	Duveteux blanc	
3	GA 6-7	EG 552h	59	12	50	89,83	Duveteux blanc	
		EG 552i	47		39,83		Brun foncé poilu	
3	GA 6-8	EG 552j	45	6	88,23	88,23	Duveteux blanc	
3	TOTAL GA = 48		3610	612	54,89	85,5		191,5

Article 1: résumé de l'article publié dans *Biotropica*

BIOTROPICA

THE JOURNAL OF THE ASSOCIATION FOR TROPICAL BIOLOGY AND CONSERVATION



BIOTROPICA 49(2): 256–267 2017
10.1111/btp.12415

Ectomycorrhizal fungi are shared between seedlings and adults in a monodominant *Gilbertiodendron dewevrei* rain forest in Cameroon

Helvyne C. Michaëlla Ebenye^{1,2,3,4,5,6,*}, Adrien Taudière³, Nogaye Niang¹, Chelkh Ndiaye¹, Mathieu Sauve³, Nérée Onguene Awana⁷,
 Mieke Verbeken⁸, André De Kesel⁹, Seynabou Sène¹, Abdala G. Diédhiou¹, Violette Sarda³, Omar Sadio¹⁰, Maimouna Cissoko¹,
 Ibrahima Ndoye¹, Marc-André Selosse^{2,4,*}, and Amadou M. Bâ^{5,6,11,*}

¹ Laboratoire Commun de Microbiologie, IRD/UCAD/ISRA, BP 1386 Dakar, Sénégal

² Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB – UMR 7205 – CNRS MNHN, UPMC, EPHE), Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Universités, 57 rue Cuvier, CP50, 75005 Paris, France

³ UMR 5175, CEFE – CNRS – Université de Montpellier – Université Paul Valéry Montpellier – EPHE, Montpellier, France

⁴ Department of Plant Taxonomy and Nature Conservation, University of Gdansk, Wita Stwosza 59, 80-308 Gdansk, Poland

⁵ Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes, UMR113- INRA/AGRO-MCIRAD/IRD/UM2-TA10/J, Campus International de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France

⁶ Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales, Faculté des Sciences Exactes et Naturelles, Université des Antilles, BP 592, 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France

⁷ Soil, Water and Atmosphere Department, Institute of Agriculture Research for Development, BP. 2123 Yaoundé, Cameroon

⁸ Department of Biology, Ghent University, K.L. Ledeganckstraat 35, 9000 Ghent, Belgium

⁹ Botanic Garden Meise, Nieuwelaan 38, BE-1860 Meise, Belgium

¹⁰ IRD, UMR 195 LEMAR (UBO/CNRS/IRD/Ifremer), BP 1386, CP 18524 Dakar, Sénégal

ABSTRACT

Ectomycorrhizal networks may facilitate the establishment and survival of seedlings regenerating under the canopies of tropical forests and are often invoked as a potential contributor to monodominance. We identified ectomycorrhizal fungi in a monodominant *Gilbertiodendron dewevrei* (Fabaceae) rain forest in Cameroon, using sporocarps and ectomycorrhizae of three age categories (seedlings, intermediate trees, and large trees) and tentatively revealed nutrient transfer through ectomycorrhizal networks by measuring spontaneous isotopic (¹³C and ¹⁵N) abundances in seedlings. Sporocarp surveys revealed fewer ectomycorrhizal fungal taxa (59 species from 1030 sporocarps) than molecular barcoding of ectomycorrhizal roots (75 operational taxonomic units from 828 ectomycorrhizae). Our observations suggest that ectomycorrhizal fungal diversity is similar to that in other mixed tropical forests and provide the first report of the *Tuber-Hellera* lineage in a tropical forest. Despite some differences, all age categories of *G. dewevrei* had overlapping ectomycorrhizal fungal communities, with families belonging to Thelephoraceae, Russulaceae, Sebacinaceae, Boletaceae, and Clavulinaceae. Of the 49 operational taxonomic units shared by the three age categories (65.3% of the ectomycorrhizal fungal community), 19 were the most abundant on root tips of all categories (38.7% of the shared taxa), supporting the likelihood of ectomycorrhizal networks. However, we obtained no evidence for nutrient transfer from trees to seedlings. We discuss the composition of the ectomycorrhizal fungal community among the *G. dewevrei* age categories and the possible role of common ectomycorrhizal networks in this rain forest.

Abstract in French is available with online material.

Key words: ¹³C, ¹⁵N; Caesalpinioideae; common ectomycorrhizal network; ectomycorrhiza; Fabaceae subfamily; internal transcribed spacer; sporocarps.

MANY TREES FORM ECTOMYCORRHIZAL SYMBIOSES WITH DIVERSE BASIDIOMYCOTA AND ASCOMYCOTA, which play a key role in many tropical forests (Bâ *et al.* 2012), affecting tree growth and nutrient absorption as well as protection against pathogens. These associations also produce sporocarps of ectomycorrhizal (EM) fungi, many of which are of economic interest (Yun & Hall 2004). Most

known EM tree species are found in temperate and boreal regions (Smith & Read 2008, Van Der Heijden *et al.* 2015). Despite recently increasing interest (Bâ *et al.* 2012), tropical EM associations are poorly understood, particularly in monodominant forests.

Monodominant forests are large stands in which a single tree species comprises more than 60 percent of canopy-level trees (Torti & Coley 1999, McGuire 2007). Factors that create and maintain monodominant forests within a matrix of otherwise high-diversity tropical rain forests remain unexplained (Peh *et al.*

Received 22 February 2016; revision accepted 25 July 2016.
 *These authors equally contributed to this work.
¹¹Corresponding author; e-mail: amadou.bâ@ird.fr

Texte de présentation de l'article dans *Biotropica* sélectionné dans le blog de l'éditeur à paraître dans le numéro 49(2) (<http://biotropica.org/category/editors-choice/>)

Editor's Choice @Biotropica by Wendy Martin (in press)

Tropical monodominant forests are a long-standing point of interest in tropical ecology because they contrast sharply with more typical, highly tree-diverse tropical forests. Monodominant forests (where one tree species forms $\geq 60\%$ of the canopy) are a particularly vexing case as their distribution often defies simple environmental explanation and their persistence is, by definition, incongruous with mechanisms thought to promote high tropical tree diversity. Explanations of tropical tree diversity either ignore monodominant forest or predict that they should not exist. Well-known persistent monodominant forests in Asia are in the plant family Dipterocarpaceae, while those in the Neotropics and Africa tend to be in the family Leguminosae.

All tropical trees are mycorrhizal, i.e. form a dual organ with soil fungi called a mycorrhiza, where soil fungi exchange tree photosynthates against mineral nutrients. Mycorrhizal associations play a key role in tree physiology, affecting growth and nutrient absorption as well as protection against pathogens. But whereas most tropical trees associate to fungi belonging to Glomeromycota (forming arbuscular mycorrhizas), trees from most monodominant forest associate with Asco- and Basidiomycota fungi, forming the so-called ectomycorrhizas (ECM). There is a mechanism by which adult trees could selectively favor conspecific seedlings associated with the same, selective mycorrhizal partners: the extraradical mycelium developed by the fungi for the uptake of nutrients can be contacted by young, establishing seedlings. By forming mycorrhizas with pre-established fungi (pre-paid partners!), seedlings spare a lot of carbon, and may even receive nutrients from surrounding adult trees. In fact, ectomycorrhizal (EM) seedlings are integrated into an EM network, forming common mycorrhizal networks (CMNs). In monodominant forests, EM fungi supported by mature trees could facilitate the establishment of seedlings growing under limited light, and competitively exclude other species connected to more promiscuous fungi.

We explored the exciting hypothesis that CMNs may help explaining the mystery of tropical monodominance. The study was conducted within an 8-ha forest located in the Dja River rainforest ecosystem known as a faunal reserve in South-Eastern Cameroon and inscribed as a UNESCO World Heritage Site in 1987, due to its species diversity and untouched natural habitats. The reserve is home to many endangered species and is almost surrounded by the Dja River. It also harbors an exceptional tree diversity across a wide range of soils with contrasted availability of mineral resources, and this diversity contrasts with the monodominance of some stands of *Gilbertiodendron dewevrei* (Caesalpiniaceae). This Fabaceae timber tree forms locally dense canopies and is one of the most striking case of monodominance in the Basin of Congo. It regularly inhabits large (> 100 ha) monodominant stands in which it occupies $> 90\%$ of the canopy. *G. dewevrei* is an important timber tree, commonly named "limbali", very resistant to rot fungi, exported by Nigeria, Democratic Republic of Congo and Congo-Brazzaville. It can reach 30 to 45 m in height and is easily recognizable thanks to its young leaves composed of pinnately falling vertically and its reddish flowers. This shade-preferring tree species produces heavy seeds that only germinate under the canopy shade. During periods of mass fruiting, these seeds cover a large part of the nutritional requirements of small mammals. The EM fungi collected in the stands of *G. dewevrei* also constitute a source of fibers and protein for the local populations, as well as a source of income

after commercialization. Among the wide diversity of sporocarps associated with *G. dewevrei*, *Russula* and *Cantharellus* species provide the majority of the edible sporocarps harvested.

We investigated EM fungal diversity thanks to sporocarp survey over four years and to sampling of EM roots of seedlings and older (intermediate and old) trees on three plots. In all, we collected *ca.* 50 000 ECMs and 1030 sporocarps. Sporocarp surveys revealed fewer EM fungal taxa than molecular barcoding of fungi from EM roots. All age categories of *G. dewevrei* had overlapping EM fungal communities, with families belonging to Thelephoraceae, Russulaceae, Sebacinaceae, Boletaceae, and Clavulinaceae. Of the 49 operational taxonomic units shared by the three age categories (65% of the ectomycorrhizal fungal community), 19 were the most abundant on root tips of all categories (39% of the shared taxa), supporting the likelihood of CMNs linking adult trees to seedlings. We went beyond the potentiality of partners sharing, and tentatively detected nutrient transfers through CMNs by measuring spontaneous isotopic (^{13}C and ^{15}N) abundances in seedlings. These abundances are predicted to be higher in plants receiving organic matter from EM fungi. However, we found no evidence for transfers of C and N from adults to seedlings. This suggests that the main effect of EM fungi on seedlings is the pre-existence of a CMN where seedlings connect to already established fungi, even where the shaded environment limits their photosynthesis, making them poorly able to support EM fungi. Moreover, the canopy produces a thick, abundant and poorly decomposed foliar litter: an alternative hypothesis, to be evaluated, is that enzymatic activities of EM fungi mobilize the organic N and P, if not C, from the decomposing organic matter.

The forest at *G. dewevrei* is currently exploited for its cobalt deposits. Foresters have specifications that require replanting as the ore is mined. To restore *G. dewevrei* forests degraded by mining, it is now envisaged to reintroduce inoculated *G. dewevrei* seedlings with EM strains selected for their performance on the host plant and for their interest in population feeding, thanks to edible sporocarps.

CHAPITRES D'OUVRAGE:

Chapitre 1 :

Diédhiou AG, Ebenye HCM, Selosse M-A, Onguene NA, Bâ AM (2014) Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in mixed and monodominant African tropical rainforests, in: Bâ AM, McGuire KL, Diédhiou AG (Eds), *Ectomycorrhizal Symbioses in Tropical and Neotropical Forests*. CRC Press, New Hampshire, pp. 1-18.

Ectomycorrhizal Fungi in African Tropical Rainforests 1

CHAPTER 1

Diversity and Community Structure of Ectomycorrhizal Fungi in Mixed and Monodominant African Tropical Rainforests

Abdala Gamby Diedhiou,^{1,2,*} Helvyne Christelle
Michaella Ebenye,^{2,3,4} Marc-André Selosse,^{3,4} Nérée
Onguene Awana⁵ and Amadou Mustapha Bâ^{2,6}

1. Introduction

Mycorrhizal symbioses play a prominent role in the biology and ecology of forest trees. They involve soil fungi and roots of trees, which together as a symbiosis provide the fungi with carbohydrates and enhance the uptake of water and nutrients for the trees, and also have a major protective role for the roots (Smith and Read 2008). Forest trees are primarily associated with two types of mycorrhizas: arbuscular mycorrhizas which include fungi from the phylum of Glomeromycota and ectomycorrhizas (EcMs) mainly formed by members of Ascomycota and Basidiomycota. It is currently estimated that 6,000–10,000 plant species (Smith and Read 2008, Brundrett 2009) and 20,000–25,000 fungal species (Rinaldi et al. 2008) are involved in

Authors' affiliations given at the end of the chapter.

2 Ectomycorrhizal Symbioses in Tropical and Neotropical Forests

ectomycorrhizal symbioses. EcMs are the most widespread mycorrhizal type in the forests of cool-temperate and boreal latitudes (Molina et al. 1992). Conversely, tropical forests are dominated by arbuscular mycorrhizas (Malloch et al. 1980), a situation that once constrained the introduction of EcM *Pinus* species in the tropics (see Pringle et al. 2009 for review). EcMs being found only in a minority of ecologically and economically important tree species that can form stands where they dominate (Hart et al. 1989, Alexander 1989, 2006, Alexander and Lee 2005, McGuire 2007). Moreover, the species richness of EcM fungi appears to have a unimodal relationship with latitudinal gradient (Tedersoo and Nara 2010, Tedersoo et al. 2012).

In tropical Africa, EcMs are mainly distributed in open forests, gallery forests, and rainforests of the Guineo-Congolian basin, Zambezian Miombo woodlands of East and South-Central Africa, and Sudanian savannah woodlands of the sub-Sahara (Fig. 1, Bâ et al. 2012).

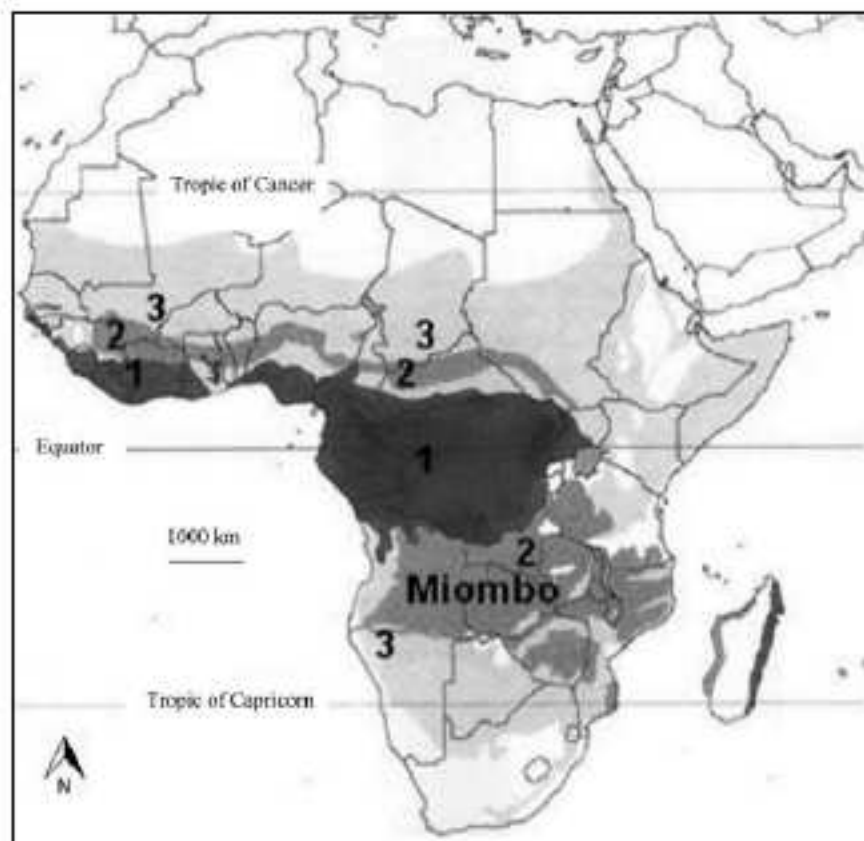


Fig. 1. Distribution of EcM trees in tropical Africa: (1) rainforests in the Guinea-Congo region; (2) open forests in the Sudanian and Zambezian regions; (3) savanna woodlands in the Sudanian and Zambezian regions (Bâ et al. 2012).

Color image of this figure appears in the color plate section at the end of the book.

EcM associations are found mainly on Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae, Phyllanthaceae, Sarcolaenaceae, Asteropeiaceae, Sapotaceae, Papilionoideae, Gnetaceae (now considered to be close to Pinaceae; Burleigh and Mathews 2004), and Proteaceae (Bâ et al. 2012). In their natural habitats, some African EcM tree species tend to aggregate in patches forming monodominant or mixed stands where they significantly contribute to the forest basal area (Newbery et al. 2004). For instance, *Microberlinia bisulcata*, *Tetraberlinia bifoliolata*, and *T. moreliana* form up to 70% of local patches in the Korup National Park in Cameroon (Newbery et al. 1997). Similarly, in the Southern Guinea rainforests (West Africa), Caesalpinioideae and Phyllanthaceae trees are the most abundant native EcM species, growing in mixed patches with high regeneration of seedlings (Diédhiou et al. 2010). In the Congo basin, *Gilbertiodendron dewevrei* forms monodominant forests where it represents more than 90% of trees in some stands, with abundant seedlings and saplings (Hart et al. 1989, Hart 1995).

It has been documented that EcM fungi contribute to the establishment and structure of these African EcM plant communities (Högberg and Pearce 1986, Newbery et al. 2000, Onguene and Kuyper 2001). However, the diversity and specificity of African EcM fungi have remained inadequately understood. Until recently, available African EcM fungi data was mainly obtained from sporocarp collections, *ex situ* fungal baiting, inoculation of seedlings, and pure culture synthesis trials (Thoen and Bâ 1989, Thoen and Ducouso 1989, Bâ and Thoen 1990, Bâ et al. 1991, Buyck et al. 1996, Sanon et al. 1997, Diédhiou et al. 2004, 2005). The use of molecular tools, such as barcoding with ITS (Nilsson et al. 2008) for *in situ* identification and phylogenetic analysis substantially improved our knowledge of the diversity and specificity of African EcM fungi (Rivière et al. 2007, Tedersoo et al. 2007, 2010a, 2011, Diédhiou et al. 2010, Jairus et al. 2011).

Indeed, a high diversity of EcM fungal species belonging to more than 25 phylogenetic lineages has been revealed from Continental Africa, Madagascar, and the Seychelles. As in temperate forests, the */russula-lactarius* and */tomentella-thelephora* lineages dominated the EcM fungal flora in these African forests. Furthermore, a low level of host preference and dominance of multi-host fungal species have been revealed from mixed EcM forests (Diédhiou et al. 2010, Tedersoo et al. 2011), suggesting that some EcM tree species may facilitate the recruitment and establishment of conspecific and non-conspecific seedlings. However, little is known about EcM fungal diversity in African tropical monodominant forests. Based on these different observations we addressed the following question: Do mixed forests and monodominant forests in tropical Africa have similar diversity and community structure patterns of EcM fungi? In a monodominant forest

of South-Eastern Cameroon we described the EcM and sporocarp diversity, and compared these results to those found from a mixed forest of Southern Guinea (Rivière et al. 2007, Diédhiou et al. 2010).

2. Site Description

The mixed forest was located in Southern Guinea, one of the last regions of West Africa retaining a primary tropical rainforest. Above- and below-ground EcM fungal diversity surveys were conducted in typical evergreen rainforests covering hills and mountains ranging in altitude from 500 m in the Ziama forest (8°51'N, 9°31'W) to 1,752 m on the Mount Nimba forest (7°60'N, 8°49'W). The evergreen rainforests are characterized by a mean annual rainfall of 2,500–3,000 mm and a dry season (mean rainfall <15 mm) from January to March. Temperatures are generally above 24°C with relative humidity up to 80%. The soils are generally poor, lateritic and prone to heavy leaching (McGinley 2008). Canopy trees are at least 30 m tall, with some emergent individuals reaching 50–60 m in height. The canopy is dominated by *Cryptosepalum tetraphyllum* (EcM Caesalpinioideae, Fabales), as well as the AM trees *Erythrophleum ivorense* (Fabaceae) and *Heritiera utilis* (Malvaceae, Malvales). The other EcM trees are represented by Caesalpinioideae (*Afzelia bella*, *Anthonotha fragans*, *A. macrophylla*, *Gilbertiodendron limba*, *Paramacrolobium coeruleum* and *Pelligriniodendron diphyllum*), and Phyllanthaceae (a family formerly classified within Euphorbiaceae: *Uapaca esculenta*, *U. chevalieri*, *U. guineensis* and *Uapaca heudelotii*). Some of these Caesalpinioideae and Phyllanthaceae tree species grow in mixed patches where they dominate (Rivière et al. 2007, Diédhiou et al. 2010). Sporocarps (fruit-bodies) and ECMs of mature trees and seedlings were collected within 3 plots of 0.5–1 ha each in the mixed forest. For the mature trees, root tips were sampled around trees by tracing roots from the base of trunk whenever possible.

The monodominant forest of *G. deweyrei* is located in the Dja Faunal Reserve (2°49' to 3°23'N; 12°25' to 13°35'E) in the Southeastern region of Cameroon, which extends from Mouloundou to south of Bertoua. The climate is characterized by two wet seasons from March to June and from August to November with a mean annual rainfall varying from 1600 to 1700 mm. The two dry seasons are December–February (18–59 mm) and July (54 mm). Mean annual temperature varies from 23.7° to 24.3°C. Soils are clayey ferrallitic, acidic, and poor in nutrients (Peh et al. 2011). The vegetation has a main canopy of 30–40 m with highest trees rising to 60 m (Letouzey 1985). The monodominant forests are surrounded by mixed forests including many tree and shrub species, which form mainly arbuscular mycorrhiza (e.g., *Afrotyrax lepidophyllus*, *Afzelia bipendensis*, *Anthonotha ferruginea*, *Baphia pubescens*, *Beilschmiedia louisii*, *Cryptosepalum congolum*, *Drypetes paxii*,

Entangrophragma congoensi, *Erismadelphus exsul* var. *platyphyllus*, *Fernandoa ferdinandii* and *Hesteria trillesiana*). Sporocarps and EcMs of mature trees, saplings and seedlings of *G. deuvei* were collected within 3 plots of 0.5 ha each in a monodominant stand. EcMs from mature trees and saplings were sampled by extracting cylindrical soil cores from around trees.

3. General Traits of the EcM Fungal Communities from the Two Forest Types

A total of 856 samples, 463 from the monodominant forest and 393 from the mixed forest, were collected and analyzed by morphological and molecular approaches. Of the 856 samples 343 (145 and 198 for the monodominant forest and mixed forest, respectively) were represented by sporocarps and 513 (354 and 159 for the monodominant forest and mixed forest, respectively) were represented by EcM tips. Most of the morphologically identified sporocarps sampled from the mixed forest were vouchered and stored in the Museum National d'Histoire Naturelle, France (Rivière et al. 2007). The voucher specimens of sporocarps from the monodominant forest are kept at the herbarium of the Institute of Agricultural Research for Development (IRAD), Yaounde, Cameroon. EcMs were classified into morphotypes (MTs) for molecular analyses based on distinctive macroscopic and microscopic features: branching, color and texture of the mantle, presence or absence of emanating hyphae, rhizomorphs, and sclerotia linked to EcMs (Diédhiou et al. 2004, 2009). The molecular identification of EcM fungi from sporocarps and MTs was conducted by DNA sequencing of the internal transcribed spacer (ITS) region (Diédhiou et al. 2010, H.C.M. Michaella Ebenye unpublished data) and a portion of mitochondrial rDNA large subunit (mtLSU) (Rivière et al. 2007). Hence, from the 856 samples collected, 613 were successfully sequenced and the sequences were aligned with the Clustal X program (Thompson et al. 1997). Alignments were manually optimized with the Genedoc program (Nicholas et al. 1997). BlastN searches of obtained sequences against the INSD were conducted to determine their taxonomical affiliation (Altschul et al. 1990). ITS sequences (OTUs, operational taxonomic units) displaying >90% and >97% full-length similarity to identified fungal taxa were considered congeneric and conspecific, respectively. These sequence similarities are arbitrary, but were deemed as adequate screening for DNA barcoding DNA barcoding thresholds for fungal taxonomy at genus and species levels, respectively (Smith et al. 2007, Nilsson et al. 2008, Hughes et al. 2009, Tedersoo et al. 2010b).

Hence, 625 samples were successfully identified at the family, genus or species level by combining DNA barcoding and morphological analyses of sporocarps and EcMs collected from the two forest types. The identified

fungi fell into three phyla: Ascomycota, Basidiomycota and Zygomycota (Table 1). The Basidiomycota was the most abundant phylum and the Zygomycota the least abundant. The identified fungi were then assigned to the phylogenetic lineages of EcM fungi predefined by Tedersoo et al. (2010b); however, we excluded from the analysis the genera *Chalciporus*, *Geastrum* and *Leptodontidium* as their EcM status is still debatable (see Rinaldi et al. 2008, Tedersoo et al. 2010b, Comandini et al. 2012). The names of the identified EcM-forming lineages are written in lower case, non-italicized font with a slash (e.g., /russula-lactarius; Moncalvo et al. 2002). Thus, 18 EcM-forming lineages (Table 1) accounting for 88% of the total abundance of identified samples were recorded from both African tropical forests. This result is consistent with those obtained from other tropical forests where a considerable number of fungi of unknown trophic status have been revealed from EcMs (Tedersoo et al. 2010a, Peay et al. 2010, Smith et al. 2011, 2013). The fungi of unknown trophic status included members of Agaricomycetes, Sordariomycetes, Zygomycetes, Leotiomycetes, Dothideomycetes and Tremellomycetes (Table 1). Although these latter fungi were molecularly identified from EcMs, they are traditionally considered to be parasitic, saprophytic, endophytic, or of unknown trophic status. However, some of these fungi, particularly Mortierellaceae (Zygomycetes), Hypocreaceae (Sordariomycetes) and Polyporaceae (Agaricomycetes) found on many healthy EcMs (data not shown) may represent new EcM-forming lineages in tropical ecosystems (Peay et al. 2010, Smith et al. 2011, 2013) or even on larger scales. Further work is thus necessary to clearly determine the EcM lifestyle of not only these tropical fungal taxa but also of many unexplored fungi which were often revealed in EcMs by DNA barcoding. Indeed, it was only ten years ago that important EcM taxa such as Sebaciniales were confirmed to associate with tree roots (Selosse et al. 2002). The EcM-forming lineage inventory is a continuous challenge and requires extensive careful work from field to laboratory, particularly in the fungal taxa where EcM associations are uncommon (de Roman et al. 2005, Rinaldi et al. 2008, Tedersoo et al. 2010b, Comandini et al. 2012).

Among the 18 phylogenetic lineages of EcM fungi revealed from the mixed and monodominant forests, only one (/tuber-helvella) has not yet been reported from other African tropical forests (Tedersoo et al. 2007, 2010a, 2011, Jairus et al. 2011, Bâ et al. 2012). This corroborates the hypothesis of a lower diversity of phylogenetic lineages of EcM fungi in tropical forests relative to temperate forests where individual sites usually support more than 20 lineages (Tedersoo and Nara 2010). Besides the genus *Tuber*, known only from the Holarctic realm (Bonito et al. 2010), the /tuber-helvella lineage includes many separate taxa which are widely distributed in the Austral regions (Tedersoo et al. 2010b). However, the members of this EcM-forming lineage would be poorly represented in the African tropical forests

Table 1. Fungal species identified from EcMs and sporocarps collected from the two forest types (EcM-forming lineages are written in lower case, non-italicized font preceded with a slash (e.g. */russula-lactarius*)).

Type of forest:			Mixed				Monodominant	
Fungi:								
Phylum	Class/EcM lineage	Family/Genus	sporocarps	EcMs	spo	EcMs		
Basidiomycota	/russula-lactarius	<i>Russula</i>	+	+	+	+	+	
		<i>Lactarius</i>	+	+	+	+	+	
	/tomentella-thelephora	<i>Tomentella</i>	+	+	+	+	+	
		<i>Thelephora</i>		+		+	+	
	/boletus	<i>Boletus</i>	+	+	+	+	+	
		<i>Lecinum</i>	+	+				
		<i>Strobilomyces</i>	+	+				
		<i>Xerocomus</i>	+	+				
		<i>Tibo sacia</i>	+					
	/sebacina	<i>Sebacina</i>					+	
		<i>Scleroderma</i>	+	+	+	+	+	
	/amanita	<i>Amanita</i>	+	+	+	+	+	
	/tricholoma	<i>Tricholoma</i>	+	+				
		<i>Pseudoboletospora</i>			+	+		
	/clavulina	<i>Clavulina</i>		+	+	+	+	
	/coltricia	<i>Coltricia</i>	+					
	/cantharellus	<i>Cantharellus</i>	+	+		+	+	
	/corinarius	<i>Sistotrema</i>						
		<i>Corinarius</i>				+		
	/inocybe	<i>Inocybe</i>		+		+		

Table 1. contd. ...

Table 1. *contd.*

Type of forest			Mixed				Monodominant	
Phylum	Fungi:		sporocarps	EcMs	sporocarps	EcMs		
	Class/EcM lineage	Family/Genus						
Ascomycota	/ramaria-gautieria	<i>Ramaria</i>			+			
	/suillus-rhizopogon	<i>Truncocolumella</i>			+			
	Agaricomycetes	<i>Chalciporus</i>	+		+			
		<i>Geastrum</i>			+			
		Polyporaceae					+	
		<i>Trichosporon</i>					+	
	Tremellomycetes	Tremellaceae				+		
		<i>Marcidaria</i>					+	
	/marcellina-peziza gerardii							
	/tuber-helvelia	<i>Helvella</i>			+			
	/helotiales	Helotiales				+		
	/elaphomyces	<i>Elaphomyces</i>				+		
	Sordariomycetes	Nectriaceae					+	
		<i>Chaetosphaeria</i>					+	
		<i>Cercophora</i>					+	
Sordariomycete						+		
Leotiomycetes	Hypocreaceae				+			
	<i>Leptodontidium</i>					+		
	<i>Lobiamoxia</i>					+		
	Hyaloscyphaceae					+		
Dothideomycetes	Botryosphaeriaceae				+			
	<i>Leptophaeria</i>					+		
Zygomycota	Zygomycetes	Mortierellaceae				+		

as observed in the *suillus-rhizopogon* lineage assumed to be specific to Pinaceae (Molina et al. 1992, Bruns et al. 2002). On the other hand, there is a noticeable absence of some Holarctic and Austral EcM-forming lineages such as */cenococcum* and */laccaria*, and some panglobal EcM-forming lineages (e.g., */entoloma*, */hebeloma-alnicola* and */hysterangium*) as well.

The */russula-lactarius*, and */tomentella-thelephora*, were the most abundant EcM-forming lineages, accounting for 43.17%, and 17.49% of the total abundance of the identified EcM fungi, respectively (Fig. 2). The relative abundances of the */boletus*, */amanita*, */sebacina* and */pisolithus-scleroderma* lineages were 10.38%, 6.58%, 5.65% and 5.28% respectively. The remaining EcM-forming lineages accounted for 11.47% of the total abundance, each contributing less than 4% (Fig. 2).

In addition, the below-ground fungal diversity and abundance differed from those observed above-ground. For instance, the */russula-lactarius*, */boletus* and */amanita* lineages dominated the sporocarps, while the */russula-lactarius*, */tomentella-thelephora*, and */sebacina* lineages dominated the EcMs (data not shown). Other EcM-forming lineages such as the */elaphomyces*, */helotiales*, and */marcelleina-peziza gerardii* were

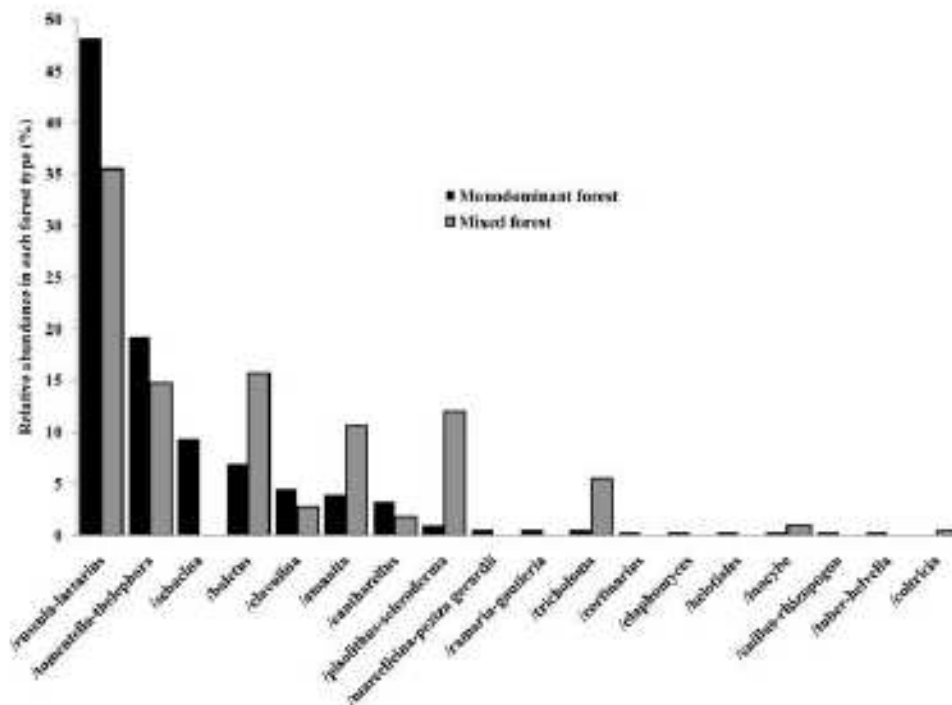


Fig. 2. Relative abundance of the EcM-forming lineages revealed from EcMs and sporocarps collected from each forest type.

found only in EcMs, whereas the */cantharellus*, */coltricia*, and */inocybe* were identified only from sporocarps (Table 1). This result confirms the benefit of combining sporocarp and EcM surveys to predict the EcM association patterns at the root level (Richard et al. 2005, Bâ et al. 2012).

4. Comparisons of the EcM Community between the Mixed and Monodominant Forests

Of the 549 samples representing the EcM-forming lineages, 332 were collected from the monodominant forest of Cameroon and 217 from the mixed forest of Guinea. The samples from the mixed forest were dominated by sporocarps, which represented 63.30%, whereas the samples from the monodominant forest were dominated by EcMs (74.69%). Of the 18 EcM-forming lineages, nine were found in both forest types, eight were found exclusively in the monodominant forest, and one in the mixed forest (Table 1, Fig. 2). Rarefaction analysis performed using the software EstimateS ver. 8.0.0 (Colwell 2006) suggested that, for the minimal samples size $n = 217$, the richness of EcM-forming lineages was lower in the mixed forest (Chao2, Jackknife 2 and ICE were 22.09, 24.57 and 26.27, respectively for the monodominant forest vs 10, 11 and 10.49, respectively for the mixed forest). Three non-exclusive reasons can account for the lower richness in terms of EcM-forming lineages in the mixed forest. First, given the seasonal shifts and spatial heterogeneity that exist in EcM fungal communities, the difference in the sampling strategy (e.g., tracing roots vs. extracting soil cores) may provide two different pictures of the EcM fungal communities. Second, the age and history of hosts may influence the EcM communities through competition and selection of more adapted EcM fungal taxa (Selosse et al. 2006). Third, the lower root density of EcM hosts in the mixed forest (our personal observations) may reduce the population size of EcM fungi and subsequently result in lower richness of EcM-forming lineages (Tedersoo and Nara 2010).

Furthermore, with the exception of the */sebacina* lineage which accounted for 9.34% of the total abundance of EcM fungi in the monodominant forest, the other EcM-forming lineages found exclusively in a single forest type were represented by either one or two species and displayed relative abundances $\leq 1\%$ (Fig. 2). In this context, we cannot exclude that the members of these latter EcM-forming lineages might have been simply overlooked in one type of forest due to their apparent scarcity. The members of the */sebacina* lineage are among the most common EcM fungal species in temperate and Mediterranean forests (Selosse et al. 2002, 2007, Avis et al. 2003, Weiß et al. 2004, Richard et al. 2005) and have been reported from the Neotropics (Moyersoen 2006, Morris et al. 2009, Selosse et al. 2009, Henkel et al. 2012) and the Paleotropics as well (Peay et al. 2010,

Tedersoo et al. 2010a, 2011, Jairus et al. 2011). In regard to this observation and because the members of this lineage produce inconspicuous sporocarps, one could argue that they might have been missed in the mixed forest where relatively few samples were collected. However, some EcM-forming lineages such as /*pisolithus-scleroderma* and /*tricholoma* were more abundant in the mixed forest (accounting for 11.98% and 5.53%, respectively) than in the monodominant forest where they accounted for < 1% each (Fig. 2). Thus, although possibly underestimating the number and abundance of EcM-forming lineages in the mixed forest, our results show that the monodominant forest tends to harbor more EcM-forming lineages.

In terms of species richness, the lineages of /*russula-lactarius* (86 spp.), /*tomentella-thelephora* (30 spp.), /*sebacina* (19 spp.), and /*boletus* (13 spp.) dominated in the monodominant forest, while the /*russula-lactarius* (42 spp.), /*tomentella-thelephora* (21 spp.), /*boletus* (20 spp.), and /*amanita* (15 spp.) dominated in the mixed forest. Other species-rich lineages included the /*pisolithus-scleroderma* (10 spp.) and /*tricholoma* (10 spp.) in the mixed forest and the /*clavulina* (11 spp.) and /*amanita* (10 spp.) in the monodominant forest (Fig. 3).

The EcM-forming lineages included 189 and 126 putative EcM species for the monodominant forest and mixed forest, respectively (Table 2). The high EcM species richness observed from these African forests is a

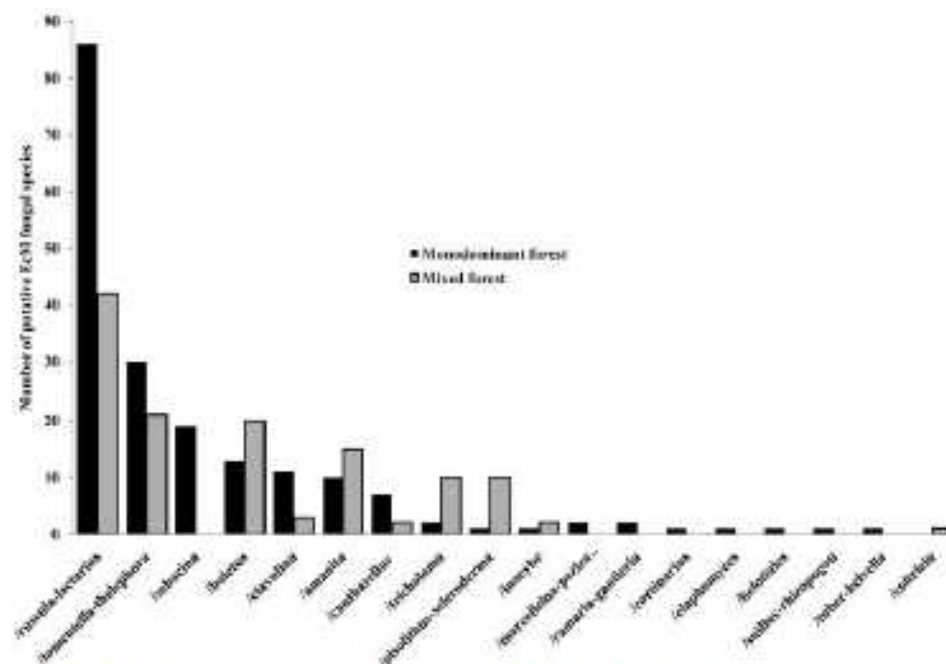


Fig. 3. Number of putative EcM fungal species identified from EcMs and sporocarps collected from each forest type.

Table 2. Number (No.) of EcM samples observed and estimated EcM species richness in each forest type. *The numbers appearing in bold were obtained after rarefaction to 217.

	Monodominant forest	Mixed forest
No. of EcM samples	332	217
No. of putative EcM species	189	126
	137.37*	126
Chao2 (95% CI)	575.42 (419.98–835.47)	249.08 (193.87–349.18)
	478.06 (321.39–768.92)	249.08 (193.87–349.18)
Jackknife 2	440.97	259.25
	329.82	259.25
ICE	675.07	282.2
	523.9	282.2
Fisher's alpha $\pm$ SD	182.1 $\pm$ 17.87	125.51 $\pm$ 15.38
	161.82 $\pm$ 20.93	125.51 $\pm$ 15.38
Shannon $\pm$ SD	4.86	4.62
	4.64 $\pm$ 0.05	4.62

common trend in Neotropical (Morris et al. 2009, Smith et al. 2011, 2013, Henkel et al. 2012) and Paleotropical forests (Peay et al. 2010, Tedersoo et al. 2010b, 2011). The calculation of sample-based rarefaction curves and minimal species richness estimates showed that the sampling efforts were insufficient in both types of forests. Indeed, the rarefied accumulation curves of species and minimal species richness estimates (Chao2, Jack2 and ICE) did not reach a clear asymptote with increasing sample size (Fig. 4). The Chao2, Jack2 and ICE richness estimators predicted 249.08, 259.25 and 282.2 putative EcM species, respectively for the mixed forest and 575.42, 440.97 and 675.07 putative EcM species, respectively for the monodominant forest (Table 2).

Surprisingly, when rarefying the samples from the monodominant forest to $n = 217$ to match the sample size of the mix from the mixed forest, we found no significant difference in terms of richness of putative EcM fungal species between the two forests types (Table 2, Fig. 4). Indeed, the 95% CI (confidence intervals) for Chao2 are overlapping and the indices of species diversity, Fisher's alpha and Shannon are not significantly different between the two types of forests (Table 2). This lack of difference in richness of EcM fungal species between the mixed forest and monodominant forest may be in part related to the prevalence of multi-host EcM fungi (Onguene and Kuyper 2002, Diédhiou et al. 2010) which could mask the influence of plant host species on EcM fungal community structure. Interestingly, this rejects the generalization of the idea that host diversity is the sole driver of diversity in EcM community (Dickie 2007, Ishida et al. 2007, Tedersoo

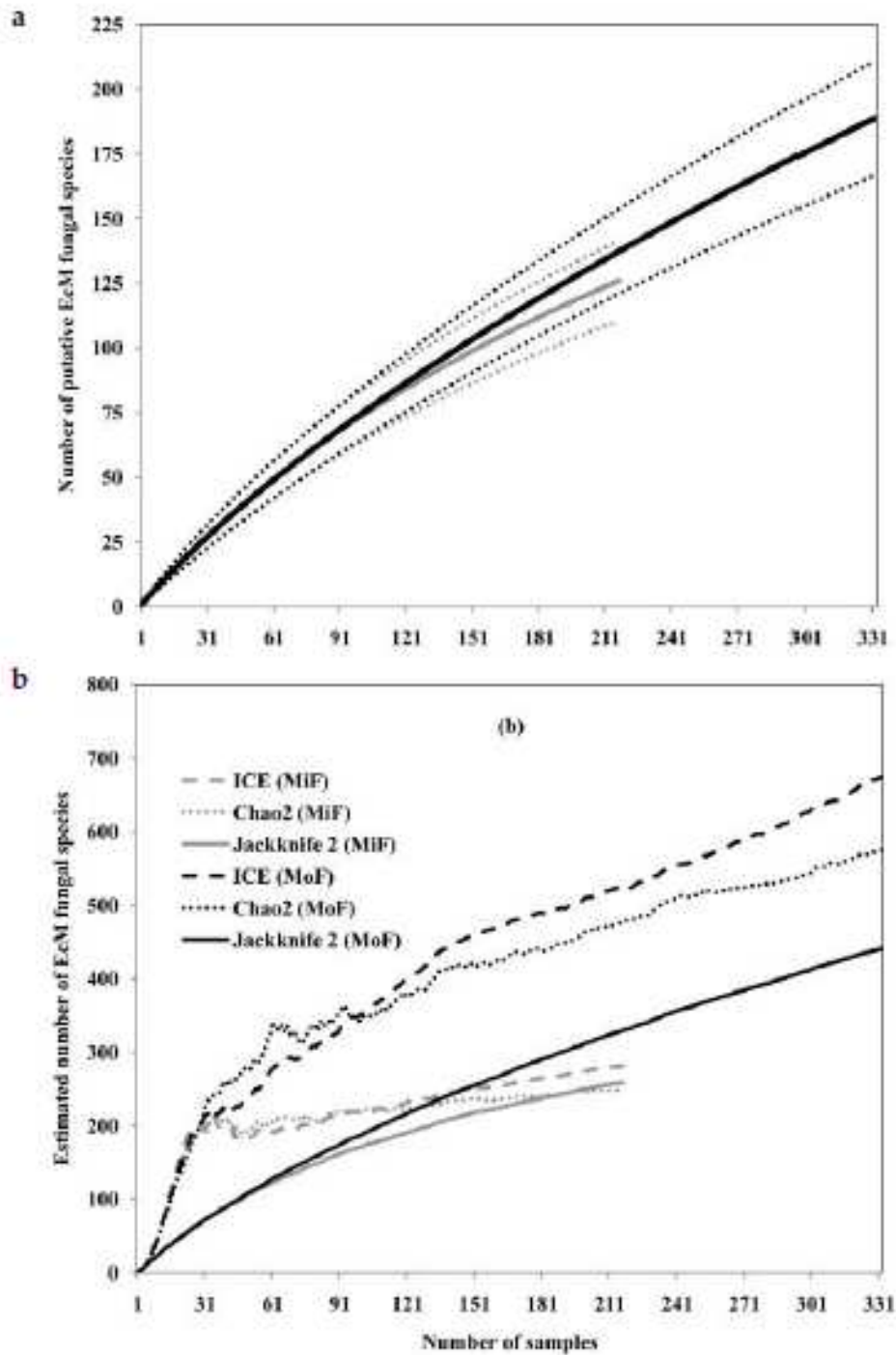


Fig. 4. Rarefied accumulation curves of (a) EcM fungal species and (b) minimal species richness estimates for the monodominant forest (MoF, black) and mixed forest (MiF, grey). Dotted lines in (a) indicate 95% CI.

et al. 2008). This idea may be supported by the finding that African EcM fungal communities are not strongly structured by soil horizon and host at the plant species and family levels (Tedersoo et al. 2011).

5. Conclusion

This study has provided valuable information on the diversity and community structure of EcM fungi from mixed and monodominant forests in tropical Africa. The monodominant forest tends to harbor more EcM-forming lineages than the mixed forest, while there was no significant difference in terms of richness of EcM fungal species between these two forest types. The dominant EcM-forming lineages are similar in the two forest types. On the other hand, a large number of fungi of unknown trophic status were recovered from healthy EcMs; some of them may represent new, overlooked tropical EcM-forming lineages. From this finding, it should be evident that further research is necessary to (i) determine the EcM lifestyle of the latter fungal taxa, (ii) rigorously assess and compare the phylogenetic community composition between the two forest types, and (iii) highlight the role of EcM fungi in the recruitment and establishment of seedlings of EcM tree species in monodominant and mixed forests.

Acknowledgments

We thank the anonymous referees for their valuable comments on this study, and Krista L. McGuire and Caitlyn Gillikin for improving the language.

References

- Alexander, I.J. 1989. Mycorrhizas in tropical forests. In: J. Proctor (ed.). *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 169–188.
- Alexander, I.J. 2006. Ectomycorrhizas-out of Africa? *New Phytol.* 172: 589–591.
- Alexander, I.J. and S.S. Lee. 2005. Mycorrhizas and ecosystem processes in tropical rain forest: implications for diversity. In: D. Burslem, M. Pinard and S. Hartley (eds.). *Biotic Interactions in the Tropics*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 165–203.
- Altschul, S.F., W. Gish, W. Miller, E.W. Myers and D.J. Lipman. 1990. Basic local alignment search tool. *J. Mol. Biol.* 215: 403–410.
- Avis, P.G., D.J. McLaughlin, B.C. Dentinger and P.B. Reich. 2003. Long-term increase in nitrogen supply alters above- and below-ground ectomycorrhizal communities and increases the dominance of *Russula* spp. in a temperate oak savanna. *New Phytol.* 160: 239–253.
- Bà, A.M., J. Garbaye and J. Dexheimer. 1991. Influence of fungal propagules during the early stage of the time sequence of ectomycorrhizal colonization on *Azadirachta indica* Sm. Seedlings. *Can. J. Bot.* 66: 2442–2447.
- Bà, A.M. and D. Thoen. 1990. First syntheses of ectomycorrhizas between *Azadirachta indica* Sm. (Caesalpiniaceae) and native fungi from West Africa. *New Phytol.* 103: 441–448.

- Bâ, A.M., R. Duponnois, B. Moyersoen and A.G. Diédhiou. 2012. Ectomycorrhizal symbiosis of tropical African trees. *Mycorrhiza* 22: 1–29.
- Bonito, G.M., A.P. Gryganskyi, J.M. Trappe and R. Vilgalys. 2010. A global meta-analysis of Tuber ITS rDNA sequences: species diversity, host associations and long-distance dispersal. *Mol. Ecol.* 19: 4994–5008.
- Brundrett, M.C. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320: 37–77.
- Bruns, T.D., M.I. Bidartondo and D.L. Taylor. 2002. Host specificity in ectomycorrhizal communities: what do the exceptions tell us? *Integr. Comp. Biol.* 42: 352–359.
- Burleigh, J.G. and S. Matthews. 2004. Phylogenetic signal in nucleotide data from seed plants: implications for resolving the seed plant tree of life. *Am. J. Bot.* 91: 1599–1613.
- Buyck, B., D. Thoen and R. Walting. 1996. Ectomycorrhizal fungi of the Guinea–Congo region. *Proc. R. Soc. Edinb.* 104: 313–333.
- Colwell, R.K. 2006. Estimates: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples, Version 8 [WWW document]. URL <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Comandini, O., A.C. Rinaldi and T.W. Kuyper. 2012. Measuring and estimating ectomycorrhizal fungal diversity: a continuous challenge. In: M.C. Pagano (ed.), *Mycorrhiza Occurrence in Natural and Restored Environments*. Nova Science Publishers, Hauppauge, NY, pp. 165–200.
- de Roman, M., V. Claveria and A.M. de Miguel. 2005. A revision of the descriptions of ectomycorrhizas published since 1961. *Mycol. Res.* 109: 1063–1104.
- Dickie, I.A. 2007. Host preference, niches and fungal diversity. *New Phytol.* 174: 230–233.
- Diédhiou, A.G., A.M. Bâ, S. Sylla, B. Dreyfus, M. Neyra and I. Ndoye. 2004. The early-stage ectomycorrhizal *Thelephoroid* fungal sp. is competitive and effective on *Azalia africana* Sm. in nursery conditions in Senegal. *Mycorrhiza* 14: 313–322.
- Diédhiou, A.G., O. Guèye, M. Diabaté, Y. Prin, R. Duponnois, B. Dreyfus and A.M. Bâ. 2005. Contrasting responses to ectomycorrhizal inoculation in seedlings of six tropical African tree species. *Mycorrhiza* 16: 11–17.
- Diédhiou, A.G., J.-L. Dupouey, M. Buée, E. Dambrine, L. Latit and J. Garbaye. 2009. Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest. *Soil Biol. Bioch.* 41: 2206–2213.
- Diédhiou, A.G., M.-A. Selosse, A. Galliana, M. Diabaté, B. Dreyfus, A.M. Bâ, S.M. de Faria and G. Béna. 2010. Multi-host ectomycorrhizal fungi are predominant in a Guinean tropical rain forest and shared between canopy and tree seedlings. *Environ. Microbiol.* 2: 2219–2232.
- Hart, T.B. 1995. Seed, seedling and sub-canopy survival in monodominant and mixed forests of the Ituru forest, Africa. *J. Trop. Ecol.* 11: 443–459.
- Hart, T.B., J.A. Hart and P.G. Murphy. 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their occurrence. *Am. Nat.* 133: 613–633.
- Henkel, T.W., M.C. Aime, M.M.L. Chin, S.L. Miller, R. Vilgalys and M.E. Smith. 2012. Ectomycorrhizal fungal sporocarp diversity and discovery of new taxa in *Dicymbe* monodominant forests of the Guiana Shield. *Biodivers. Conserv.* 21: 2195–2220.
- Högberg, P. and G.D. Pearce. 1986. Mycorrhizas in Zambian trees in relation to host taxonomy, vegetation type and successional patterns. *J. Ecol.* 74: 775–785.
- Hughes, K.W., R.H. Peterson and E.B. Lickey. 2009. Using heterozygosity to estimate a percentage DNA sequence similarity for environmental species' delimitation across basidiomycete fungi. *New Phytol.* 182: 795–798.
- Ishida, T.A., K. Nara and T. Hogetsu. 2007. Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New Phytol.* 174: 430–440.
- Jairus, T., R. Mpumba, S. Chinoya and L. Tedersoo. 2011. Invasion potential and host shifts of Australian and African ectomycorrhizal fungi in mixed eucalypt plantations. *New Phytol.* 192: 179–187.

- Letouzey, R. 1985. Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000, Institut de la carte internationale de la végétation, Toulouse, France : 30pp.
- Malloch, D.W., K.A. Pirozynski and P.H. Raven. 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 77: 2113–2118.
- McGinley, M. 2008. Western Guinean lowland forests. In: Cutler J. Cleveland (ed.). *Encyclopedia of Earth*. World Wildlife Fund, Available: http://www.eoearth.org/article/Western_Guinean_lowland_forests. Accessed 2013 May 6.
- McGuire, K.L. 2007. Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. *Ecology* 88: 567–574.
- Molina, R., H. Massicotte and J.M. Trappe. 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: community-ecological consequences and practical implications. In: M.F. Allen (ed.). *Mycorrhizal Functioning*. Chapman & Hall, London, pp. 357–423.
- Moncalvo, J.-M., R. Vilgalys, S.A. Redhead, J.E. Johnson, T.Y. James, M.C. Aime, V. Hofstetter, S.J.W. Verduin, E. Larsson, T.J. Baroni, R.G. Thorn, S. Jacobsson, H. Clémenceçon and O.K. Miller Jr. 2002. One hundred and seventeen clades of euagarics. *Mol. Phylogenet. Evol.* 23: 357–400.
- Morris, M.H., M.A. Perez-Perez, M.E. Smith and C.S. Bledsoe. 2009. Influence of host species on ectomycorrhizal communities associated with two co-occurring oaks (*Quercus* spp.) in a tropical cloud forest. *FEMS Microbiol. Ecol.* 69: 274–287.
- Moyersoen, B. 2006. *Pakaramia dipterocarpacea* is ectomycorrhizal, indicating an ancient Gondwanaland origin for the ectomycorrhizal habit in Dipterocarpaceae. *New Phytol.* 172: 753–62.
- Newbery, D.M., I.J. Alexander and J.A. Rother. 1997. Phosphorus dynamics in a lowland African rain forest: the influence of ectomycorrhizal trees. *Ecol. Monogr.* 67: 367–409.
- Newbery, D.M., I.J. Alexander and J.A. Rother. 2000. Does proximity to conspecific adults influence the establishment of ectomycorrhizal trees in rain forest? *New Phytol.* 147: 401–409.
- Newbery, D.M., X.M. van der Burgt and M.-A. Moravie. 2004. Structure and inferred dynamics of a large grove of *Microberlinia bisulcata* trees in central African rain forest: the possible role of periods of multiple disturbance events. *J. Trop. Ecol.* 20: 131–143.
- Nicholas, K.B., H.B.J. Nicholas and D.W. Deerfield. 1997. GeneDoc: analysis and visualization of genetic variation. *The Europ. Mol. Biol. Network Newsletter* 4: 14.
- Nilsson, R.H., E. Kristiansson, M. Ryberg, N. Hallenberg and K.H. Larsson. 2008. Intraspecific ITS variability in the Kingdom Fungi as expressed in the international sequence databases and its implications for molecular species identification. *Evol. Bioinform. Online* 4: 193–201.
- Onguene, N.A. and T.W. Kuyper. 2001. Mycorrhizal associations in the rain forest of South Cameroon. *For. Ecol. Manag.* 140: 277–287.
- Onguene, N.A. and T.W. Kuyper. 2002. Importance of the ectomycorrhizal network for seedling survival and ectomycorrhiza formation in rain forests of south Cameroon. *Mycorrhiza* 12: 13–17.
- Peay, K.G., P.G. Kennedy, S.J. Davies, S. Tan and T.D. Bruns. 2010. Potential link between plant and fungal distributions in a dipterocarp rainforest: community and phylogenetic structure of tropical ectomycorrhizal fungi across a plant and soil ecotone. *New Phytol.* 185: 529–542.
- Peh, K.S.-H., B. Sonké, J. Lloyd, C.A. Quesada and S.L. Lewis. 2011. Soil Does Not Explain Monodominance in a Central African Tropical Forest. *PLoS ONE* 6(2): e16996. doi:10.1371/journal.pone.0016996.
- Pringle, A., J.D. Bever, M. Gardes, J.L. Parrent, M.C. Rillig and J.N. Klironomos. 2009. Mycorrhizal Symbioses and Plant Invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 699–715.
- Richard, F., S. Millot, M. Gardes and M.-A. Selosse. 2005. Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. *New Phytol.* 166: 1011–1023.

- Rinaldi, A.C., O. Comadini and T.W. Kuyper. 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Divers* 33: 1–45.
- Rivière, T., A.G. Diédhiou, M. Diabaté, G. Senthilarasu, K. Natarajan, A. Verbeken, B. Buyck, B. Dreyfus, G. Bena and A.M. Bâ. 2007. Genetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes from African and Indian tropical forests. *Mycorrhiza* 17: 415–428.
- Sanon, K.B., A.M. Bâ and J. Dexheimer. 1997. Mycorrhizal status of some fungi fruiting beneath indigenous trees in Burkina Faso. *For. Ecol. Manag.* 98: 61–69.
- Selosse, M.-A., R. Bauer and B. Moyersoen. 2002. Basal hymenomycetes belonging to the Sebacinaceae are ectomycorrhizal on temperate deciduous trees. *New Phytol.* 155: 183–195.
- Selosse, M.-A., F. Richard, X. He and S.W. Simard. 2006. Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends Ecol. Evol.* 21: 621–628.
- Selosse, M.-A., S. Setaro, F. Glatard, F. Richard, C. Urcelay and M. Weiß. 2007. Sebacinales are common mycorrhizal associates of Ericaceae. *New Phytol.* 174: 864–878.
- Selosse, M.-A., M.-P. Dubois and N. Alvarez. 2009. Do Sebacinales commonly associate with plant roots as endophytes? *Mycol. Res.* 113: 1062–1069.
- Smith, M.E., G.W. Douhan and D.M. Rizzo. 2007. Intra-specific and intrasporocarp ITS variation of ectomycorrhizal fungi as assessed by rDNA sequencing of sporocarps and pooled ectomycorrhizal roots from a *Quercus* woodland. *Mycorrhiza* 18: 15–22.
- Smith, M.E., T.W. Henkel, M.C. Aime, A.K. Fremier and R. Vilgalys. 2011. Ectomycorrhizal fungal diversity and community structure on three co-occurring leguminous canopy tree species in a Neotropical rainforest. *New Phytol.* 192: 699–712.
- Smith, M.E., T.W. Henkel, J.K. Uehling, A.K. Fremier, H.D. Clarke and R. Vilgalys. 2013. The Ectomycorrhizal Fungal Community in a Neotropical Forest Dominated by the Endemic *Dipterocarp Pakaraimaea dipterocarpacea*. *PLoS ONE* 8: e55160. doi:10.1371/journal.pone.0055160.
- Smith, S. and J. Read. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. Third edition: 800pp.
- Tedersoo, L. and K. Nara. 2010. General latitudinal gradient of biodiversity is reversed in ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.* 185: 351–354.
- Tedersoo, L., T. Suvi, K. Beaver and U. Koljalg. 2007. Ectomycorrhizal fungi of the Seychelles: diversity patterns and hosts shifts from the native *Vateriaopsis seychellarum* (Dipterocarpaceae) and *Intsia bijuga* (Caesalpinoideae) to the introduced *Eucalyptus robusta* (Myrtaceae), but not *Pinus caribea* (Pinaceae). *New Phytol.* 175: 321–333.
- Tedersoo, L., J. Teele, B.M. Horton, K. Abarenkov, T. Suvi, I. Saar and U. Koljalg. 2008. Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primers. *New Phytol.* 180: 479–490.
- Tedersoo, L., R. Nilsson, K. Abarenkov and T. Jairus. 2010a. 454 Pyrosequencing and Sanger sequencing of tropical mycorrhizal fungi provide similar results but reveal substantial methodological biases. *New Phytol.* 188: 291–301.
- Tedersoo, L., T.W. May and M.E. Smith. 2010b. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20: 217–263.
- Tedersoo, L., M. Bahram, T. Jairus, E. Bechem, S. Chinoya, R. Mpumba, M. Leal, E. Randrianjohany, S. Razafimandimbison, A. Sadam, T. Naadel and U. Koljalg. 2011. Spatial structure and the effects of host and soil environments on communities of ectomycorrhizal fungi in wooded savannas and rain forests of Continental Africa and Madagascar. *Mol. Ecol.* 20: 3071–3080.
- Tedersoo, L., M. Bahram, M. Toots, A.G. Diédhiou, T.W. Henkel, R. Kjoller, M.H. Morris, K. Nara, E. Nouhra, K.G. Peay, S. Polme, M. Ryberg, M.E. Smith and U. Koljalg. 2012.

- Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. *Mol. Ecol.* 21: 4160–4170.
- Thoen, D. and A.M. Bâ. 1989. Ectomycorrhizas and putative ectomycorrhizal fungi of *Azela africana* Sm. and *Lapaca guineensis* Müll. Arg. in southern Senegal. *New Phytol.* 113: 549–559.
- Thoen, D. and M. Ducousso. 1989. Champignons et ectomycorhizes du Fouta Djallon. *Bois For. Trop.* 221: 45–63.
- Thompson, J.D., T.J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin and D.G. Higgins. 1997. The clustalx windows, interface: flexible, strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acid Res.* 25: 4876–4882.
- Weiß, M., M.-A. Selosse, K.-H. Rexer, A. Urban and F. Oberwinkler. 2004. Sebaciniales: a hitherto overlooked cosm of heterobasidiomycetes with a broad mycorrhizal potential. *Mycol. Res.* 108: 1003–1010.

¹Département de Biologie Végétale, Université Cheikh Anta Diop (UCAD), BP 5005 Dakar, Sénégal.

²Laboratoire Commun de Microbiologie IRD/UCAD/ISRA, Centre de Recherche de Bel Air, BP. 1386, Dakar, Sénégal.

³Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS, UMR 5175), 1919 Route de Mende, 34 293 Montpellier cedex 5, France.

⁴Muséum national d'Histoire naturelle, Département Systématique et Evolution (UMR 7205 OSEB), 45 rue Buffon, 75005 Paris, France.

⁵Institut de Recherche Agronomique pour le Développement, BP. 2123, Yaoundé, Cameroun.

⁶Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes (LSTM), UMR113, Campus de Baillarguet, A10/J, 34398 Montpellier, Cedex 5, France.

*Corresponding author: fungalmolecol@gmail.com

Chapitre 2 :

Onguene AN, Tsamo JM, Ebenye CM, Bâ AM, Kuyper T (2014) Diversity and abundance of ectomycorrhizal associations in rain forests of Cameroon under different disturbance regimes, in: Bâ AM, McGuire KL, Diédhiou AG (Eds), *Ectomycorrhizal Symbioses in Tropical and Neotropical Forests*. CRC Press, New Hampshire, pp. 29-50.

Ectomycorrhizal Associations in Rain Forests of Cameroon 29

CHAPTER 3

Diversity and Abundance of Ectomycorrhizal Associations in Rain Forests of Cameroon under Different Disturbance Regimes

Onguene Awana Nérée,^{1,*} Judith Marthiale Tsamo,²
Christelle Michaella Ebenye,³ Amadou Mustapha Bâ³
and Thomas Kuyper⁴

1. Introduction

In the rainforests of tropical Africa, two kinds of mycorrhizal associations occur: arbuscular mycorrhiza (AM) and ectomycorrhiza (Alexander 1989, Onguene and Kuyper 2001, Bâ et al. 2011). Whereas most timber trees form AM, the ectomycorrhizal (ECM) habit occurs in a very limited number of plant families, viz. Asterpeiaceae, Caesalpiniaceae (a family that is partly arbuscular mycorrhizal), Dipterocarpaceae, Papilionoideae, Phyllanthaceae

¹Institute of Agricultural Research for Development, Soil, Water and Atmosphere department, Yaoundé, Cameroun.

²Department of Plant biology and physiology, University of Yaoundé I, Cameroon.

³Laboratoire Commun de Microbiologie (LCM) IRD/UCAD/ISRA, Centre de Recherche de Bel Air, BP. 1386, CP. 18524 Dakar, Senegal.

⁴Department of soil quality, University of Wageningen, the Netherlands.

*Corresponding author: nereoa678@yahoo.fr

(formerly Uapacaceae), Sarcolaenaceae, Sapotaceae, and Gnetaceae. This may explain the “high latitudinal bias” of the “ecological insignificance” of ECM in the tropics found in earlier literature (Alexander 1989, Tedersoo et al. 2009, Bâ et al. 2011). ECM associations prevail in both the Paleo- and Neotropics (Fassi and Moser 1991). In the Congo basin, they occur in the forest continuum from the Cameroonian Atlantic Ocean coast to the open forest in the DR Congo (Buyck 1994), through the Congo, parts of the Central African Republic and most of the Gabon (De Saint Aubin 1963). These forests could be the hotspots of soil fungal biodiversity in Central Africa. Yet, little information and limited data exists on their occurrence, regeneration requirements, and present functioning under such threats as mining, climate change, agriculture, and logging.

Recent inventories of ectomycorrhizal fungi based on molecular characterization had revealed that native ECM fungal genera in tropical Africa belong, to a large extent, to the same Basidiomycete taxa as those that provide the fungal partners of temperate ECM plants (Boa 2006, Rivi  re et al. 2007). Common ECM taxa in the tropics belong to the Amanitaceae, Boletaceae, Cantharellaceae, Russulaceae and Sclerodermataceae (De Kessel et al. 2002, Smits 1994). However, on species level, hardly any ECM fungal species (except when introduced) are shared between both regions (Boa 2006, Rivi  re et al. 2007). Furthermore, many ECM fungal species are poorly documented or have their microscopic details poorly illustrated: a reliable key to all African ECM fungal species is lacking and many species remained unnamed. Various species of Amanitaceae, Boletaceae, Cantharellaceae and Russulaceae have been described from West African rainforests, with virtually no members of the Cortinariaceae (Buyck et al. 1996). Mycoinventories in forests of Korup National Park in SW Cameroon yielded close to 40 species of suspected mycorrhizal fungi. In forests of SW Burkina Faso, 27 ECM fungal species were described beneath indigenous *Azelia* and *Uapaca* trees (Sanon et al. 1997). Using a fragment of the mitochondrial large subunit rRNA gene, more than 100 ECM sporocarps were typed from Ceasalpinaceae and Phyllanthaceae in a Guinean tropical rain forest (Rivi  re et al. 2007). It was also concluded that from the same Guinean forest, six taxonomic groups such as boletaceae, sclerodermataceae, russulaceae, telephoraceae, amanitaceae and trichomolotaceae predominate and are shared between canopy trees and seedlings (Di  dhiou et al. 2010). The presence of these multi-host ECM fungi in a Guinean rainforest suggest the formation of common ectomycorrhizal networks between differently aged trees just as observed in the rainforest of south Cameroon (Onguene and Kuyper 2002).

Our primary goals were to characterize the below-ground ectomycorrhizal diversity and taxonomic structure of ECM forests in Cameroon, and to test whether ectomycorrhizal fungal community composition changed

following land use changes. The objectives of this study were to report on the inventory of ectomycorrhizal associations in humid forests of Cameroon including their habitats (soil and litter characteristics), host tree species, ectomycorrhizas and sporocarps, and assessing the effect of logging and agriculture practices on ECM inoculum potential.

2. Study Sites and Selection of Vegetation Types

The study was carried out in western portions of the Atlantic Biafrean forest of south Cameroon, a humid, tropical climate region with two distinct wet seasons (March-June and August-November) and two dry seasons. Rainfall decreases in an easterly direction from Ebimimbang (1500 mm rainfall) to Nyangong and Bitiyili (1900 mm rainfall). Along the same gradient, pH and phosphorus availability decrease, as well as land use intensity and consequently forest vegetation (Table 1). In the lowlands, only a few undisturbed, near-primary forest fragments remain while a large part of the area is deforested; in the hilly areas, undisturbed late-secondary forests are more common. Four experimental sites were selected in Ebimimbang (low elevation), Ebom (mid elevation), Nyangong, and Bitiyili (high elevation).

In each site, field plots were selected in seven vegetation types, viz. ectomycorrhizal forest clumps (EF), late-successional forest stands outside the crown projection of ectomycorrhizal clumps (LS), early-successional forest stands (ES), agricultural fields of food crops with plantain (*Musa* spp.), cocoyam (*Xanthosomas esculenta*), groundnut (*Peanut hypogea*), and cassava (*Manihot esculenta*) as the major crops (FI), *Chromolaena odorata* fallows (FA), *C. odorata* fallows with the liana *Gnetum* (GN), and sites of forestry practices such as skid trails and bare landings. The presence of *Gnetum* spp.,

Table 1. Localization, elevation, rainfall and soil physicochemical characteristics of forest clumps at the four research sites.

Research sites	Ebimimbang	Ebom	Nyangong	Bitiyili
Localization	3°02.67'N; 10°28.25'E	3°04.73'N; 10°41.24'E	2°58.11'N; 10°45.18'E	2°56.07'N; 10°49.55'E
Altitude (m.a.s.l)	0-350	350-500	500-800	>800
Rainfall (mm)	1556	1987	1677	1800
Soil texture	Sandy	Highly clayey	Highly clayey	Very highly clayey
pH	5-6	4-5	3-4	3-4
Carbon (%)	1.70	2.30	3.28	5.70
Nitrogen (%)	0.11	0.14	0.20	0.36
C/N ratio	15,5	16,4	16,4	15,9
Phosphorus (µm/ml soil)	0.01	0.005	0.002	0.000

an ectomycorrhizal plant, was considered important as this liana might provide ECM inoculum that facilitates establishment of ectomycorrhizal seedlings in former agricultural lands.

3. Sampling and Identification of Sporocarps

Along forest trails leading to permanent sampling plots, sporocarps collections were carried out during both wet seasons with the help of local assistants, one week per month, for three years. Collected specimens were macroscopically described in fresh state before twilight. After description, mushrooms were dried for 2–3 days at about 40°C. Dried mushrooms were temporarily preserved in a local herbarium in Kribi, Cameroon (2°57'N; 9°55'E) before being sent to Wageningen, the Netherlands, for microscopic examination and identification.

Distinction between *Amanita* was based on margin striation, presence of a saccate volva, cap color, hygrophany, and spore amyloidy; Distinction between *Cortinarius* species was based on cap hygrophany, translucence, color and texture of hymenium margins, and presence of a cortina or fibrillose dry ring; Species of *Inocybe* were separated on the basis of pileus texture (radially fibrillose cap), and shape and texture of stipe; Genera of Boletales varied in pileus color and shape, and were distinguished on the basis of poroid hymenium, presence of large cystidia with or without clamp connections and spore ornamentation. *Russula* species varied in pileus size, color and shape, brittleness of gills, presence or absence of lamellulae and an evanescent ring on stipe; they were differentiated from *Lactarius* on the basis of exudation upon flesh injuries and the extension of the lactiferous system into the hymenium. Species of *Cantharellus* differed in pileus texture, hymenium color, and spore ornamentation. Several provisional keys were elaborated based on morphological and anatomical characters of sporocarps (Onguene 2000). Voucher specimens are kept at the National Herbarium of the Netherlands (Leiden Branch) and some duplicates are preserved at the agricultural research station in Kribi, Cameroon. Several manuals were used for species identification (Onguene and Kuyper 2012).

4. Morphological and Anatomical Description of Root Tips and Ectomycorrhizae

After identification and selection of ectomycorrhizal host trees, four root samples were collected around the base of each host tree, washed gently in water, and preserved in 50% alcohol or wrapped in aluminum foil with litter and soil (when alcohol was exhausted in the field). In the laboratory, root systems were cleared of soil debris by careful washing under a water

flow while immersed in tap water. Seven to ten selected root tips for each morphotype representative were removed from the root sample and morphologically and anatomically observed. The key morphological and anatomical features examined under a dissecting microscope at 40x included root tip branching, shape of branches, mantle colour and surface texture, presence of rhizomorphs, emanating hyphae. Tips were also observed under a photonic microscope between 25 and 40x to confirm the presence of a mantle and a Hartig net, various layers of hyphal arrangement, and to determine the presence of specialized cells, rhizomorphs and cystidia, using both cross—and longitudinal sections (Agerer 1995).

5. Effects of Agriculture and Logging Practices on ECM Inoculum Potential

To assess whether agriculture or logging practices impact ECM inoculum potential and whether arbuscular mycorrhizal (AM) and ectomycorrhizal fungi share the same niche, three bioassays were carried out using intact soil cores collected from the seven disturbance stages.

In 1-ha forest plots, 100 m² quadrats were laid down. In each quadrat, soil cores were dug out of three spots, each 50 m apart. Relatively undisturbed, intact, cylindrical soil monoliths were collected (about 4.2–4.5 kg; wet weight basis) by driving a 15 cm diameter x 45 cm long PVC tube into the ground with a hammer dropped from a constant height (10–20 cm) onto a flat steel plate, placed on top of the PVC tubes. In agricultural food crops, fallow, and forestry plots, plot sizes were 100 m² and 100 m long, respectively, and intact cores were removed as previously described. Triplicate core samples were removed intact from each land-use per site. However, due to different fruiting patterns of both trees, the bioassays were carried out at different periods of the year: March to June for *Tetraberlinia* and July to October for *Afzelia*.

Two native timber species, both belonging to the Ceasalpiniaceae, were used for the bio-assay. *Tetraberlinia bifoliolata* is an ectomycorrhizal tree that is valuable as a potential novel timber tree. *Afzelia bipindensis* is a dual mycorrhizal tree that provides a highly priced redwood timber. Hereafter, trees will be designated by their generic names only. *Tetraberlinia* typically occurs in clumps together with other caesalp species, while *Afzelia* usually occurs isolated in matrices of AM trees and has not been observed in clumps with other ECM trees. Both tree species have large pods (10–20 x 5–8 cm) with a small number of large and heavy seeds; average seed size of *Tetraberlinia* was 20–30 x 15–25 x 5–7 mm and that of *Afzelia* 30–40 x 20–30 x 10–20 mm; average seed mass of *Tetraberlinia* was 1.5 g (0.8–2.7 g) and

that of *Afzelia* 11.5 g (6.2–17.4 g). Seedlings of both species possess coarsely branched roots with few root hairs (Onguene and Kuyper 2001).

Seeds were germinated for a week in steam-sterilized sand without pregermination treatment. One 1-week old seedling of each tree was placed in a small hole at the center of the soil core. Cores were placed on benches and plants grown for four months under natural light conditions in a greenhouse in Kribi in a randomized complete block design, watered every three days to maintain soils at field capacity, without nutrient amendments.

To determine whether ECM and EM fungal propagules share the same niche, a local variety of cowpea, *Vigna unguiculata* (Fabaceae), was grown in soil cores from ECM clumps. In addition, four intact soil cores were collected around the stem base of ECM tree species, at 5 m and 10 m distance away from the stem base of *A. bipindensis* and *Brachystegia cynometroides* at the Ebom site, *T. bifoliolata* and *Paraberlinia bifoliolata* at the Bityili site. Cowpea plants were raised for a month in the greenhouse under the same conditions as previously described. At harvest, ECM fractional colonization was assessed in water without staining while portions of *Afzelia* root samples stained with acid fuchsine were assessed by the gridline intersect method (Onguene and Kuyper 2001).

6. Experimental Design and Statistical Analysis

For *Tetraberlinia*, the experiment was a full factorial with two factors, site (3 levels) and disturbance stage (7 levels). For *Afzelia*, a partial factorial experiment was executed with soils from three sites and three forest types (ECM clumps, late-successional stands, early-successional stands) owing to seed shortage. The full set of disturbance stages was only investigated for the Ebom soil, where the tree was fairly common and widespread.

The SAS package (SAS Inc. 2004) was used for statistical analysis. Data were first tested for normality and homogeneity of variances using the Levene test in the one-way analysis of variance (ANOVA). Data on ECM fractional root colonization by *Tetraberlinia* contained many zeroes and did not meet the requirements of normal distribution and homogeneous variances. Therefore, the non-parametric Kruskal-Wallis test was applied. When data analysis was restricted to the three forest stands (ECM clumps, late- and early-successional stands), data of fractional ECM root colonization, after arcsin square root transformation did meet the requirements for ANOVA. Data on ECM and AM root colonization by *Afzelia* were also arcsin square-root transformed.

7. Habitat Types of Ectomycorrhizal Associations in Cameroon

Ectomycorrhizal forest clumps occurred on sandy, highly clayey and very highly clayey soils, throughout the entire landscape, even on swamps like *Gilbertiodendron* clumps. They were acidic to very strongly acidic. The mineral contents of N and available P in ECM forest clumps were very low, sometimes undetectable such as in the Bityli soils, irrespective of sites and soil texture. C/N ratio was always larger than 10 (Table 1). The layers of litter were thin (one to two), tough, and varied from one forest clump type to the other.

In the humid forests of Cameroon, ectomycorrhizal associations occurred as small to large forest clumps of five types: *Gilbertiodendron* monodominant clumps, *Uapaca* monodominant clumps, monodominant *Microberlinia* clumps in the Korup National Park (Newbery et al. 1988), oligo-dominant ceasalp clumps locally called "Ekop," and mixed clumps of "Ekop" with *Uapaca* spp.

Twenty-four tree species were found to be symbiotically associated with ectomycorrhizal fungal species on the basis of root tip colonization. They belonged to two botanical families: Caesalpiniaceae and Phyllantaceae. Whereas most ECM host tree species occurred in one of the five ECM clumps, six host tree species including *Afzelia*, *Anthonotha* and *Berlinia* were always isolated in matrices of arbuscular mycorrhizal host plants (Table 2).

The contribution of ECM host tree species to basal area of forest clumps varied from 20 to 80%, and 100% in *Gilbertiodendron* clumps. The basal area diameter of ECM trees was low in young and high in adult ECM trees, respectively (Table 3).

8. Cameroonian Ectomycorrhizae and Sporocarp Diversity

Nineteen ectomycorrhizal morphotypes were described and found differing by mantle color (Black, reddish, whitish, brown black, chestnut), external textures (smooth, strongly rhizomorphic), thickness, and presence or absence of cystidia (Table 4).

Found throughout all land types, including swampland, ECM forest clumps were the only habitats for most Cameroonian ECM fungal diversity: more than 1000 sporocarps were collected over three years and nearly 200 ECM fungal species were identified, belonging to eight families and 27 genera, mostly new to science. Only *Lactarius gymnocarpus* and all *Cantharella* species were locally edible (Table 5).

Table 2. List of ectomycorrhizal tree species by types of ectomycorrhizal forest habitats in Cameroon.

Habitat types	Family	Species	Pilot name
Not observed in clumps	Caesalpiniaceae (Tribe Detarieae)	<i>Afzelia bipindensis</i> <i>A. pachyloba</i>	Doussie rouge Doussie blanc
	Caesalpiniaceae (Tribe Amherstieae)	<i>Anthoniaea fragans</i> <i>A. macrophylla</i> <i>Berlinia bracteosa</i> <i>B. confusa</i>	Enak Enak Ebiara Ebiara
<i>Gilbertiodendron</i> monodominant clumps	Caesalpiniaceae	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> <i>G. brachystegioides</i>	Abem Abem
<i>Uapaca</i> monodominant or mixed clumps	Phyllantaceae	<i>Uapaca acuminata</i> <i>U. buchholzianum</i> <i>U. guineensis</i> <i>U. vanhoutei</i>	Rikio Rikio Rikio Rikio
<i>Microberlinia</i> monodominant clumps	Caesalpiniaceae	<i>Microberlinia bisulcata</i> *	Zingana
Mixed oligodominant ceasalp clumps	Caesalpiniaceae (Tribe Amherstieae)	<i>Brachystegia cynometroides</i> <i>B. euricoma</i> <i>B. zenkeri</i> <i>Didelotia africana</i> <i>Didelotia letouzeyi</i> <i>Julbernardia seretii</i> <i>Monopetalanthus letestui</i> <i>M. microphyllus</i> <i>Paraberlinia bifoliolata</i> <i>Tetraberlinia bifoliolata</i> <i>Touabouate brevipaniculata</i>	Ekop naga Ekop evene Ekop gombe Ekop rouge Ekop Ekop Ekop blanc Ekop mayo Ekop mayo ngang Ekop beli Ekop ribi Ekop zing
Mixed <i>Uapaca</i> and ceasalp clumps	Phyllantaceae and Caesalpiniaceae (Tribe Amherstieae)	Various <i>Uapaca</i> and Ekop species	Rikio and Ekop

Notes: Pilot names of "Ekop" were taken in Letouzey and Mouranche (1952). *Data from Newbery et al. (1988).

Table 3. Basal stem diameter in different forest clump types in 1000 m² area (Average observations of three years during the dry season).

Basal stem diameter size (cm)	Mixed oligodominant ceasalp clumps	<i>Gilbertiodendron</i> monodominant clumps	<i>Uapaca</i> monodominant	<i>Microberlinia</i> monodominant
<10	7	0	10	0
10-49	15	0	57	0
50-99	45	50	157	176
>99	164	250	98	>350

Table 4. Morphological and anatomical characteristics of some Cameroonian ectomycorrhizae.

Ectomycorrhizal morphotype collection number	Color	Shape	Texture	Texture of mantle		Thickness (μm)	Presence of rhizomorphs	Presence of cystidia
				External mantle	Internal mantle			
CM 400 <i>Cactaceae</i> spp.	Yellow gold	monopinnate	Thread like	Felty prosenchyma	Synenchyma	100.8-201.5	Present	Absent
CM 401 <i>Paraburkea</i> <i>hypholoma</i>	Milky white	monopinnate	Smooth	Felty prosenchyma	Synenchyma	255-408	Absent	Absent
CM 402 <i>Uspaea gaduensis</i>	Orange brown	monopyramidal	Smooth	Felty prosenchyma	Synenchyma	100.5	Absent	Present
CM 403 <i>Gilbertiodendron</i> <i>decurvum</i>	Brown	monopyramidal	Smooth	Regular Synenchyma	Net prosenchyma Irregular Synenchyma	612	Absent	Absent
CM 404 <i>Uspaea gaduensis</i>	Brown	monopyramidal	Spiny	Felty prosenchyma	Synenchyma	100.2	Absent	Present
CM 405 <i>Dalmanella letourouzii</i>	White	monopyramidal	Felty or velvety	Felty prosenchyma	Synenchyma	>533	Absent	Absent
CM 406 <i>Isabernudia seretii</i>	Brown	monopyramidal	Cotton like	Felty prosenchyma	Synenchyma	406-510	Absent	Absent
CM 407 <i>Uspaea acuminata</i>	Brown	monopyramidal	Smooth	Felty prosenchyma	Synenchyma	25-30	Absent	Present
CM 408 <i>Monopetalanthus</i> <i>leleuxii</i>	White	monopyramidal	Felty	Felty prosenchyma	Synenchyma	100.8-183.9	Absent	Present
CM 409	White	monopyramidal	Felty	Felty prosenchyma	Net prosenchyma	162-200.4	Present	Absent

Table 4. *cont'd.*

Table 4. *cont'd.*

Ectomycorrhizal morphotype collection number	Color	Shape	Texture	Texture of mantle		Thickness (μm)	Presence of thizomorphs	Presence of cystidia
				External mantle	Internal mantle			
CM 410 <i>Toadstoolae brevipunctulata</i>	White	monopyramidal	Cotton like	Felty prosenchyma	Synenchyma	255	Present	Absent
CM 411 <i>Gilbertoides dent dentata</i>	White	monopermate	Cotton like	Felty prosenchyma	Synenchyma	350-650	Present	Absent
CM 412 <i>Parabertinia bifoliolata</i>	Brown	monopermate	woolly	Felty prosenchyma	Synenchyma	110-119.2	Present	Absent
CM 413 <i>Monopetalanthus leptoides</i>	Brown	monopyramidal	woolly	Felty prosenchyma	Synenchyma	306-561	Present	Absent
CM 414 <i>Daldinia leucocarpa</i>	Brown	monopyramidal	woolly	Felty prosenchyma	Synenchyma	540-615	Present	Absent
CM 415 <i>Tetraberlinia bifoliolata</i>	Brown or maroon or brown maroon	monopermate	woolly	Felty prosenchyma	Irregular Synenchyma	510-765	Present	Absent
CM 416 <i>Uapaca guianensis</i>	Brown	monopyramidal	woolly	Felty prosenchyma	Net prosenchyma	306-459	Present	Absent
CM 417 <i>Uapaca acuminata</i>	Brown maroon amaroon	monopermate	Cotton like to woolly	Felty prosenchyma	Net prosenchyma	104	Absent	Absent
CM 418 <i>Toadstoolae brevipunctulata</i>	Brown	monopyramidal	Cotton like	Felty prosenchyma	Synenchyma	403-502.3	Absent	Present

Table 5. List of putative ectomycorrhizal mushroom species by family, genus and species in humid forests of South Cameroon.

Amanitaceae <i>Amanita afzeliae</i> sp. <i>A. albidodisca</i> sp. <i>A. albopulverulenta</i> sp. <i>A. afrobisporea</i> sp. <i>A. afroflavescens</i> sp. <i>A. afrorubescens</i> sp. <i>A. afrovaginata</i> sp. <i>A. annulatovaginata</i> Beeli <i>A. aureofloccosa</i> Bas <i>A. bingensis</i> Beeli <i>A. brachystegiae</i> sp. <i>A. calopus</i> Beeli <i>A. crassiconus</i> Bas <i>A. elegans</i> Beeli <i>A. flavovirens</i> sp. <i>A. fulvosquamulosa</i> Beeli <i>A. gigavolvata</i> sp. <i>A. griseofarinosa</i> Hongo <i>A. lanosa</i> Beeli <i>A. leucoagaricioides</i> sp. <i>A. luteoflava</i> Beeli <i>A. monopetalanthi</i> sp. <i>A. nigropyramis</i> sp. <i>A. pseudoafralba</i> sp. <i>A. pseudolanosa</i> sp. <i>A. pustulata</i> sp. <i>A. roseocinnamomea</i> nov. <i>A. rubescens</i> (Pers.:Fr) G <i>A. strobilaceovolvata</i> Beeli <i>A. subviscosa</i> Beeli <i>A. sulphurea</i> sp. <i>A. virella</i> Beeli	Boletaceae <i>Afroboletus luteolus</i> (Heinem) P. & Y. <i>Boletus boletiformis</i> sp. <i>B. macrocystis</i> sp. <i>B. nyangongensis</i> sp. <i>B. pustulatus</i> Beeli <i>B. suspiculosus</i> sp. <i>Boletellus sulcatipes</i> Hein. & Goo. <i>Chalciporus chypeatus</i> sp. <i>Gyrodon aberrans</i> sp. <i>Gyroporus microsporus</i> (Sing. & Grinl.) Heinem & Rammeloo <i>Leccinum excedens</i> sp. <i>Paxillus brunneotomentosus</i> sp. <i>Paxillus camerunensis</i> sp. <i>Phlebopus braunii</i> (Bres.) Heinem <i>P. silvaticus</i> Heinem <i>Phlebopus</i> sp. <i>Phyllporus depressus</i> Heinem <i>Pulveroboletus aberrans</i> Heinem <i>P. viridis</i> Heinem <i>Rubinoletus luteopurpureus</i> (Beeli) <i>Strobilomyces echinatus</i> Beeli <i>S. luteolus</i> Heinem <i>S. strobilaceus</i> (Berk.) <i>S. velutipes</i> Corner <i>Tubosaeta alveolata</i> Heinem <i>T. brunneosetosa</i> (Singer) E. Horak <i>T. goosseniae</i> sp. <i>Tylopus violaceus</i> sp. Clavulinaceae <i>Clavulina vanderstii</i> sp. Sclerodermataceae <i>Scleroderma sinnamariense</i> Mont <i>S. roseacarneum</i> sp. Coltriciaceae <i>Coltricia spathulata</i> (Hooker) Murill <i>C. pyrophila</i> (Wakef) Ryvarden	Russulaceae <i>Russula afronigricans</i> Buyck <i>R. albospissa</i> Buyck <i>R. annulata</i> Heim <i>R. annulatobadia</i> Beeli <i>R. apila</i> Buyck <i>R. intricata</i> Lizoti <i>R. areolata</i> Buyck <i>R. aurantiofloccosa</i> Buyck <i>R. camerunensis</i> sp. <i>R. cellulata</i> Buyck <i>R. chrysotricha</i> sp. <i>R. declinata</i> Buyck <i>R. diffusa</i> var. <i>fissurans</i> <i>R. discopus</i> Heim <i>R. echnosperma</i> R. Heim & Gilles <i>R. fulvoochraceus</i> Buyck <i>R. heliochroma</i> Heim <i>R. intricata</i> Buyck <i>R. kivuensis</i> Buyck <i>R. lamprocystidia</i> (Nakasone) <i>R. liberiensis</i> Buyck <i>R. macrocystis</i> sp. <i>R. mimetic</i> sp. <i>R. pausiaca</i> Buyck <i>R. pseudocarmesina</i> Buyck <i>R. pseudopurpurea</i> Buyck <i>R. spendostratoviridis</i> Buyck <i>R. striatoviridis</i> Buyck <i>R. testaceoaurantiaca</i> Beeli <i>R. velutina</i> (DC per Pers.:Fr)P <i>R. yaerensis</i> Buyck
---	--	---

Table 5. contd....

Table 5. *contd.*

Inocybe	Cantharellaceae	Lactarius
<i>Inocybe afromodulosa</i> sp.	<i>Gomphus brunneus</i> * (Heinem)	<i>Lactarius acutus</i> Heim
<i>I. afrostellata</i> sp.	<i>G. clavatus</i> (Pers.) Gray	<i>L. annulatoangustifolius</i> sp.
<i>I. korupensis</i> sp.	<i>Craterullus crispus</i> Fr	<i>L. clavicolor</i> sp.
<i>I. bipindensis</i> sp.	<i>C. cornucopioides</i> Persoon	<i>L. denigrans</i> Ver. & Kar.
<i>I. perpusilla</i> Velen	<i>Cantharellus camerunensis</i> sp.	<i>L. densifolius</i> Ver. & Kar.
<i>I. zingii</i> sp.	<i>C. cibarius</i> var. <i>roseocanus</i> Arora & Dunham	<i>L. gymnocarpus</i> Heim
Cortinarius	<i>C. congolensis</i> Beeli	<i>L. kivuensis</i> deWitte
<i>Cortinarius afroconicus</i> sp.	<i>C. dichrous</i> (Fr.) Bres	<i>L. medusa</i> Verbeken
<i>C. diobensis</i> sp.	<i>C. densifolius</i> Heinem	<i>L. pumilus</i> Verbeken
<i>C. ionopygmaeus</i> sp.	<i>C. floridulus</i> Heinem	<i>L. pulchrispermus</i> sp.
	<i>C. isabellinus</i> Heinem	<i>L. sesemotani</i> Beeli
	<i>C. luteopunctatus</i> (Beeli) Heinem	<i>L. undulatus</i> Verbeken
	<i>C. miniatens</i> Heinem	
	<i>C. microcibarius</i> Heinem	
	<i>C. pseudocibarius</i> Hennings	
	<i>C. rufopunctatus</i> (Beeli) Heinem	

Note: *Gomphus brunneus* is a *cantharella* species restricted to Cameroon, RD Congo and Uganda.

Ten provisional keys to Cameroonian species were developed for Amanitaceae, Boletaceae, Cantharellaceae, Clavulinaceae, Coltriciaceae, Cortinariaceae, Inocybaceae, Russulaceae (*Russula* and *Lactarius*) and Sclerodermaceae (Onguene 2000).

9. Effect of Disturbance Regimes on Ectomycorrhizal Inoculum Potential

Non-parametric analysis of variance indicated that fractional ectomycorrhizal colonization of *Tetralerlinia* was significantly affected by disturbance stage ($p < 0.001$), but not by site ($p = 0.125$). Four-month seedlings grown in soils from forestry practices, agricultural fields and fallow without *Gnetum* remained free of ECM colonization. Seedlings in soils from fallow with *Gnetum* from all three sites were colonized to some extent. A two-way analysis of variance for ECM colonization of the three forest stands (EC, LS, and ES) indicated that both site and disturbance stages were statistically significant, whereas their interaction was not (Table 6). A rank by Mann-Whitney U-test indicated that colonization was highest in soils from ECM clumps and late-successional forests (Fig. 1A). ECM inoculum increased during succession, with forest clumps showing a significantly higher colonization than late-successional stands, but being low in early-successional stands. ECM colonization was the highest in soils from Nyangong and lowest in soils from Ebom (Table 7).

Table 6. Two-way analysis of variance of site and disturbance stages on ectomycorrhizal colonization of four-month old seedlings of *Tetraberlinia bifoliolata*.

Sources of variation	Df	P	F
Site	2	52.7	0.000
Disturbance stage	2	88.9	0.000
Site x disturbance stage	4	0.4	0.836

Table 7. Ectomycorrhizal colonization (percent root length colonized) of seedlings of *Tetraberlinia bifoliolata* (T) and *Afzelia bipindensis* (A) in various forest stands. Letters indicate significant differences according to Duncan's Multiple Range Test at $p < 0.05$. Late-SF: late successional forest; Early-SF: Early successional forest.

Forest types	Ebimimbang		Ebom		Nyangong		Biryili	
	T	A	T	A	T	A	T	A
Forest clump	48 ^{bc}	22 ^a	32 ^{cd}	5 ^c	81 ^a	34 ^a	89 ^a	53 ^a
Late-SF	28 ^d	26 ^c	12 ^e	0 ^e	52 ^b	13 ^b	47 ^b	28 ^b
Early-SF	4 ^f	1 ^e	0 ^f	11 ^b	20 ^{ac}	0 ^c	15 ^c	31 ^c

A non-parametric analysis of variance indicated that ectomycorrhizal colonization of *Afzelia* in soils from the three forest stands (EC, LS, and ES) was neither significantly influenced by site nor by disturbance stage ($p > 0.1$). No or very little colonization by ectomycorrhizal fungi was observed in soils from a *Gilbertiodendron* clump in Ebom and in soils from early-successional forest from Ebimimbang and Nyangong. For the Ebom soils only, cores taken under a mature *Afzelia* (CO) resulted in the highest fractional ectomycorrhizal root colonization. Colonization was high in sites of agricultural practices (fields, fallow) and declined in soils from later-successional stages. In soils from forestry practices and ectomycorrhizal clumps, no ectomycorrhizal colonization was observed (Fig. 1B). In the three forested disturbance stages, there was no correlation between ectomycorrhizal inoculum potential as assessed by *Tetraberlinia* and *Afzelia* ($r = 0.50$, $n = 9$; $p > 0.1$).

Analysis of variance for ectomycorrhizal colonization of *Afzelia* in soils of forest stands (EC, LS, and ES) indicated only the interaction of disturbance stage and site was statistically significant (Table 6). No or very little colonization by native ECM fungi was observed in soils from a *Gilbertiodendron* monodominant clump in Ebom and in soils from early-successional forest from Ebimimbang and Nyangong. For the Ebom soils only, ECM colonization was highest in sites of agricultural practices (fields,

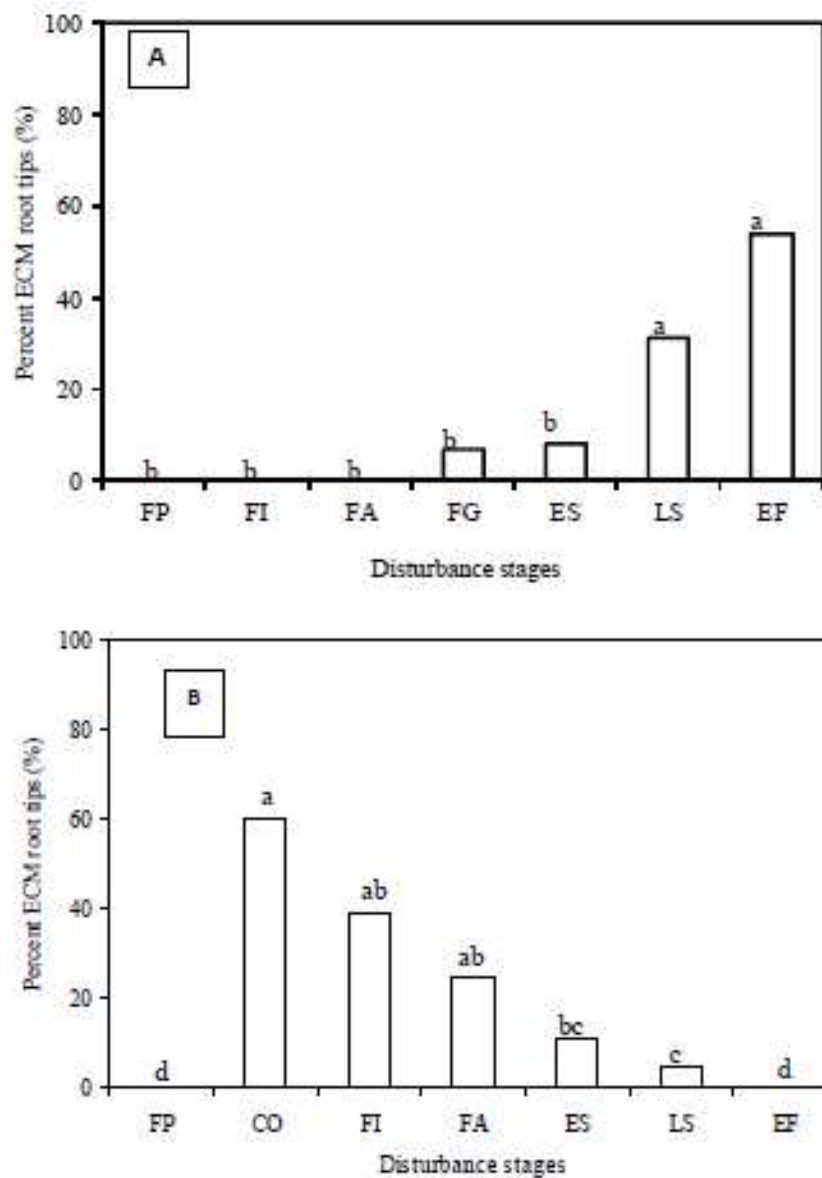


Fig. 1. Ectomycorrhizal fractional colonization of seedlings of *Tetraberlinia* (A) and *Afzelia* (B) grown in soils from different disturbance stages (average from three sites). Significant differences between disturbance stages (Mann-Whitney U-test; $p < 0.05$) are indicated by different letters. Abbreviations are as follows: EF = ectomycorrhizal forest clumps; LS = late-successional forest stands outside the crown projection of ectomycorrhizal clumps; ES = early-successional forest stands; FI = agricultural fields of food crops with plantain (*Musa* spp.), cocoyam (*Xanthosomas esculenta*), groundnut (*Peanut hypogaea*), and cassava (*Manihot esculenta*) as the major crops; FA = *Chromolaena odorata* fallows; FG = *C. odorata* fallows with the liana *Gnetum*; FP = sites of forestry practices such as skid trails and bare landings.

fallow) and decreased in soils from late-successional stages. Soil cores taken under mature *Azelaia* trees resulted in even higher fractional ECM root colonization. In soils from forestry practices and ECM clumps, no ECM colonization was observed (Fig. 1). Fractional AM colonization was always lower than 5%; no colonization by indigenous AM fungi was observed in soil cores from forestry practices and from ECM clumps.

Most soil cores did not produce abundant arbuscular mycorrhizal fungal colonization on roots of *Vigna unguiculata*. AM colonization was detected in 56% (54 out of 96) soil cores from forest clumps. The sparse AM colonization varied with sites: very low to low in clumps in Ebimimbang and Ebom, and completely absent in Nyangong. No AM colonization was observed in soil cores around the stem base of *Azelaia*, *Brachystegia*, and *Paraberlinia*, but AM colonization varied from 2 to 22% in the vicinity of *Tetraberlinia* trees.

In humid forests of south Cameroon, five types of ectomycorrhizal forest clumps exist but no longer regenerate, as observed by the dominance of only the adult size class of individuals: *Gilbertiodendron* monodominant, *Microberlinia* monodominant in the Korup National Park (Newbery et al. 1988), *Uapaca* monodominant, *Uapaca* oligo-dominant, mixed oligo-dominant ceasalps, mixed ceasalp and *Uapaca* trees. If six ECM timber species out of 24 occur isolated in the midst of arbuscular mycorrhizal plant species, most ECM host species formed clumps, either canopy dominant or oligo-dominant. They varied in size from small to medium in the Bipindi-Lolodorf-Akomli zone, large in the Korup National Park and very large in the forests of south-east Cameroon, like the 10 km long stretch of monodominant *Gilbertiodendron* clumps along the road from Dja River to Ngoila (Onguene, Amadou and Ebenye, pers.obs.). Botanical inventories in Gabon, Congo, Central African Republic, and the Democratic Republic of Congo also depicted such clumps of ceasalp and *Uapaca* tree species (De Saint Aubin 1963, Ndong et al. 2011). On the other hand, ECM associations forming clumps are limited elsewhere in the Neotropics. Only two genera, *Dyckia* and *Aldina* have consistently been shown to form such associations (Singer et al. 1983, Smith et al. 2011). ECM fungi have also been described in humid forest relics of West Africa (Diédhiou et al. 2010) and in the open forest of the Zambesian region (Buyck 1994). Such a variety of habitat conditions cannot be explained by environmental context and floristics alone (Smith et al. 2011).

9.1 Ectomycorrhizal forest clumps grow only in specific regeneration niches

In tropical Africa, most timber trees form arbuscular mycorrhiza (AM) but the ectomycorrhizal habit occurs in a very limited number of plant families.

Co-occurrence of both mycorrhizal types has raised the question of whether trees with different kinds of mycorrhiza show niche partitioning. Niche partitioning could occur along various axes. ECM and AM trees could show edaphic specialization. This niche differentiation has been suggested for forests in the Amazonian region, with forests on podzolic or white sands being dominated by ECM trees and forests on brown sand being dominated by AM trees (Singer and Araujo 1986). Some supporting evidence for this kind of niche differentiation has also been put forward for the rainforest of Korup National Park, in south-west Cameroon (Newbery et al. 1988).

However, spatial separation of ECM and AM trees does not necessarily provide support for a hypothesis on edaphic niche differentiation. Tropical ECM trees often show conspicuous gregarious behavior in monospecific or at least plant species-poor stands (Connell and Lowman 1989) and this habit is well-known from ECM trees in the African rainforest (Letouzey 1968, Newbery et al. 1997, Onguene and Kuyper 2001). In such clumps, taxa from the Caesalpiniaceae, tribe Amherstieae, constitute the largest contribution to basal area. The occurrence of related tree taxa in these clumps has been previously noted by tree prospectors in Cameroon and Gabon, where these unnamed caesalps were collectively known as "ekop" and "andoung", respectively (Letouzey and Mouranche 1952, De Saint Aubin 1963).

Richards (1996) stated that the gregarious behaviour might be a consequence of the limited dispersal ability of either partner forming the ECM symbiosis. As both ECM tree and ECM fungus do not possess the capacity to grow and reproduce independently of the other symbiotic partner, mycorrhizal establishment on new sites might be a rare chance event (Janos 1996). After the ECM symbiosis is initiated, such trees could serve as focal points for the establishment of other trees that are compatible with the ECM fungus, thereby setting up the regeneration niche of ECM trees. Our data provide better support to this hypothesis. All over the area, ECM clumps did not show strong regeneration of intermediate plant size (Table 3).

Our data provide support for the hypothesis that ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal trees differ in their regeneration niche (Grubb 1977). In a separate study, it was found that inoculum potential of AM fungi was about twice as high in early-successional as in late-successional forest (Onguene 2000). In that study, the effects of ECM clumps on inoculum potential of native AM fungi had not been addressed. Mycorrhizal colonization of *Vigna unguiculata* indicated that in ECM clumps the inoculum potential of AM fungi is very low. Apparently, the buildup of ECM inoculum together with AM inoculum decline. Direct competitive interactions between ECM and AM fungi have also been postulated by Moyersoen et al. (1998). Inoculum of ECM fungi in forested sites was highest in Bitili and lowest in Ebom. These data are consistent with the relatively

large contribution of ECM trees to basal area (Onguene and Kuyper 2001) and to inventories of ECM fungi (Onguene and Kuyper 2012), where Bitiyili was highest and Ebom lowest.

9.2 Ectomycorrhizal regeneration niches are fungal biodiversity hotspots

Nineteen ECM anatomo-morphotypes were described for the first time, though not from *Microberlinia* forests. They differed in external texture, mantle thickness, and presence or absence of rhizomorphs and/or cystidia. They also differed markedly from the conspicuous yellow gold ECM of *Gnetum* species (Eneke and Alexander 2012). Therefore, it appears that *Gnetum* plants found in fallows of *Chromolaena odorata* could not serve as focal points for the regeneration of ECM trees owing to differences of ECM specificity. Though most ECM from different host tree species could not be specific, thereby confirming the multi-host fungi observed in the Guinean forest (Diédhiou et al. 2010), the only ECM observed in *Gilbertiodendron* clumps were whitish and large rhizomorphs. Apparently, rhizomorphs could play a role in water relations of host trees (Agerer 1995). Hence, ECM clumps and isolated ECM tree species depict a particular biodiversity that needs to be preserved.

Ectomycorrhizal forest habitats were the only sites where more than 200 ECM sporocarp species in 27 genera and eight families were collected and identified. It is the first time in Africa that such a highly diverse and abundant putative ECM sporocarp collection has been reported from the same area. In the Pakaraima Mountains of Guyana, 75 morphotypes of putatively ECM fungi were identified from discrete groves formed by *Dycimbe* and *Aldina* species (Henkel et al. 2002). In the Miombo savanna and humid forest of West Africa, only five families of ECM sporocarps were recorded (Rivière et al. 2007, Sanon et al. 1997). The same high number of members of the Russulaceae (44 species) from this study supports existing data (Buyck et al. 1996). Species-rich genera included *Amanita*, *Russula*, and members of Boletales and Cantharales. Less frequent ECM fungal species, *Clavulina*, *Coltricia* and *Scleroderma* were also collected for the first time as well as rare ECM sporocarp species, viz. two, three and six species of *Paxillus*, *Cortinarius* and *Inocybe*, respectively (Table 3), confirming earlier observations made elsewhere in West Africa, the Neotropics and the Laojun Mountain region in southwestern China (Rivière et al. 2007, Henkel et al. 2002). Lack of frequent inventories and experienced mycologists in Africa could explain the poor accounts for tropical ECM sporocarp diversity. Only 546 records of wild macrofungi have been made from South Saharan countries (Boa 2006). In Benin, one species of *Craterellus*, *Hebeloma*, *Inocybe*, *Russula* and eight *Lactarius* species were recorded (De Kessel et al. 2002). Five

out of six macrofungi in Burkina Faso were identified as *Amanita hemibapha*, *Cantharellus pseudofriessi*, *Lactarius gymnocarpus*, *Phaeogyroporus sudanicus* and *Tubosaeta brunneosetosa* (Sanon et al. 1997, Rammeloo and Walley 1993) as well as an unidentified *Calvatia* (Walley 1994). Recently, more than two dozen ECM fungi have been recorded (Ndong et al. 2011), with most of them also found in the rain forest of Cameroon (Onguene and Kuyper 2012). No less than 40 ECM fungi have been recorded from the Republic of Congo including 15 *Cantharellus* species and dozens of *Russula* and *Lactarius*. The highest number of *Lactarius* species (19 species) has been thus recorded in Tanzania. Other African countries are less prolific in ECM fungi (Boa 2006).

Ectomycorrhizal forest communities could contribute not only to the preservation of forest refuges in South Cameroon with endemic species, but also to the protection of the biodiversity hot spots of Africa's rainforests. Maintenance of such ECM forest communities with their associated edible mushrooms such as chanterelles also helps to preserve a valuable source of alternative protein-rich food for local communities who depend on non-timber forest products (Malaisse 1967, Van Dijk et al. 2003), in addition to creating new ecological jobs for mushroom collectors. Thus, ECM forest clumps should be protected as biodiversity sanctuaries, owing to the present lack of knowledge on their regeneration requirements.

Fractional ectomycorrhizal colonization of *Tetraberlinia* was significantly reduced by both shifting agriculture and selective logging. ECM colonization increased during succession, with forest clumps showing a significantly higher colonization than late-successional stands, but being low in early-successional stands. ECM colonization was the highest in soils from Bityili and lowest in soils from Ebom (Table 7). No or very little colonization by native ECM fungi was observed in soils from a *Gilbertiodendron* monodominant clump in Ebom and in soils from early-successional forest from Ebimimbang and Nyangong. Apparently, each ECM clump may have different ECM fungal consortia, confirming the observation of multi-species fungal forests (Diédhiou et al. 2010). The question remains whether the initial soil and climatic conditions regulate ECM symbiosis.

Various types of propagules, such as basidiospores, hyphal fragments, or rhizomorphs and dying roots, can contribute to the mycorrhizal inoculum potential. We were not able to evaluate the relative importance of various propagule sources in our soil cores. Baiting techniques to assess ECM inoculum might yield different results if plants are baited in the field within reach of live mature ECM plants or are baited in the greenhouse (Diédhiou et al. 2010, Onguene and Kuyper 2002, 2005). Studies where seedlings were baited in intact vegetation in the field supported the view that the species colonizing naturally regenerating seedlings in natural vegetation were similar to that of the ectomycorrhizas of that surrounding vegetation

(Jonsson et al. 1999), whereas in the absence of surrounding vegetation of ECM plants, a different suite of ECM fungi will be encountered (Taylor and Bruns 1999).

In soils from forestry practices, both seedlings of *Tetraberlinia* and *Afzelia* remained devoid of ECM. Although selective logging at present concentrates on AM trees (most ECM trees are considered potential timber species), lack of ECM inoculum on skid trails and landings suggests that dispersal and survival of ECM propagules is limited. Lack of ECM inoculum after severe disturbances is consistent with the results of earlier studies (Boerner et al. 1996, Janos 1996).

Agricultural practices also affected ectomycorrhizal inoculum potential of *Tetraberlinia* but not of *Afzelia*. The most likely explanation of the differential behavior of the two ceasalps is that both taxa differ in their specificity towards ECM fungi, thus confirming the above remark. The issue of host plant specificity of ECM fungi has been repeatedly discussed. Smits (1994) emphasized specificity of ECM fungi in dipterocarp forests in Kalimantan (Indonesia) and implied that tropical ECM fungi were different in that respect from ECM fungi in temperate areas. Kuyper (unpublished observations) revised the taxonomy of ECM fungi from these forests and concluded that ECM specificity was not different between tropical and temperate forests.

Our results demonstrate that if most ectomycorrhizal tree species behave similarly to *Tetraberlinia*, conservation of forest patches and clumps where these trees occur is urgently needed. In the framework of sustainable management of tropical rainforests, it would be important to preserve seed-bearing trees and to assess whether addition of soil with ECM inoculum to sites where selective logging has occurred would increase chances for seedlings of ECM ceasalps to become ectomycorrhizal and hence contribute to the maintenance of the diversity of ECM trees and fungi.

10. Conclusion

Cameroonian ectomycorrhizal fungi abundantly fruited mostly in five types of clumps including *Gilbertiodendron* monodominant, *Uapaca* monodominant, monodominant *Microbelinia* in Korup National Park, oligo-dominant ceasalp clumps locally called "Ekop" and mixed clumps of "Ekop" with *Uapaca* spp., independent of elevation, rainfall, topography and soil texture. Though poor in plant diversity and no longer or barely regenerating, these habitats recruited abundant and various ECM fungal species on which native ECM tree species depend for survival, and some others such as chanterelles which serve as a ready source of protein for local people during harsh periods and could be a cash flow. Therefore, forest clumps should be conserved as biodiversity sanctuaries. The presence

of ECM fungi could serve as indicators for sustainable management of African humid forests and climate change. Hence, the presence of such tree species and stands should be made known to all forest stakeholders for their ecological specificity and relevance in the management of humid forests of the Congo basin.

Acknowledgements

We thank the anonymous referees for their valuable comments on this study, and Krista L. McGuire and Caitlyn Gillikin for improving the English. Financial support from NWO (Priority programme—Biodiversity in disturbed ecosystems) and logistic support by the Tropenbos Cameroon Programme and the Government of Cameroon through financial support to the Institute of Agricultural Research for Development (IRAD) are gratefully acknowledged. Field assistance was provided by Jean-Baptiste Mva, Edouard Nsomoto, Serge Aba'a Aba's, Roger Eyene, and Thomas Mba. The technical assistance by Veronique O. Anaba during the project is very much appreciated. Thanks to the reviewer.

References

- Agerer, R. 1995. Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: an attempt towards a natural classification. In: A.K. Varma and B. Hock (eds.). *Mycorrhiza: Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology*. Springer Verlag, Heidelberg, pp. 685–734.
- Alexander, I.J. 1989. Mycorrhizas in tropical forests. In: J. Proctor (ed.). *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 169–188.
- Bâ, A.M., R. Duponnois, M. Diabaté and B. Dreyfus. 2011. Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest. Méthodes d'étude, diversité, écologie, utilisation en foresterie et comestibilité. Collections Actiques IRD, IRD Editions 268pp.
- Boerner, R.E.J., B.G. Demars and P.N. Leicht. 1996. Spatial patterns of mycorrhizal infectiveness of soils along a successional chronosequence. *Mycorrhiza* 6: 79–90.
- Buyck, B., D. Thoen and R. Watling. 1996. Ectomycorrhizal fungi of the Guineo-Congo Region. *Proc. R. Soc. Edinb. Sect. B* 104: 313–333.
- Boa, E. 2006. Champignons comestibles sauvages—Vue d'ensemble sur leurs utilisations et leur importance pour les populations. FAO, Rome.
- Buyck, B. 1994. Ubwoba: les champignons comestibles de l'Ouest du Burundi. *Adm. Gén. Coop. Dév. Publ. Agric. Bruxelles* 34: 123.
- Connell, J.H. and M. Lowman. 1989. Low-diversity tropical rainforests: some possible mechanisms for their existence. *Am. Nat.* 134: 88–119.
- De Kessel, A., J.T.C. Codjia and N.S. Yorou. 2002. Guide des champignons comestibles du Bénin. Cotonou, République du Bénin, Jardin Botanique National de Belgique et Centre International d'Ecodéveloppement Intégré (CECODI). Impr. Coco-Multimedia 275pp.
- De Saint Aubin, G. 1963. La forêt du Gabon—Centre Techn. For. Trop., Nogent-sur-Marne.
- Diédhiou, A.G., M.-A. Selosse, A. Calliana, M. Diabaté, B. Dreyfus, A.M. Bâ, S. de Faria and G. Bêna. 2010. Multi-host ectomycorrhizal fungi are predominant in a Guinean tropical rainforest and shared between canopy and seedlings. *Environ. Microbiol.* 12: 2219–2232.

- Eneke, E.T.B and I.J. Alexander. 2012. Mycorrhiza status of *Gnetum* spp. in Cameroon: evaluating diversity with a view to ameliorating domestication efforts. *Mycorrhiza* 22: 99–108.
- Fassi, B. and M. Moser. 1991. Mycorrhizae in the natural forests of tropical Africa and the Neotropics. In: A. Fontana (ed.), *Funghi, Pianta e Suolo*, Centro di studio Micologia del Consiglio nazionale delle Ricerche, Torino, Italy, pp. 183–202.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Reviews* 52: 107–145.
- Henkel, T.W., J. Terborgh and R.J. Vilgalys. 2002. Ectomycorrhizal fungi and their leguminous hosts in the Pakaraima Mountains of Guyana. *Mycol. Res.* 106: 515–531.
- Janos, D.P. 1996. Mycorrhizas, succession and rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. In: J.C. Frankland, N. Magan and G.M. Cadd (eds.), *Fungi and Environmental Change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 129–161.
- Jonsson, L., A. Dahlberg, M.-C. Nilsson, O. Karén and O. Zackrisson. 1999. Continuity of ectomycorrhizal fungi in self-regenerating boreal *Pinus sylvestris* forests studied by comparing mycobiont diversity on seedlings and mature trees. *New Phytol.* 142: 151–162.
- Letouzey, R. 1968. *Etude phytogéographique du Cameroun*. Paris, Editions P. le Chevalier.
- Letouzey, R. and R. Mouranche. 1952. *Ekop du Cameroun*. Centre Technique Forestier Tropical. Nogent-sur-Marne.
- Malaisse F. 1967. *Se nourrir en forêt claire africaine—Approche écologique et nutritionnelle*. Les Presses Agronomiques de Gembloux, Gembloux, Belgique.
- Moyersoen, B., A.H. Fitter and I.J. Alexander. 1998. Spatial distribution of ectomycorrhizas and arbuscular mycorrhizas in Korup National Park, Cameroon, in relation to edaphic parameters. *New Phytol.* 139: 311–320.
- Ndong, E.H., J. Degreef and A. De Kesel. 2011. *Champignons comestibles des forêts denses d'Afrique centrale. Taxonomie et identification*. Vol. 10. ABC Taxa. ISSN 1784–1291: 262pp.
- Newbery, D.M., I.J. Alexander, D.W. Thomas and J.S. Gartlan. 1988. Ectomycorrhizal rain forest legumes and soil phosphorus in Korup National Park, Cameroon. *New Phytol.* 109: 433–450.
- Newbery, D.M., I.J. Alexander and J.A. Rother. 1997. Phosphorus dynamics in lowland African rainforest: the influence of ectomycorrhizal trees. *Ecol. Monographs* 67: 367–409.
- Onguene, N.A. 2000. Diversity and dynamics of mycorrhizal associations in tropical rain forests with different disturbance regimes in south Cameroon. *Tropenbos Cameroon Ser.* 3: 1–167.
- Onguene, N.A. and T.W. Kuyper. 2012. Habitat and diversity of ectomycorrhizal mushrooms in humid forests of South Cameroon. *Cameroon J. Exp. Biol.* 8: 26–34.
- Onguene, N.A. and T.W. Kuyper. 2001. Mycorrhizal associations in the rain forest of South Cameroon. *For. Ecol. Manag.* 140: 277–287.
- Onguene, N.A. and T.W. Kuyper. 2002. Importance of the ectomycorrhizal network for the seedling survival and ectomycorrhizal formation in rain forests of south Cameroon. *Mycorrhiza* 12: 13–17.
- Onguene, N.A. and T.W. Kuyper. 2005. Growth response of three timber species to soils with different arbuscular mycorrhizal inoculum potentials in South Cameroon. *Indigenous inoculum and effect of addition of grass inoculum*. *For. Ecol. Manag.* 210: 283–290.
- Rammeloo, J. and R. Walley. 1993. The edible fungi of Africa south of Biafra: a literature survey. *Scripta Bot. Belg.* 5: 1–62.
- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest—an ecological study*, 2nd edition. Cambridge, Cambridge University Press.
- Rivière, T., A.G. Diédhiou, M. Diabaté, G. Senthilarasu, K. Natarajan, A. Verbeken, B. Buyck, B. Dreyfus, G. Béna and A.M. Bâ. 2007. Genetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes from African and Indian tropical forests. *Mycorrhiza* 17: 415–428.

- Sanon, K.B., A.M. Bà and J. Dexheimer. 1997. Mycorrhizal status of some fungi beneath indigenous trees in Burkina Faso. *For. Ecol. Manag.* 98: 61–69.
- Singer, R. and I. Araujo. 1986. Litter decomposition and ectomycorrhizal Basidiomycetes in an igapo forest. *Plant Syst. Evol.* 153: 107–117.
- Singer, R., I. Araujo and M.H. Ivory. 1983. The ectotrophically mycorrhizal fungi of the neotropical lowlands, especially Central Amazonia. *Nova Hedw.* 77: 1–352.
- SAS Inc. 2004. SAS—X user's guide, 4th edition. Gorinchem.
- Smith, M.E., T.W. Henkel, M.C. Aime, A.K. Fremier and R. Vilgalys. 2011. Ectomycorrhizal fungal diversity and community structure on three co-occurring leguminous canopy tree species in a Neotropical rainforest. *New Phytol.* 192: 699–712.
- Smits, W. 1994. Dipterocarpaceae: mycorrhizae and regeneration. *Tropenbos Series* 9: 1–243.
- Taylor, D.L. and T.D. Bruns. 1999. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: minimal overlap between the mature forest and resistant propagule communities. *Mol. Ecol.* 8: 1837–1850.
- Tedersoo, L., A. Sadam, M. Zambrano, R. Valencia and M. Bahram. 2009. Low diversity and high host preference of ectomycorrhizal fungi in Western Amazonia, a neotropical biodiversity hotspot. *Int. Soc. Micro. Ecol.* 1–7.
- Van Dijk, H., N.A. Onguene and T.W. Kuyper. 2003. Knowledge and utilization of edible mushrooms by local populations of the rain forest of South Cameroon. *Ambio.* 32: 19–23.
- Walley, R. and J. Rammeloo. 1994. The poisonous and useful fungi of Africa south of the Sahara. *Scripta Bot. Belg.* 10: 1–56.

LISTE DES COMMUNICATIONS

Michaëlla Ebenye H. C., Diédhiou, A.G., Gueye, O., Ndiaye, C., Mivedor, A.S.C., Onguene A.N., Bâ A.M. (2011). Do mature trees and regenerating seedlings of *Gilbertiodendron dewevrei* share common ectomycorrhizal fungi? Poster présenté à l'atelier international sur les mycorhizes à Dakar, Sénégal.

Michaëlla Ebenye H. C., Diédhiou, A.G., Gueye, O., Ndiaye, C., Mivedor, A.S.C., Onguene A.N., Bâ A.M. (2011). Do mature trees and regenerating seedlings of *Gilbertiodendron dewevrei* share common ectomycorrhizal fungi? Poster présenté à l'atelier international de formation en mycologie tropicale à Lomé, Togo.

Michaëlla Ebenye H. C., Niang, N., Ndiaye, C., Maïmouna C., Diédhiou, A.G., Onguene A.N., Selosse M.-A., Bâ A.M. (2012). Cortège ectomycorhizien de *Gilbertiodendron dewevrei* dans une forêt tropicale humide du Dja au sud-est du Cameroun. Poster présenté aux 3^e journées francophones des mycorhizes (JFM) à Nancy, France.

Michaëlla Ebenye H. C., Niang, N., Ndiaye, C., Maïmouna C., Diédhiou, A.G., Onguene A.N., Selosse M.-A., Bâ A.M. (2013). Cortège ectomycorhizien de *Gilbertiodendron dewevrei* dans une forêt tropicale humide du Dja au sud-est du Cameroun. Poster présenté aux doctoriales de l'Ecole doctorale sciences de la vie, de la santé et de l'environnement.

Michaëlla Ebenye H. C., Niang, N., Ndiaye, C., Diédhiou, A.G., Onguene A.N., Ndoeye, I., Selosse M.-A., Bâ A.M. (2014). Ectomycorrhizal fungal community associated with the tropical monodominant tree, *Gilbertiodendron dewevrei* (de wild.) J. Léonard, in a rainforest of southeast Cameroon. Communication orale au 3^{ème} congrès international sur les mycorhizes à Marrakech, Maroc.

Do mature trees and regenerating seedlings of *Gilbertiodendron dewevrei* share common ectomycorrhizal fungi?

Michaëlle Ebonye H.C.M.¹, Doudou A.G.^{2,3}, Gueye O.¹, Ndiaye C.¹, Mbaye A.S.C.¹, Ougouma N.A.¹, B.A.M.¹

(1) Laboratoire Central de Microbiologie (IRD/10RA/UCAD), BP 1306, Dakar, Sénégal, (2) Département de Biologie Végétale, Université Cheikh Anta Diop (UCAD), BP 5005, Dakar, Sénégal, (3) Laboratoire de Microbiologie des Sols, Institut de Recherche Agricole pour le Développement (IRAD), BP 2123, Yaoundé, Cameroun



Tropical monodominant forests are a long-standing point of interest in tropical ecology because they contrast sharply with more typical, highly tree-diverse rain forests (Clark & Coley, 1999). In Cameroon, *Gilbertiodendron dewevrei* (Campanulaceae) is a leguminous ectomycorrhizal (ECM) canopy tree species exhibiting one of the most striking examples of monospecific dominance in the Basin of Congo. *G. dewevrei* regularly forms large (> 100 ha) monodominant stands in which it comprises > 90 percent of the canopy trees. Mature trees (Fig. 1) and regenerating seedlings (Fig. 2) growing together raise the possibility of some fungal sharing. We addressed the question: do mature trees and seedlings share common ECM fungi?



Fig. 1 Mature tree of *Gilbertiodendron dewevrei*



Fig. 2 Regenerating seedling of *Gilbertiodendron dewevrei*



Fig. 12 *Lactaria* sp1



Fig. 8 *Boletus* sp1



Fig. 3 *Lactaria* sp1



Fig. 4 *Lactaria* sp2



Fig. 5 *Russula* sp1



Fig. 6 *Russula* sp2



Fig. 10 *Cantharellus* sp1



Fig. 9 *Lycoperdon* sp1



Fig. 11 *Glomeris* sp1



Fig. 7 *Russula* sp3

Eight fungal taxa corresponding to 9 families (Amanitaceae, Boletophagaceae, Cantharellaceae, Clavariaceae, Russulaceae, Thelephoraceae/Tomentellaceae, Tricholomataceae and Nylotaceae) have been identified by morphotyping and sequencing of the ITS from ectomycorrhizae and sporocarps (Figs. 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13 and 14).

Russulaceae represented the most abundant family (28%) and diverse in terms of species identified (Michaëlle Ebonye, 2010). Only 30% of fungal species forming the sporocarps collected were found on the ectomycorrhizae, and conversely only 21% of ectomycorrhizae fungi analyzed formed sporocarps (Table 1). Furthermore, 67% of seedlings shared common fungi (*Russulaceae* and *Thelephoraceae/Tomentellaceae*) with mature trees. Our results indicate that the diversity of sporocarps does not reflect the diversity of the ectomycorrhizae, and suggest that mature trees and seedlings share common ECM fungi.

Table 1. Identity of ECM fungi: +, presence; -, absence.

Families	Sporocarps (S) / Ectomycorrhizae (E)	Host match by the highest similarity	Identity of sequences	Sporocarps	Ectomycorrhizae of mature trees	Ectomycorrhizae of seedlings
Thelephoraceae/Tomentellaceae	E34	<i>Tomentella subulocarpa</i>	584/653 (89%)	-	-	+
	E71, E78	Uncultured ectomycorrhizal (<i>Tomentella</i>)	547/612 (89%)	-	++	-
	E19, E20	Uncultured ectomycorrhizal (<i>Thelephoraceae</i>)	398/615 (97%)	+	+	+
Cantharellaceae	S06, S08 & S11, E16, E17, E26, E22	<i>Cantharellus cibarius</i>	628/493 (88%)	+++	++++	-
	S07	<i>Cantharellus</i> sp.	627/485 (87%)	+	-	-
Clavariaceae	S02, E08, E05A, E07	Uncultured Clavariaceae sp.1	599/651 (91%)	+	+++	-
	S12	Uncultured Clavariaceae sp. 2	638/611 (91%)	+	-	-
	S14	Uncultured ectomycorrhizal (<i>Clavaria</i>)	387/419 (88%)	+	+	+
Russulaceae	E05D	<i>Lactaria acutostriatula</i>	335/351 (86%)	+	+	-
	E77	<i>Lactaria blattaria</i>	354/397 (89%)	-	+	-
	E51	Uncultured <i>Lactaria</i>	157/186 (86%)	-	+	-
	S19	<i>Russula porrigens</i>	404/456 (88%)	+	-	+
Amanitaceae	S05, E06, E07, E10, E13, E18, E53	Uncultured ectomycorrhizal (<i>Amanitaceae</i>)	387/418 (92%)	+	++++	++
	S01	<i>Amanita cf. subjunquella</i>	421/475 (88%)	-	+	-
	E09, E12, E18, E19	<i>Amanita cf. baptolepis</i>	554/588 (94%)	-	+++	-
	S01	<i>Amanita muscaria var. muscaria</i>	104/117 (88%)	+	-	-
Tricholomataceae	S02	<i>Amanita vaginata</i>	455/542 (83%)	+	-	-
	S09	<i>Pseudobaeocera proliferans</i>	461/508 (90%)	+	-	-
Nylotaceae	E04	<i>Nylota bambusicola</i>	347/392 (88%)	-	+	-
Boletophagaceae	E28	<i>Boletophaga rhodiza</i>	507/511 (99%)	-	-	+



Fig. 13 Ectomycorrhiza E0201



Fig. 14 Ectomycorrhiza E0200

In conclusion, further investigations involving more intense sampling efforts are required for obtaining general information about the ECM fungal community in mature trees and regenerating seedlings and their role in the maintenance of the *G. dewevrei* monodominant forests.

Literature cited:

Michaëlle Ebonye H.C.M. (2010). Analyse de la diversité des champignons ectomycorhiziens des arbres-mères de *Gilbertiodendron dewevrei* et de leurs jeunes plants dans une forêt tropicale humide du Dja au Cameroun. Mémoire de Master 2, UCAD, 40 p.

Toni, S.D. & Coley, P.D. (1999). Tropical monodominance: a preliminary test of the ectomycorrhizal hypothesis. *Biotropica*, 31: 220-228.

Cortège ectomycorhizien de *Gilbertiodendron dewevrei* dans une forêt tropicale humide du Dja au sud-est du Cameroun

Michaëlla Ebeyeu H.C. M^{1,2}, Ngaye NLANG^{2,3}, Ndiaye C. ⁴, Malleson A. CISSOKO^{2,3}, Diédhiou A.G. ^{2,3}, Ougreue N.A. ^{2,3}, Séloué M.A. ^{2,3}, Bâ A.M. ^{2,3}

(1) Laboratoire Commun de Microbiologie IRD/ISSRA/ICAD, BP 1386, Dala, Sénégal, (2) Département de Biologie Végétale, Université Cheikh Anta Diop (UCAD), BP 5005, Dakar, Sénégal, (3) Laboratoire de Microbiologie des Sols, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), BP 2123, Yaoundé, Cameroun, (4) Centre d'Ecologie Evolutive et Fonctionnelle, CNRS, UMR 5175, Equipe Interactions Biologiques, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.



Fig. 1 Reglement monospécifique de *Gilbertiodendron dewevrei*

INTRODUCTION

La monodominance d'une espèce d'arbre au sein des forêts tropicales humides diversifiées est la présence d'une espèce d'arbre généralement ectomycorhizé couvrant la canopée à plus de 60% au sein de forêts habituellement diversifiées (McGuire, 2004). Elle suscite un grand intérêt en écologie tropicale depuis longtemps et reste la résultante de nombreux mécanismes favorables à la ségrégation et à la dominance. *Gilbertiodendron dewevrei* est un exemple d'espèce monodominante au sein des forêts du bassin du Congo, où l'espèce domine 90% de la canopée sur des centaines d'hectares (Figs. 1 et 2).

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à un des mécanismes susceptibles de favoriser la dominance de *G. dewevrei* : la formation d'un réseau ectomycorhizien commun (REC) entre différentes classes d'âges de l'espèce (Selosse et al., 2006).

Notre objectif était de déterminer : (1) quels champignons ectomycorhiziens étaient communs à trois classes d'âges de l'espèce ; (2) si des flux de carbone fongique avaient lieu vers les cohortes en supposant que de tels flux augmentaient le delta ¹³C et le delta ¹⁵N du récepteur (Selosse & Roy, 2009).



Fig. 2 Régénération naturelle de *G. dewevrei*

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans la forêt du Dja au Sud-Est du Cameroun (Figs. 1 et 2), trois blocs de 5000 m² chacun ont été délimités (Figs. 3 et 4), selon le dispositif de la figure 5. Dans chaque bloc existent trois cohortes : arbres matures (Am), des arbres intermédiaires (Ai) et des plantules (P), moins de 1 m de hauteur).

Nous avons morphotypés les ectomycorhizes (ECMs) des Am, Ai et P de chaque bloc. Au total, 1333 ECMs ont été morphotypées sur les Am, 968 sur les Ai et 2063 sur les plantules. De plus, une identification moléculaire par séquençage de l'ITS des champignons des différentes ECMs est en cours de réalisation.

Nous avons récolté des feuilles de chaque cohorte dans chaque bloc (vingt feuilles par cohorte et par bloc, toutes issues d'individus différents) dans des conditions identiques de lumière et de distance au sol. Des carpophores ont également été récoltés dans les trois blocs.



Fig. 3 Localisation du site d'étude au Sud-est du Cameroun

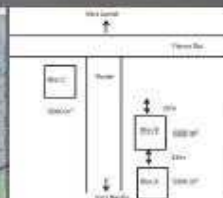


Fig. 4 Trois blocs d'échantillonnage en forêt

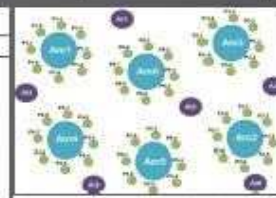


Fig. 5 Dispositif et nombre de cohortes échantillonnées dans chaque bloc : six arbres matures (Am), six arbres intermédiaires (Ai) et 40 plantules (P)

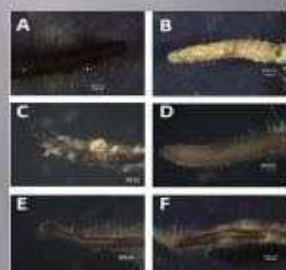


Fig. 6 Quelques morphotypes ectomycorhiziens sous *G. dewevrei*. A: Brun foncé pointu; B: Druseux blanc; C: Brun foncé lisse décoloré; D: Jaune pâle; E: Brun clair pointu; F: Brun pointu décoloré



Fig. 7 Morphotypes partagés ou non par les trois classes d'âges



Fig. 8 Quelques carpophores récoltés sous *G. dewevrei*. A: *Cantharellus* sp., B: *Lactaria* sp., C: *Koeleria* sp.

RÉSULTAT 1.2

FLUX DE CARBONE

Dans l'ensemble, le delta ¹³C des plantes était inférieur à celui des champignons ectomycorhiziens du site (Fig. 10), comme attendu (Diédhiou et al., 2010). Le delta ¹³C des P et des Ai était inférieur ou égal à celui des Am dans chaque bloc. Cela suggère qu'il n'y a pas eu de flux de carbone fongique détectable au niveau des P. Un embargo en moyenne plus important des P (moins si les feuilles échantillonnées étaient, elles, à récemment identiques) peut expliquer cela. Les tendances étaient les mêmes pour le delta ¹⁵N (non montré), et indiquent que *G. dewevrei* est une légumineuse qui ne fixe pas l'azote.

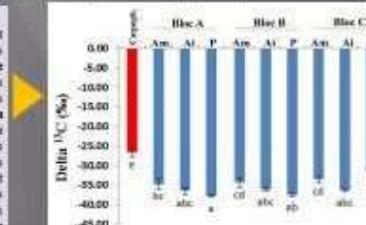


Fig. 10 Barres en ¹³C des trois cohortes et de carpophores ectomycorhiziens

RÉSULTAT 1

PARTAGE DES ECTOMYCORHIZIENS

Il y avait un partage de MT ectomycorhiziens entre les trois cohortes (Am, Ai et P), la P étant la catégorie la plus diversifiée, suivi des Am. Les Ai n'avaient pas de MT qui leur étaient propres et ont partagé leur MT surtout avec les plantules (Fig. 7). Cela suggère que les Ai étaient strictement intermédiaires en terme de cortège ectomycorhizien, et donc une évolution continue du cortège au cours du développement mycorhizien.

Sur 42% des ectomycorhizes qui ont été séquencés jusqu'à présent, les familles de champignons les plus fréquentes sont les Russulaceae, les Thelephoraceae/Tomentellaceae, les Sebaciaceae et les Mortierellaceae. Toutes ces familles sont d'ailleurs présentes au niveau des trois classes d'âges de *G. dewevrei* (Fig. 8).

Dans l'ensemble, les Am avaient semblé plus spécifiques que les P (comme montré sur d'autres espèces ectomycorhiziennes de forêt tropicale humide; Diédhiou et al., 2010).

Familles de champignons	P(%)	Ai(%)	Am(%)
Amariaceae	2	0	0
Bolbitaceae	1	8	0
Clavariaceae	2	8	0
Mortierellaceae	8	17	23
Russulaceae	42	9	24
Sebaciaceae	10	8	23
Thelephoraceae/Tomentellaceae	23	42	10
Autres familles	12	8	20

Fig. 8 Présence des principales familles après typage moléculaire, au niveau des trois classes d'âges (résultat sur 40% d'espèces types dans chaque cohorte)

CONCLUSION

En conclusion, les cohortes jeunes, intermédiaires et matures de *G. dewevrei* avaient partagé des ECMs, suggérant l'existence d'un réseau ectomycorhizien potentiel qui les relie. Ceci reste à vérifier par typage moléculaire, actuellement en cours. Le cortège est dominé par quatre familles d'après les premières données : Russulaceae, Thelephoraceae/Tomentellaceae, Sebaciaceae et Mortierellaceae. Les flux de carbone fongique n'ont pas été détectés chez les différentes cohortes, ce qui n'exclut toutefois pas d'autres types d'interactions entre cohortes.

Si l'on souhaite télécharger les données :
E. L. Diédhiou, 2010. Séquençage des champignons ectomycorhiziens de la forêt tropicale humide du Dja au Sud-Est du Cameroun. Thèse de Doctorat, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, Sénégal.
M. A. Séloué, 2010. Séquençage des champignons ectomycorhiziens de la forêt tropicale humide du Dja au Sud-Est du Cameroun. Thèse de Doctorat, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, Sénégal.
M. A. Séloué, 2010. Séquençage des champignons ectomycorhiziens de la forêt tropicale humide du Dja au Sud-Est du Cameroun. Thèse de Doctorat, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, Sénégal.
M. A. Séloué, 2010. Séquençage des champignons ectomycorhiziens de la forêt tropicale humide du Dja au Sud-Est du Cameroun. Thèse de Doctorat, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, Sénégal.
M. A. Séloué, 2010. Séquençage des champignons ectomycorhiziens de la forêt tropicale humide du Dja au Sud-Est du Cameroun. Thèse de Doctorat, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, Sénégal.