

SUR DEUX FORMES DE MYCORHIZES CHEZ LE PIN DE MONTAGNE

PAR

P.-E. MULLER

Dans les landes à bruyère de Jutland, terrains sablonneux, à sol maigre et couvert d'une couche d'humus acide, on a observé que l'Épicéa ne prospère pas, dans les superficies artificiellement reboisées, à moins d'être mélangé avec le Pin de montagne (*Pinus montana* Mill.). Les recherches entreprises à ce sujet ont attiré l'attention sur les rapports de ces deux essences au sol dans lequel elles sont cultivées; c'est pourquoi on a fait de leurs mycorhizes l'objet d'une étude spéciale. Au cours des observations qui s'y rattachaient, j'ai remarqué, chez les mycorhizes du Pin de montagne, quelques particularités qui avaient été jusqu'ici insuffisamment connues ou peu exactement expliquées, et sur lesquelles je voudrais appeler l'attention.

Si aucune étude n'a encore été publiée, que je sache, sur les mycorhizes du Pin de montagne, celles de son proche parent, le Pin sylvestre, sont bien connues ayant souvent été décrites et figurées¹).

De ces descriptions et figures il ressort que les mycorhizes du Pin sont ectotrophes (FRANK), les radicelles déformées étant revêtues d'un feutrage épais de filaments mycéliens d'où

¹ VOIR, par exemple, MAX REESS et CARL FISCH, *Unters. üb. Bau u. Lebensgesch. d. Hirschtrüffel*, Cassel, 1887 (Bibl. Bot. H. 7), pl. I, fig. 3, 4; et B. FRANK, *Ueber die physiol. Bedeut. der Mycorhiza.* (Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. t. VI, 1888) pl. XIII.

rayonnent des hyphes nombreuses, enveloppant de leurs lacis les particules de la terre.

Il résulte en outre des observations publiées sur ces organes, qu'ils se présentent sous deux formes différentes. Dans



Fig. 1 Racine de *P. montana*.
En haut, des mycorhizes dichotomes; en bas, des mycorhizes racémeuses. $\frac{6}{7}$ gr. nat.

l'une de ces formes, les radicelles transformées en mycorhizes imitent la structure normale et bien connue de la racine à ramification latérale; cette forme est très commune chez les Conifères, les Cupulifères et certains autres arbres. L'autre forme de mycorhize présente de petits tubercules dichotomisés; elle n'a été rencontrée que chez quelques espèces de *Pinus*. On retrouve en effet, chez ces Pins, dans les radicelles couvertes de mycélium extérieur, tout à fait le mode de ramification qu'indique M. VAN TIEGHEM, dans son

Traité de Botanique (p. 203), pour les radicelles nues des Légumineuses et des Cycadées: „la racine produit d'abord des radicelles de divers ordres suivant le mode latéral. Puis certaines radicelles se dichotomisent dès la base un certain nombre de fois en des points rapprochés; en même temps leurs branches successives demeurent plus ou moins unies et cette concrescence produit de petits tubercules entiers, palmés ou coralloïdes. La ramification latérale et la ramification terminale coexistent donc ici dans un seul et même système de racines“. Les deux formes de mycorhize se trouvent tantôt entremêlées sur une même racine (fig. 1); tantôt des racines entières sont couvertes de l'une de ces formes à l'exclusion de l'autre. Dans ce qui suit nous appellerons les deux formes en question: mycorhizes racémeuses et mycorhizes dichotomes.

Il doit être regardé comme généralement admis que, chez les Phanérogames, la croissance dichotome des radicelles est toujours due à quelque influence parasitaire¹). Mais si, dans le cas qui nous occupe, nous supposons que ce mode de croissance soit dû à l'influence du Champignon épiphyte qui produit la mycorhize ectotrophe, nous devons nécessairement nous demander comment il se fait que, dans cer-

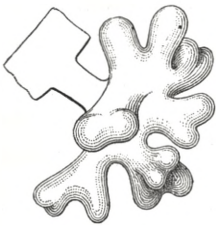


Fig. 2. Mycorhize dichotome de *P. montana*. 10/1 gr. nat.

taines radicelles, la présence de cette mycorhize n'a aucune influence morphologique, tandis que, dans d'autres, elle modifie assez profondément la ramification des radicelles pour la rendre dichotome (fig. 2).

Aussi un examen approfondi nous apprendra-t-il que cette différence de développement s'explique par une double influence parasitaire.

Le développement de la mycorhize racémeuse ressemble à celui de la plupart des mycorhizes. Il doit son caractère racémeux à ce fait que c'est une radicelle à ramification racémeuse qui a été envahie par le feutrage mycélien, ou bien, à la croissance d'une telle racine racémeuse au dedans de la gaine formée par le mycélium (FRANK). — La mycorhize dichotome naît sur la jeune racine terminale (fig. 3); elle présente d'abord



Fig. 3. Jeune racine terminale de *P. montana* avec des nodosités naissantes qui sont dépourvues de gaine mycélienne. 1/1 gr. nat.

¹ JAWOZEWSKI, Das Spitzenwachstum der Phanerogamenwurzel (Bot. Zeitschr. Jahrg. 32, 1874, p. 116). Cf. Ph. van TIEGHEM, Traité de botanique, 1891, p. 203.



Fig. 4. Trois allongements de la racine terminale dont l'intermédiaire porte seul de smycorhizes dichotomes. $\frac{3}{4}$ gr. nat.

la forme d'un petit tubercule, qui ne tardera pas à se dichotomiser, et qui sera ensuite envahi par le Champignon épiphyte. A son origine, ce tubercule est donc exempt de gaine mycélienne, et son mode de croissance dichotome doit provenir d'une influence parasitaire autre que celle qui fait naître la mycorhize racémeuse. Insistons sur ce fait: ordinairement le mycélium épiphyte n'envahit le tubercule à ramification dichotome qu'après que son caractère dichotome s'est manifesté. Il en suit que la mycorhize ectotrophe doit être de formation secondaire; elle est le résultat de deux différentes influences parasitaires.

L'allongement de la racine étant périodique¹⁾ une partie quelconque de racine, qu'on aura choisie assez grande, représentera plusieurs régions bien distinctes d'allongements successifs. La mycorhize dichotome naît dans la région la plus jeune de la racine terminale, lorsque celle-ci a atteint à peu près sa longueur normale; elle se développe et persiste jusqu'à ce qu'un nouvel allongement de racine a eu lieu; puis elle dépérit et se détache ordinairement de la racine. Dans une partie de racine composée des trois derniers allongements, on voit souvent la région la plus jeune et la plus âgée dépourvues de mycorhizes dichotomes, tandis que la zone intermédiaire en porte; quelquefois, elle en est entièrement couverte (fig. 4).

¹ Cf. O.-G. PETERSEN, Études sur les phénomènes vitaux des racines des arbres (Bull. d. l'Acad. Royale des Sciences et des Lettres de Danemark, 1898, p. 58).

D'ailleurs, il arrive souvent qu'une mycorhize tuberculiforme n'est pas jetée de la racine, qu'elle persiste au contraire et continue pendant plusieurs périodes de végétation sa croissance par dichotomie renouvelée. De telles mycorhizes isolées peuvent devenir de gros tubercules buissonneux (fig. 5), mesurant plusieurs centimètres en diamètre et rappelant l'aspect des *balais de sorcière*, comme c'est aussi le cas pour les grands tubercules radicaux des Aunes et des Éléagnées. Les tubercules de ces arbres possèdent également, on le sait, la ramification dichotome mais ne sont jamais, que nous sachions, revêtus d'une gaine mycélienne épiphyte.

En dehors des *Pinus montana* et *P. sylvestris* on a constaté la présence de mycorhizes dichotomes, analogues à celles de ces deux essences, chez les *Pinus strobus*¹⁾ et *P. cembra*²⁾; il semble donc que ce soit là une formation répandue dans le genre *Pinus*, tandis qu'on ne l'a pas rencontrée chez les autres Abiétinées.

Comme, d'autre part, MM. G. SARAUF et A. MÖLLER ont trouvé des hyphes intracellulaires dans l'écorce radicale de



Fig. 5. Racine de *P. montana* portant un *balais de sorcière* à croissance dichotome. $\frac{1}{2}$ gr. nat.

¹ BRUCHMANN, Die Dichotomie der Wurzel von *Pinus sylvestris* (Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. t. 8, 1874, p. 572, et pl.).

² C. v. TUBEUF, Beitr. zur Kenntn. d. Baumkrankheiten, Berlin, 1888, p. 52, pl. IV.

*Pinus strobus*¹⁾ et de *Pinus sylvestris*²⁾, et que, abstraction faite de ces deux cas, on n'a pas trouvé de mycorhizes endotrophes chez les Abiétinées, nous verrons peut-être démontrer quelque jour l'existence d'une relation de cause à effet entre les Champignons intracellulaires et les mycorhizes dichotomes.

Des faits que je viens de signaler, il résulte que la classification des mycorhizes des Conifères, établie par M. TUBEUF³⁾, devra être modifiée; on pourrait peut-être la formuler ainsi: Les Abiétinées sont pourvues de mycorhizes ectotrophes; et chez un seul genre appartenant à cette section des Conifères, à savoir *Pinus*, on trouve, en outre, des hyphes intracellulaires radicales et des tubercules radicaux dichotomes. Ces derniers, qui sont d'origine parasitaire endophyte, se couvrent, au cours de leur développement, d'une gaine de mycélium épiphyte. Chez les autres Conifères on n'a trouvé que des mycorhizes endotrophes qui se présentent, chez certaines essences (*Podocarpus*, *Araucaria*, etc.), sous la forme de tubercules non ramifiés.

Les ressemblances qui existent entre les tubercules dichotomes du Pin, et d'un côté, les tubercules dichotomes des Aunes et des Éléagnées, de l'autre côté, les tubercules simples de *Podocarpus*, suggèrent l'idée que les tubercules du Pin pourraient bien rendre à l'arbre qui les porte le même service que rendent à leurs arbres les deux autres groupes de formations tuberculeuses. On sait qu'il a été démontré par les recherches de MM. NOBBE et HILTNER⁴⁾ que ces dernières jouent un rôle important par l'assimilation de l'azote libre de l'atmosphère.

¹ G. SARAUW, Rodsymbiose og Mycorrhizer, særlig hos Skovtræerne (Bot. Tidsskr., t. 18, 1892—93, p. 186).

² A. MÖLLER, Ueb. d. Wurzelbildung der ein- u. zweijährigen Kiefer im märkischen Sandboden (Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. Jahrg. XXXIV, April 1902).

³ C. v. TUBEUF, Die Haarbildungen der Coniferen (Forstl. naturwiss. Zeitschr. Jahrg. V, 1896).

⁴ Landwirtsch. Versuchs-Stat. t. XLI p. 138, XLVI p. 153, LI p. 241.

La question des fonctions des mycorhizes se présente d'autant plus à propos que les résultats de mes recherches font supposer que les tubercules dichotomes ont en effet cette puissance assimilatrice.

Les racines du Pin de montagne sont presque tout à fait dépourvues de poils radicaux; je n'en ai trouvé que très rarement et toujours dans la partie la plus jeune de la racine terminale qui n'était pas encore envahie par le mycélium. Les quelques poils qu'on y rencontre sont gros et très courts et ne doivent jouer qu'un faible rôle dans l'absorption de l'eau. Dans cette fonction ils auront été remplacés en grande partie par les hyphes libres du mycélium des mycorhizes.

Quant aux conditions d'existence que demandent les mycorhizes pour se développer, M. FRANK a énoncé le premier l'hypothèse, généralement admise depuis, selon laquelle on en trouverait exclusivement sur les racines habitant un sol humeux. D'après cet auteur, l'apparition des mycorhizes serait étroitement liée à la présence de matières humeuses dans le sol environnant. Cependant, M. A. MÖLLER vient de démontrer qu'il n'en est pas ainsi. En examinant les racines de jeunes plants du Pin sylvestre, âgés de 1—2 ans et cultivés en vases remplies de différentes sortes de terre, il a trouvé que les racines des vases contenant du sable presque pur étaient couvertes de mycorhizes, tandis que celles des vases à substance humeuse n'en portaient pas.

En ce qui touche à la dernière partie du résultat obtenu par M. MÖLLER, je ne saurais y adhérer; le Pin de montagne présente des mycorhizes dichotomes partout où il prospère, même dans les terrains à humus acide des landes. La première remarque est, au contraire, d'une portée générale, car les racines du Pin de montagne sont densément recouvertes de mycorhizes dichotomes dans un sol absolument exempt d'humus, comme on en trouve quelquefois dans les terrains sablonneux des landes et dans les dunes littorales du Jutland. Dans ces der-

niers endroits notre Pin porte des feuilles de couleur fraîche et verte et présente un aspect généralement vigoureux tout en croissant lentement. Comme nous devons supposer que, dans les terrains en question, le sol renferme des sels minéraux nutritifs en quantités suffisantes aux arbres qui nous intéressent, mais seulement des quantités minimales d'azote assimilable, il devient probable que ces arbres se procurent une partie plus ou moins grande de l'azote nécessaire au moyen de leurs mycorhizes dichotomes. Aussi trouve-t-on souvent des masses énormes de ces mycorhizes sur les racines entourées d'un sol de sable pur.

Ajoutons quelques mots sur l'influence exercée par les Pins sur les Épicéas qui sont cultivées dans les landes à sol humeux et acide. Dans ces terrains, le sol est pauvre en combinaisons azotées assimilables; aussi les Épicéas présentent-ils les symptômes caractéristiques de la „faim“ d'azote: croissance ralentie, cime dépérissante, aiguilles courtes et jaunies. Que si, à côté d'un tel Épicéa, on plante un Pin de montagne, la croissance de l'Épicéa s'en trouvera accélérée et l'arbre aura complètement reverdi au bout de quelques années. L'influence exercée par le Pin de montagne sur l'Épicéa est identique à celle de Lupins pérennants semés parmi des Épicéas malades, telle que l'ont fait connaître des observations faites ailleurs, dans des terrains à sol sablonneux maigre.

Ces observations font soupçonner que les mycorhizes dichotomes du Pin de montagne pourraient bien jouer un rôle biologique analogue à celui des nodosités radicales dont on a constaté la présence chez les Légumineuses, les Aunés et les Éléagnées. La solution de ce problème sortirait des cadres de cette étude; nous la laisserons à des recherches ultérieures.