Les Micorhyzes et leur rôle dans la nutrition des essences forestières [suite]

Autor(en): **Jaccard, Paul**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Journal forestier suisse : organe de la Société Forestière Suisse**

Band (Jahr): **55 (1904)**

Heft 3

PDF erstellt am: **28.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-785548

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

JOURNAL FORESTIER SUISSE

ORGANE DE LA SOCIÉTÉ DES FORESTIERS SUISSES

55me ANNÉE MARS 1904 № 3

Les Micorhyzes et leur rôle dans la nutrition des essences forestières.

Par *Paul Jaccard,* professeur au Polytechnicum.

(Suite.)

Le rôle de certaines mycorhyzes comme organes fixateurs de l'azote atmosphérique a été tout récemment mis en lumière par P. C. Müller d'une manière fort intéressante et par une toute autre voie, dans un mémoire intitulé: „*Über das Verhältnis der Bergkiefer zur Fichte in den jütländischen Heidenkulturen.*“ Le fait signalé et étudié par Müller est le suivant: Tandis que dans les territoires sablonneux de la côte orientale du Jütland, récemment envahis par les bruyères, l'épicéa prospère en massifs non mélangés, on constate dans les vieilles bruyères de la côte occidentale, le dépérissement et la disparition progressive de cette essence partout où elle forme des massifs purs.

La culture ne fait que retarder, sans l'arrêter, ce dépérissement qui se manifeste sur ces sols, même lorsqu'ils sont soigneusement ameublis et additionnés de potasse, de calcaire et d'acide phosphorique. La présence du *pin de montagne* (Pinus montana), par contre, croissant en mélange avec l'épicea, suffit pour que cette dernière essence prospère magnifiquement sans aucune fumure.

Ce qui montre bien que le dépérissement constaté est attribuable à la nature du sol des vieilles bruyères et non au climat ou à toute autre influence extérieure, c'est qu'il ne se manifeste pas du tout sur des îlots sablonneux situés au milieu du sol impropre, îlots correspondant à l'emplacement d'anciens bouquets de chênes, où la transformation du sol par les bruyères envahissantes n'est pas encore opérée. Dans les bruyères sablonneuses de la zone orientale où prospère l'épicéa, ses racines présentent un dé-

veloppement de mycorhyzes extrêmement riche et leurs hyphes ectotrophes se soudent intimement aux particules du sol.

Les racines des épicéas malades sont au contraire très peu „*mycorhyzées*“. La plante elle-même présente tous les caractères du dépérissement *par insuffisance d'azote*, ce que les Allemands appellent très justement: *Stickstoffhunger*.

Ce phénomène n'a rien de particulièrement surprenant, étant donné l'absence de nitrates dans les terres naturelles des bruyères et des forêts. La principale source d'azote pour ces sols résulte de la décomposition des débris organiques végétaux sous l'influence des bactéries et des champignons saprophytes. Mais comment se fait-il que la quantité d'azote assimilable ainsi produite suffise au pin de montagne et pas à l'épicéa? Pourquoi l'épicéa prospère-t-il sur les jeunes bruyères également pauvres en nitrates et pas sur les vieilles? Comment le pin de montagne arrive-t-il à combattre l'insuffisance d'azote dont souffrent les épicéas qui croissent dans son voisinage? Ce sont là, on en conviendra, des questions d'un haut intérêt à la fois théorique et pratique.

Remarquons tout d'abord, avec P. C. Müller, que la décomposition des restes organiques végétaux dans les terres relativement meubles des jeunes bruyères ne s'effectue pas dans les mêmes conditions que dans les terres compactes des vieilles bruyères, où tous les éléments du sol, tant organiques que minéraux, sont imprégnés d'un tissu serré de myceliums et transformés par eux en une masse peu perméable à l'air. Tandis que dans le premier cas l'action des organimes aérobie est dominante et le phénomène relativement rapide, dans le second cas les myceliums des champignons du sol paraissent jouer un rôle prépondérant auquel s'ajoute probablement celui dû à l'activité de quelques bactéries anaérobies.

Comme toutes les espèces végétales caractéristiques des bruyères sont *mycotrophes*, on peut admettre a priori dans le cas qui nous occupe, que les mycorhyzes ne sont pas étrangères à l'inégale croissance de l'épicéa et du pin dans les terres de bruyère. C'est ce que l'observation est venue confirmer. P. C. Müller a constaté en effet sur les racines du Pinus montana deux formes de mycorhyzes déjà signalées depuis assez longtemps sur la plupart des autres espèces de pins, mais dont le rôle biologique n'avait jusqu'ici pas encore été élucidé.

Les mycorhyzes de la première forme possèdent un axe principal duquel sortent des axes latéraux courts; elles conservent donc le mode de croissance des racines normales, dont elles ne se distinguent que par leurs ramifications plus courtes et plus épaisses: en un mot, la symbiose ne leur a fait subir aucune modification morphologique profonde; ce sont les mycorhyzes *racémeuses* (c'est-à-dire en forme de grappe simple).

Les secondes naissent sous forme de petites excroissances et développent, par dichotomie répétées, de petites nodosités verruqueuses couvrant souvent les jeunes racines sur plusieurs centimètres de longueur. Ces nodosités tombent, en général, lorsqu'elles atteignent 3—5 mm de diamètre; cependant, quelquefois, leur croissance continue, elles demeurent alors sur les portions plus âgées des radicelles où elles ont la forme de petits balais de sorcière en miniature, mesurant quelques centimètres de diamètre.

Chose curieuse, ce mode de croissance par dichotomie qui est aussi celui des nodosités des Alnus, des Eleagnus, des Myrica, des Hippophæ, se montre chez les Phanérogames, toujours lié à une influence parasitaire et n'apparaît jamais chez les organes normaux.

On est donc en droit de se demander si les deux formes des mycorhyzes des pins ont la même origine. En réalité, les deux sont couvertes d'une gaîne mycélienne analogue de laquelle partent en rayonnant des bouquets d'hyphes semblables; toutefois, ainsi que Müller l'a constaté sur de jeunes excroissances, les mycorhyzes dichotomes sont *au début dépourvues d'hyphes extérieures superficielles;* leur revêtement mycélien est donc un phénomène secondaire, tandis que leur première origine est due à une action parasitaire d'un autre ordre.

Tandis que les nodosités à croissance dichotome s'observent sur plusieurs espèces de pins, et que des nodosités analogues à celles des Podocarpus ont été signalées par Janse sur divers autres genres de conifères, spécialement chez Araucaria, Damara, Juniperus, Cupressus, etc., on n'a jusqu'ici aperçu aucune forme de nodosité, dichotome ou non, chez l'épicéa à côté de ses mycorhyzes ectotrophes.

La teneur du sol en humus exerce sur la production de l'une et l'autre forme de mycorhyzes chez le pin de montagne, moins

d'influence qu'on ne le croyait généralement, puisque dans le Jütland cette essence apparaît sur tous les territoires de bruyères, là même, où le sol est le plus pauvre en humus.[1] On constate cependant que partout où le sol est de sable pur *sans aucun mélange d'humus*, les mycorhyzes dichotomes sont presque seules représentées, tandis que dans les sols humifères, les deux formes apparaissent constamment, et sont toutes deux couvertes d'hypes superficielles rayonnant à l'extérieur et se soudant aux particules du sol.

Comme le substratum sablonneux sans humus manque complètement de combinaisons azotées, tant organiques qu'inorganiques, et que néanmoins le pin de montagne s'y développe tout à fait normalement sans aucune culture, on en doit conclure que *par ses mycorhyzes dichotomes il tire de l'air atmosphérique l'azote nécessaire à sa croissance.*

L'heureuse influence du pin sur l'épicéa étudiée par Müller, nous montre en outre que non seulement par ce moyen le pin subvient à son besoin d'azote, mais encore *enrichit de cet élément* le sol qu'il occupe.

Les pins peuvent donc, au même titre que les légumineuses, rentrer dans la catégorie des „plantes améliorantes", ainsi que le confirment les résultats obtenus par Koch (**25**) dans ses essais de fumure au moyen de papilionacées vivantes. Cet auteur constata à Ellwangen en Wurtemberg que des lupins plantés au milieu d'épiceas croissant en sol sablonneux, avaient sur ceux-ci une influence favorable analogue à celle du pin de montagne.

On connaît d'ailleurs d'autres exemples d'un semblable *commensalisme.* La surprenante facilité avec laquelle le hêtre et le

[1] Ceci confirme les résultats indiqués par A. Möller (**30**) au sujet de jeunes pins de 1 à 2 ans qui ne développèrent pas de mycorhyzes dans un sol tourbeux, tandis que ces organes apparurent dans du sable sans humus, montrant ainsi que leur production n'est pas nécessairement liée à la présence de l'humus.

Il semble qu'il y ait contradiction entre cette observation de Möller et celle de v. Tubeuf (**49**) qui signale la présence de nombreuses mycorhyzes sur les racines d'un pin de 50 ans et sur celles des épicéas dans l'humus d'une tourbière supra-aquatique (Hochmoore).

Cette contradiction n'est qu'apparente et résulte très probablement de ce que les deux sols considérés ne sont pas comparables et possèdent au point de vue nutritif des propriétés différentes.

chêne qui sont des espèces exigeantes pénètrent dans les massifs de pins et y prospèrent, même sur des sols sablonneux tout à fait maigres, ne saurait s'expliquer simplement par une influence extérieure. A côté de la protection qu'ils exercent par leur couronne sur les plantules et les jeunes individus feuillés croissant sous leur couvert, les pins favorisent très probablement la nutrition de leurs commensaux (chêne et hêtre), en introduisant dans les sols en question la nourriture azotée qui leur fait défaut.

C'est certainement à la propriété qu'ils possèdent d'utiliser l'azote atmosphérique au moyen de leurs mycorhyzes dichotomes que les pins doivent d'être les pionniers du boisement dans les sols sablonneux pauvres en humus, de même que les Robiniers (R. pseudo acacia) sont ceux du boisement des berges et des grèves sablonneuses dans plusieurs contrées de l'Europe centrale et méridionale. L'heureuse influence exercée par cette essence sur les plantations de sapin blanc n'est plus attribuée à l'effet protecteur de sa couronne depuis que l'on connaît sa propriété d'enrichir le sol en azote grâce à ses nodosités.

Un rôle analogue à celui du Pin et du Robinier est attribué à l'aulne blanc par Fankhauser (**6**), qui considère cette espèce comme le pionnier du boisement des cônes d'érosion formés de sable pur sans trace d'humus.

Dans certaines conditions, le Bouleau joue un rôle semblable, et son influence favorable sur l'épicéa est relevée par Helms (**17**). (Cité par P. C. Müller) (**30**[bis]). A diverses reprises déjà des nodosités ont été signalées sur ses racines. Celles dont parle Sorauer dans son „Traité des maladies des plantes“ diffèrent, il est vrai, sensiblement, comme celles des Myrica d'ailleurs, de celles de l'aulne, et ne paraissent pas s'accroître par dichotomie.

De nouvelles recherches montreront sans doute que la grande diversité morphologique observée chez les mycorhyzes ectotrophes, se manifeste aussi chez les nodosités dues aux organismes fixateurs d'azote.[1]

Il est superflu d'insister sur l'intérêt, tant théorique que pratique, des observations que nous venons de relever.

[1] Tout récemment, von Tubeuf (**48**) a signalé sur les racines de diverses airelles et bruyères (Vaccinium, Calluna, oxycoccos, Andromeda) croissant dans une tourbière, des *nodosités*, dont il ignore le rôle et qui ne paraissent dues ni à un champignon, ni à une bactérie.

Il est certain qu'à côté de la symbiose mycorhyzienne et bactérienne, les phénomènes de *commensalisme* jouent, dans la formation des associations végétales, un rôle important que nous ne faisons encore qu'entrevoir.

N'est-il pas curieux de retrouver dans le monde végétal les mêmes degrés de dépendance et de subordination qui s'établissent dans toutes les sociétés humaines, depuis le parasitisme le plus pernicieux jusqu'à la symbiose la plus féconde en passant par toutes les formes du commensalisme, et du bon voisinage.

On peut admettre que la grande variété morphologique observée dans la symbiose mycorhyzienne, correspond à des relations biologiques également très variées.

Tubeuf (47), dans son essai de classification des mycorhyzes, distingue les sept types suivants:

1° Plantes chez lesquelles les mycorhyzes endotrophes apparaissent occasionnellement, et qui semblent sans utilité pour elles.

2° Plantes pourvues d'abondantes mycorhyzes endotrophes, mais possédant cependant un système radiculaire, ainsi que des organes d'assimilation et de transpiration normalement développés (Podocarpus, Cryptomeria).

3° Plantes pourvues d'abondantes mycorhyzes endotrophes, mais possédant un système radiculaire, ainsi que des organes d'assimilation et de transpiration réduits (Neottia, Corallorhyza, etc.)

4° Plantes chez lesquelles les mycorhyzes ectotrophes apparaissent occasionnellement et sont sans utilité pour elles (saules).

5° Plantes pourvues d'abondantes mycorhyzes ectotrophes, mais possédant en outre un système radiculaire normal, pourvu parfois de poils absorbants ou d'un épiderme absorbant, ainsi que d'un système d'assimilation et de transpiration également normal (pin, chêne, etc.)

6° Plantes pourvues de mycorhyzes ectotrophes chez lesquelles les racines, ainsi que les organes d'assimilation et de transpiration sont réduits et qui puisent toute leur nourriture par l'intermédiaire du champignon (Monotropa).

7° Plantes pourvues simultanément de mycorhyzes endotrophes et ectotrophes. Dans celles-ci, en dehors des pins dont il a été longuement question, rentrent plusieurs conifères.

Chez les pins, sapins, épiceas et d'autres encore, les hyphes ectotrophes du manteau extérieur (Pilzmantel) pénètrent *entre* les cellules corticales et s'y ramifient en formant des pelotons *intercellulaires*. Chez Pinus Cembra, on observe en outre des pelotons d'hyphes *intracellulaires*. Tubeuf figure une coupe transversale d'une racine d'arolle, que nous reproduisons ci-dessous (fig. 9), sur laquelle on observe simultanément des hyphes *extérieures* et des hyphes corticales *inter-* et *intracellulaires*.

Aux sept types précédents, nous pouvons en ajouter un huitième, qui, bien qu'il s'écarte du type normal des mycorhyzes, mérite au point de vue pratique de la sylviculture d'y être rattaché, c'est le type des Légumineuses (Robiniers, Sophora, etc.), et celui des aulnes et des éléagnées, dont les nodosités sont dues non point à des champignons Ascomycètes ou Basidiomycètes, mais à des Schizomycètes encore mal connus et dont les principales formes sont réunies sous les noms de Rhizobium, leguminosarum et Frankia alni, qui comprennent de nombreuses races biologiques.

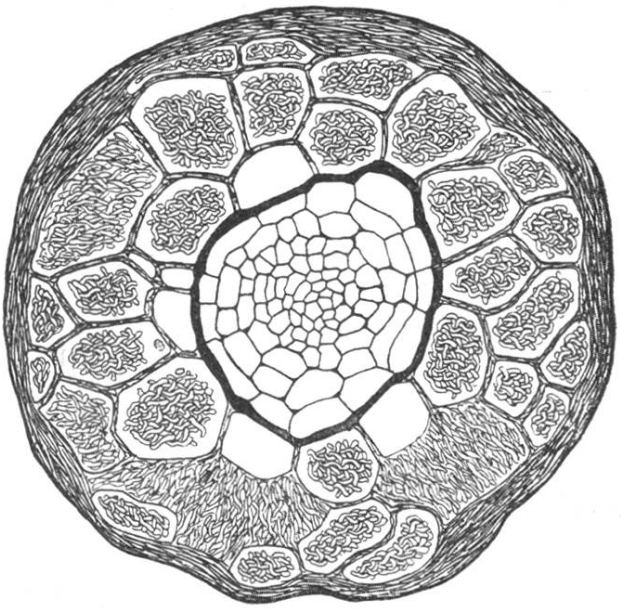

Fig. 9.

Coupe transversale d'une racine d'Arolle (Pinus Cembra) pourvue de micorhyzes ectotrophes en même temps que d'hyphes inter- et intracellulaire (m. endotrophes) (d'après Tubeuf).

* * *

Des recherches analogues à celles de W. Magnus et de Janse, ont été entreprises par Shibata (**42**) sur diverses espèces, spécialement sur *Podocarpus* et *Psilotum*. Les fines radicelles des Podocarpus sont abondamment pourvues de nodosités sphériques de 0,5 à 1 mm de diamètre, dont la partie corticale est exclusivement occupée par les hyphes du champignon, tandis que les couches cellulaires superficielles n'en contiennent que peu ou point.

Chez Psilotum, le champignon occupe les cellules corticales du rhizome.

Dans ces deux plantes, le champignon possède avec l'extérieur peu de relations, de sorte que l'absorption des substances nutritives se fait exclusivement par la plante elle-même.

Dans les nodosités des Podocarpus, il n'y a pas de distinction entre cellules-hôtes et cellules-digestives. Le mycelium des mycorhyzes est digéré et résorbé d'une façon assez brusque à l'intérieur des cellules qui le renferment. Cette digestion durant laquelle le noyau cellulaire subit une modification profonde (accroissement et division de sa masse) est très énergique ; non seulement

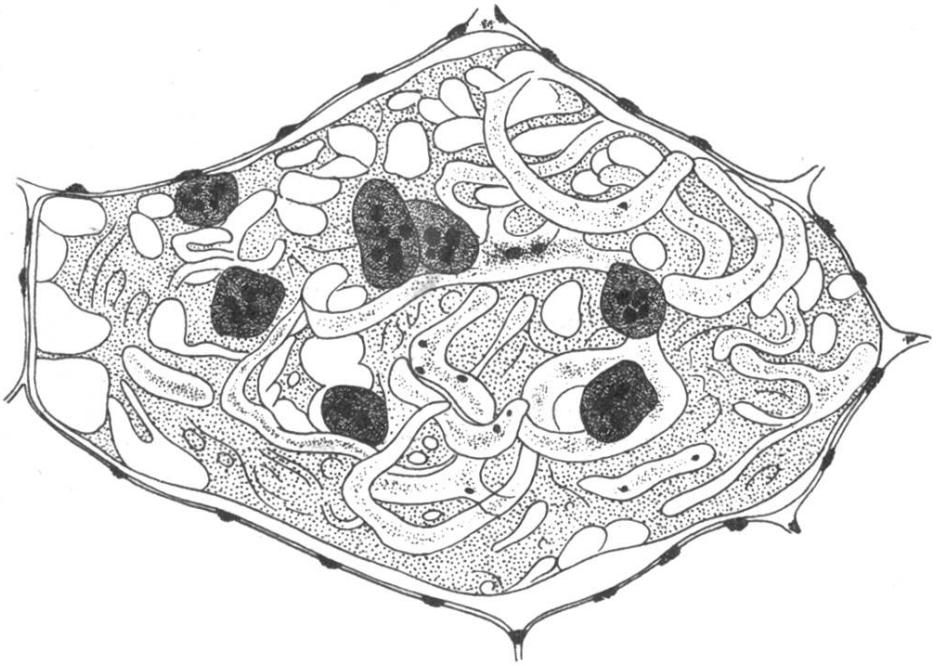

Fig. 10.

Cellule d'une nodosité de Podocarpus montrant les hyphes en voie de digestion et plusieurs noyaux cellulaires très colorés. (D'après Shibata L. S. del.)

le contenu albuminoïde du champignon disparaît, mais son enveloppe chitineuse elle-même est absorbée par l'hôte (fig. 10).

Chez Psilotum, on retrouve les deux types de cellules signalées par Magnus chez Neottia. La digestion s'opère dans les cellules-digestives dont le noyau manifeste également une modification caractéristique.

Les expériences entreprises par Nobbe et Hiltner (**35**) avec Podocarpus, montrent que chez cette espèce en tout cas, les mycorhyzes endotrophes concourent à l'utilisation de l'azote atmosphérique et que leur fonctionnement peut être rapproché de celui des bactéries radicioles des Légumineuses, des aulnes, des Eleagnées, etc.

Ces deux auteurs réussirent en effet à obtenir des cultures prospères de Podocarpus pourvus de nodosités radiculaires dans du sable *complètement privé de combinaisons azotées.*

Chez ces plantes, tandis que les racines absorbantes puisent l'eau et les sels nutritifs du sol, les champignons des nodosités s'approprient l'azote atmosphérique. On constate une division du travail analogue chez les Légumineuses où les nodosités sont limitées à certaines parties des racines, tandis que d'autres radicelles munies de poils absorbants s'emparent de l'eau et des sels nutritifs du sol.

Chez les aulnes et les Myricacées, où l'organisme producteur des nodosités se développent également dans le parenchyme cortical sans apparaître au dehors, il est aussi digéré par le protoplasme des cellules-hôtes.

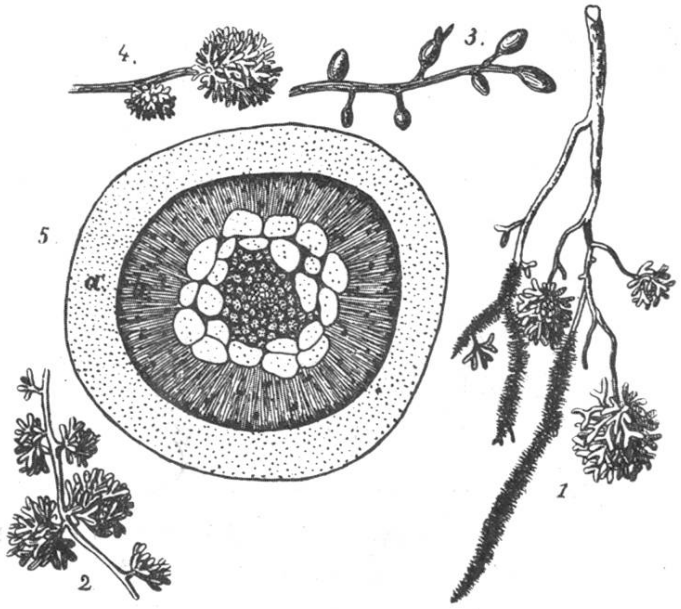

Fig. 11.

Mycorhyzes de l'Arolle (Pinus Cembra) avec production de poils absorbants en 1.
1, 2 et 4. Mycorhyzes dichotomes.
3. Mycorhyzes racémeuses ectotrophes.
5. Coupe transversale d'une mycorhyze dichotome:
a) gaine mycélienne extérieure;
b) cellules de l'écorce avec hyphes intracellulaires.

* * *

Tandis que les mycorhyzes endotrophes peuvent être avec grande probabilité, ainsi que nous venons de le voir, considérées comme servant à l'utilisation de l'azote atmosphérique au profit de leur hôte, il est encore assez difficile d'établir nettement la signification des mycorhyzes ectotrophes. Les observations souvent contradictoires faites à leur sujet, nous font supposer que leur fonctionnement est peut-être moins uniforme qu'on ne se l'imagine.

Von Tubeuf, envisageant spécialement le rôle des mycorhyzes ectotrophes dans la nutrition des essences forestières, combat tout d'abord l'opinion de Frank qui, admettant l'absence de poils radicaux chez ces plantes, attribue aux mycorhyzes l'absorption *totale* de l'eau et des sels nutritifs du sol. Tubeuf combat cette manière

de voir trop absolue, en montrant que la réduction complète des poils radicaux ne s'observe que dans des sols presque privés de sels nutritifs, tandis qu'on les rencontre très fréquemment dans des sols plus riches où ils apparaissent jusque sur les radicelles „mycorhyzées“ (Arolle fig. 12), et ne peuvent avoir d'autre rôle que celui qui lui est normalement dévolu.[1]

Cette relation constatée par Tubeuf (**46**) entre le développement des poils radicaux et les propriétés physico-chimiques des différents sols confirme, en même temps qu'elle l'explique, la distinction établie par Stahl entre: plantes à mycorhyzes obligatoires et plantes à mycorhyzes facultatives qui, sur les sols pauvres en humus, peuvent se passer de champignons, tandis que sur des substratums secs et riches en humus, leur nutrition dépend de l'activité des mycorhyzes.

La production de poils absorbants et le développement d'un système radiculaire étendu, dans les sols sablonneux, tourbeux et humiques, pauvres en sels nutritifs, est pour la plante un avantage d'autant plus grand que ces sols sont plus secs. Dans les sols humides, en effet, leur production diminue.

Un développement des mycorhyzes, accompagné d'une réduction du système radiculaire, telle qu'on l'observe chez Monotropa par exemple, ne se rencontre d'ailleurs jamais chez nos arbres forestiers, dont les racines s'étendent toujours au-delà de la couche d'humus superficielle où elles conservent le rôle d'organes absorbants autonomes.

* * *

La concurrence qui, suivant Stahl, doit exister entre les plantes supérieures et les champignons du sol pour l'absorption des sels nutritifs du sol, est difficile à admettre, car ces derniers n'utilisent le capital nourricier du sol que temporairement pour

[1] La présence de poils radicaux est également signalée par le *Prof. A. Engler* (**5**) chez la plupart de nos essences forestières dans son intéressant mémoire: „Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten“. *Chodat* et *Lendner* (**3**) ont montré que chez *Listera cordata* les mycorhyzes endotrophes se forment justement dans la partie de la racine qui porte des poils absorbants. Les pelotons d'hyphes qui remplissent les cellules corticales sont en relations directe avec les hyphes qui occupent l'intérieur des poils absorbants. Comme pour les bactéries des Légumineuses la pénétration du champignon des mycorhyzes paraît se faire par la voie des poils absorbants.

la formation de leurs organes de fructification, et cela surtout en automne, alors que les plantes ligneuses ont terminé leur grande période de croissance et d'absorption.

En outre, par leur rapide décomposition, les champignons restituent très vite au sol les substances qu'ils lui ont momentanément empruntées.

Tant dans les forêts que dans les tourbières, la régénération du sol s'opère par suite des décompositions superficielles incessantes, et par le fait que les substances entraînées profondément par les eaux d'infiltration, sont ramenées à la surface par les racines.

Les expériences de Neger (**31**) concernant l'influence de la stérilisation du sol sur la croissance du cresson sont également défavorables à l'hypothèse d'une concurrence entre les racines des plantes supérieures et les champignons du sol pour l'acquisition des sels nutritifs.

Neger cultive du cresson qui est une plante autotrophe dans trois sols formés de la même terre, mais rendus différents par la stérilisation :

I° dans une terre naturelle non stérilisée,

II° dans un substratum formé parties égales de terre stérilisée et de terre naturelle,

III° dans une terre stérilisée.

Si, dit-il, il y a lutte pour l'acquisition des sels du sol entre les champignons et le cresson, celui-ci devrait se développer moins bien à la fois dans I et II que dans III, où cette lutte est supprimée.

Or, l'expérience montre que dans I (sol non stérilisé), les cressons sont bien notablement en recul sur ceux du sol III, mais qu'ils le sont également sur ceux du sol II, lesquels sont auss avancés que les individus cultivés en sol III complètement stérilisé. Neger en conclut que l'accélération de croissance constatée dans le sol III (complètement stérilisé) et dans le sol II (à moitié stérilisé) n'est pas attribuable au manque d'organismes concurrents, mais à l'enrichissement du substratum résultant de la décomposition des organismes tués par la stérilisation.

Le fait que le système radiculaire dans les trois cas est également développé, tandis que la partie aérienne des plantes du

sol I est 2—4 fois plus petite que celle des sols II et III, montre bien que les plantes en I (sol non stérilisé) se trouvaient dans des conditions nutritives défavorables, que celles du sol II, malgré la présence de champignons, ne révèlent pas. L'exhubérance moins grande des plantes du sol II vis-à-vis de celles du sol III s'explique d'autre part fort bien en admettant que la demi-stérilisation a moins enrichi le sol que la stérilisation complète.

L'expérience de Neger ne me paraît toutefois pas absolument concluante. Pour qu'elle le soit, il faudrait établir par des analyses précises que les sols II et III contiennent réellement une augmentation de sels nutritifs directement utilisables par les racines autotrophes du cresson, et provenant de la stérilisation.

Von Tubeuf, tout en reconnaissant la justesse des faits mis en avant par Stahl, ne partage donc pas ses conclusions, et se refuse à considérer les mycorhyzes ectotrophes comme de simples organes d'absorption auxiliaires puisant dans le sol les mêmes substances nutritives que les racines normales des plantes supérieures.

L'utilité des mycorhyzes ectotrophes consiste, d'après Tubeuf, dans la faculté qu'elles ont de rendre *l'azote de l'humus* utilisable pour leur hôte en le leur livrant sous une forme assimilable.

Plusieurs faits viennent à l'appui de cette manière de voir; en première ligne l'absence déjà signalée de nitrates dans l'humus.

D'après de nombreuses analyses de Tubeuf, de Baumann, d'Ebermeyer, Migula, etc., il paraît en effet, définitivement établi que ni l'humus des forêts ni celui des tourbières, pas plus que les plantes que ces sols nourrissent ne possèdent de nitrates.

Si les mycorhyzes avaient réellement pour unique fonction de faciliter l'absorption des sels nutritifs (subst. inorganiques) du sol par les racines, elles seraient de bien peu d'utilité aux plantes humicoles, puisque par suite du manque de nitrates elles seraient incapables de leur fournir précisément l'aliment qu'il leur importe le plus d'acquérir.

On constate, d'autre part, que l'adjonction de nitrates dans un sol d'humus entraîne une réduction du développement des mycorhyzes et peut même empêcher complètement leur formation.

Rappelons également que les Conifères et les Cupulifères qui toutes rentrent dans la catégorie des mycotrophes facultatives de

Stahl, peuvent dans des sols suffisamment riches en sels nutritifs, devenir complètement autonomes, c'est-à-dire autotrophes.

Quoi qu'il en soit, la culture leur profite toujours, et lorsqu'elles sont insuffisamment nourries, elles dépérissent même avec le concours de leurs mycorhyzes.

On comprend que seuls les champignons du sol, possédant la propriété d'utiliser l'azote de l'air ou celui de l'humus, aient pu réaliser l'association symbiotique représentée par les mycorhyzes.

Il est difficile d'admettre qu'une plante supérieure puisse trouver un avantage quelconque à dépendre des champignons qu'elle hospite pour l'absorption des sels nutritifs qu'elle est capable, normalement, de puiser elle-même dans le sol. Cette dépendance complète qui entraînerait nécessairement une régression du système radiculaire ne pourrait s'établir qu'au détriment de la plante vasculaire et ne s'observe certainement pas dans les espèces forestières.

* * *

Le coup d'œil d'ensemble que nous avons cherché à donner par ce travail, sur la question des mycorhyzes et de leur rôle biologique, se ressent nécessairement des incertitudes et des obscurités qui règnent encore dans ce sujet complexe.

Il est certain que de nombreuses recherches expérimentales et de patientes observations sont encore nécessaires pour arriver à une compréhension complète de la symbiose mycorhyzienne.

On peut admettre qu'une des causes des contradiction et des divergences de vue qu'on rencontre chez les divers auteurs, provient de la grande complexité de ce qu'on appelle l'*humus*. Il est certain que ce substratum encore insuffisamment connu dans ses propriétés physiques, chimiques et biologiques, doit être fort variable suivant les stations, le climat, le sous-sol et la végétation qui le recouvre et qui le forme.

Toutefois, de l'ensemble des faits et des travaux que nous avons passés en revue, se dégage cette conclusion qui prend de plus en plus de corps : c'est que les mycorhyzes, tant ectotrophes qu'endotrophes, doivent avoir comme principal effet de concourir à la *nutrition azotée* des végétaux qui en sont pourvus.

Cette acquisition d'azote de la part du champignon au bénéfice de la plante qui l'hospite paraît avoir lieu surtout par les trois modes suivants :

1° par l'assimilation de l'azote atmosphérique, accompagnée d'une digestion „in vivo“ du champignon à l'intérieur des cellules-digestives de la plante vasculaire (mycorhyzes endotrophes);

2° par l'assimilation de l'*azote organique* contenu dans l'humus (mycorhyzes ectotrophes);

3° par l'enrichissement des sols forestiers qui résulte de leur décomposition post-mortem.

A propos de ce dernier point, signalons le travail publié par E. Henri (**18**) dans les derniers numéros de la *Revue des Eaux et Forêts*. Par une série d'expériences et d'analyses (suite de ses expériences de 1897), Henry montre que la décomposition des feuilles mortes qui forment la couverture des sols forestiers est accompagnée *d'une fixation d'azote atmosphérique*, d'où résulte un enrichissement du sol forestier *pouvant s'élever à 20 kilog. d'azote par hectare.*

Il est probable, dit l'auteur, qu'outre les bactéries fixatrices d'azote dont nous ne connaissons encore qu'un très petit nombre (Clostridium, Granulobacter, Azotobacter), les végétaux inférieurs (algues, hyphomycètes, lichens, mousses) qui se développent si aisément sur les substratum les plus divers, surtout en présence de l'humidité, interviennent dans une certaine mesure. Dans ce même travail, Henri confirme les observations publiées par Duserre (Lausanne) dans le Journal d'agriculture pratique (tome III, 1902), concernant le rôle des vers de terre dans la nitrification du sol.

Constatons en terminant, à l'appui du rôle des mycorhyzes dans la nutrition azotée des plantes, que les *plantes carnivores* qui utilisent l'azote animal habitent toujours un substratum pauvre en sels nutritifs et en azote minéral (Rossolis des tourbières), et qu'enfin, ce sont précisément les sols sablonneux pauvres en humus et les sols chargés d'acide humique et pauvres en nitrates, qui fournissent les stations habituelles des plantes pourvues d'appareils fixateurs d'azote atmosphérique (Myrica, Hippophaë, Robinia).

* * *

Littérature.

La liste suivante contient l'indication de la plupart des publications traitant directement des mycorhyzes, endotrophes et ectotrophes, à l'exception de courtes notes dont il est fait mention d'ailleurs dans les travaux plus importants mentionnés ci-dessous et à l'exclusion des nodosités d'origine microbienne.

1. *Bernatzky*. Beiträge zur Kenntnis der endotropischen Mycorhyzen. Budapest. Temesc Füz. Bd. XXII. Part. 3, 4. 1899. Ungarisch und deutsch.
2. *Burri, R.* Die Mikroorganismen und ihre Bedeutung für die Ernährung der Pflanzen, mit besonderer Berücksichtigung des Waldes. Schweiz. Landw. Centralblatt 1901.
3. *R. Chodat* et *A. Lendner*. Sur les mycorhizes du Listera cordata. Bull. de l'Herbier Boissier. T. IV. 1896.
4. *Mac Dougal*. Symbiotic saprophytism. Annals of Botany vol XIII. 1899.
5. *Engler, A.* Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten. Mitteil. der schw. Centralanstalt. f. d. forstl. Versuchswesen. Bd. VII. 1903.
6. *Fankhauser*. Zur Kenntnis des forstlichen Verhaltens der Weisserle. Schweiz. Zeitschrift f. Forstwesen. LIII. 1902.
7. *Frank, B.* Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Berichte d. deutsch. bot. Gesell. 1885.
8. — Ueber neue Mycorhizaformen. Bericht d. deutsch. bot. Gesell. Bd. V. 1887, p. 395—408. Pl. XIX.
9. — Ueber den Einfluss, welchen das Sterilisieren des Erdbodens auf die Pflanzenentwicklung ausübt. Bericht d. deutsch. bot. Gesell. 1888.
10. — Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorhyza. Bericht d. deutsch. bot. Gesell. Bd. VI. 1888, p. 254. Pl. XIII.
11. — Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mycorhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen. Bericht d. deut. bot. Gesell. Bd. IX. 1891, p. 244—253.
12. — Die Ernährung der Kiefer durch ihre Mycorhyzapilze. Bericht d. deut. bot. Gesell. Bd. X. 1892, p. 577—583. Pl. XXX.
13. — Lehrbuch der Botanik. Bd. I. 1892.
14. — Die Bedeutung der Mycorhizapilze für die gemeine Kiefer. Forstwissensch. Centralblatt 1894.
15. — Die Krankheiten der Pflanzen. II. Aufl. B. I.
16. *Hartig, Th.* Vollständige Naturgeschichte der forstl. Kulturpflanzen. Deuschl. 1851.
17. *Helms, J.* Birken pax Tisvilde-Frederiksvärk Distrikt. Tidsskrift for Skovväsen. Bd. IX, 1897.
18. *Henri, E.* Fixation de l'azote atmosphérique par les feuilles mortes en forêt. Revue des eaux et forêts. 1904. N⁰ 2 et 3.

18bis. *Hiltner, L.* Ueber die Bedeutung der Wurzelknöllchen von Alnus glutinosus für die Stickstoffernährung dieser Pflanze. Landw. Versuchsstat. Bd. XLVI.

19. — Ueber die biologische und physiologische Bedeutung der endotrophen Mycorhyza. Naturwiss. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft. Jahrg. I. 1903. p. 9. Pl. I.
20. *Höveler, W.* Ueber die Verwertung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen. Jahrb. für wissenschaftl. Bot. Bd. XXIV.
21. *Janse, J. M.* Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Annales du jardin de Buitenzorg. Vol. XIV. 1897.

22 *a*. *Johow*. Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. Bd. XVI. 1885. Pringheims Jahrbücher.

22 *b*. — Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomischen Entwicklungsverhältnissen. Ibidem. Bd. XX. 1889.

23. *Kamienski*. Die vegetativen Organe der *Monotropa hypopitys*. Bot. Zeitung. 1881.
24. *Kienitz-Gerlof*. Ueber die Symbiose von Pflanzenwurzeln mit Pilzen. Naturwissensch. Wochenschrift. Bd. III (N. F.) Nr. 12. 1903.
25. *Koch*. Düngung durch lebende Papilionaceen. Allg. Forst- und Jagdzeitung. Jahrg. 1878. 1902.
26. *Kramar, N.* Studie über die Mycorhyza von Pirola rotundifolia. Bull. intern. de l'Ac. des sc. de Bohème. 1899.

27. *Magnus, W.* Studien an der endotrophen Mycorhyza von Neottia Nidus avis. Pringsheim. Jahrb. Bd. XXXV. 1900.
28. *Möller, H.* Beitrag zur Kenntnis der *Frankia subtilis*. Mit 1 Holzschn. Bericht d. deutsch. bot. Gesell. Bd. VIII. 1890, p. 215.
29. *Möller, A.* Ueber die Wurzelbildung der ein- und zweijährigen Kiefer im märkischen Sandboden. Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. 1902. Heft 4.
30. — Untersuchungen über ein- und zweijährige Kiefern im märkischen Sandboden. Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. 1903. Heft 5 und 6.
30bis. *Müller, P. C.* Ueber des Verhältnis der Bergkiefer zur Fichte in den jütländischen Heidenkulturen. Naturw. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft. 1903.
31. *Neger, F. W.* Ein Beitrag zur Mycorhyzafrage. Der Kampf um die Nährsalze. Naturwissen. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft. Jahrg. I. 1903, p. 372.
32. *Bohumil Nèmec.* Die Mycorhyza einiger Lebermoose. Bericht der deutsch. bot. Gesell. 1899, p. 311.
33. *Noack.* Ueber mycorhyzabildende Pilze. Bot. Zeit. Bd. XLVII. 1889.
34. *Nobbe.* Ueber die physiologische Bedeutung der Wurzelknöllchen von Eleagnus angustifolius. Landw. Versuchsstat. Bd. XLI.
35. *Nobbe* und *Hiltner.* Die endotrophe Mycorhize von *Podocarpus* und ihre physiologische Bedeutung. Landw. Versuchsstationen. Bd. LI, p. 241. 1898.
36. *Max Reebs* und *K. Fisch.* Untersuchungen über Bau und Lebensgeschichte der Hirschtrüffel. Biblioth. botanica. Heft 7. Kassel 1887.
37. *Reinitzer, F.* Ueber die Eignung der Huminsubstanzen zur Ernährung von Pilzen. Bot. Zeitg. 1900.
38. *Reissek.* Die Endophyten der Pflanzelzelle. Wien. 1846.
39. *Sarauw, G.* Rodsymbiose og Mykorrhizer sœrlig hos skootraeerne. Botanisk Midsskrift. Bd. XVIII, p. 127. Ref. Bot. C. Bl. 1896. Beihefte, p. 24.
40. *Schlicht.* Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und der Bedeutung der Mycorrhyzen. Landwirt. Jahrbuch von Thiel. Bd. XVIII. 1899, p. 493.
41. *Frank Schwarz.* Die Wurzelhaare der Pflanzen. Untersuchungen aus dem bot. Inst. Tübingen. Bd. I, p. 168.
42. *Shibata.* Cytologische Studien über die endotrophen Mycorhizen. Pringsheims Jahrb. Bd. 37. 1902.
43. *Stahl, E.* Der Sinn der Mycorhizenbildung. Pringsheims Jahrb. Bd. 34. 1900.
44. *Störmer, R.* Der augenblickliche Stand unseres Wissens über die Wurzelknöllchen der Leguminosen und ihre Erreger. Naturw. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft. Jahrg. I. 1903, p. 129—146. 3 Abbild.
45. *Tubeuf, von.* Pflanzenkrankheiten. Berlin 1895.
46. — *Die Haarbildung der Coniferen.* Forstl. naturw. Zeitschrift. 1896. Heft 5. Die Wurzelhaare der Coniferen mit Tafeln X—XII.
47. — *C., von.* Beiträge zur Mycorhizafrage. II. *Ueber die Ernährung der Waldbäume durch Mycorhizen.* Ibidem 1903.
47bis — *C., von.* Zur Kenntnis des Pfeifengrases. (Molinia cœrulea), ibidem 1903, p. 238 (avec figures de micorhyzes endotrophes).
48. — *C., von.* Ueber die Bildung von Wurzelknöllchen an Hochmoorpflanzen, ibid. 1903.
49. — Mycorhizenbildung der Kiefer auf Hochmoor. Natusw. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft. Jahrg. I. 1903. Heft 7, p. 284.
50. *Vuillemin.* Les Micorhyzes. Revue génér. des sciences pures et app.T. I. Paris 1890.
51. *Wahrlich.* Beitrag zur Kenntnis der Orchideenwurzelpilze. Bot. Zeit. XLIV. 1886.
52. *Winogradsky.* Recherches sur l'assimilation de l'azote libre de l'atmosphère par les microbes. Archives des sciences biologiques de St-Petersbourg. Tome III. 1895.
53. *Woronin, M.* Ueber die Pilzwurzel. Bericht d. deutsch. bot. Gesell. 1885, p. 205.
54. *Wollny.* Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildungen. Heidelberg 1897. Une traduction française par Henry, prof. à Nancy, vient de paraître. Comme travail d'ensemble sur la question conf. surtout. Frank (13), Hiltner (19), Janse (21), Sarauw (39), Stahl (43), Tubeuf (47).