

RECHERCHES SUR L'ÉCOLOGIE DES *HEBELOMA* ARCTICO-ALPINS (BASIDIOMYCÈTES-AGARICALES) ÉTUDE SPÉCIALE DE L'APTITUDE ECTOMYCORRHIZOGÈNE DES ESPÈCES

par G. BRUCHET

RESUME

Sommaire. — Sur les 7 *Hebeloma* arctico-alpins actuellement connus, 5 sont régulièrement associés au *Salix herbacea* L., *H. kuehneri*, *H. nigellum*, *H. repandum*, *H. minus*, *H. subconcolor*, alors que 2 poussent indifféremment sous des Salicacées ou sous *Dryas octopetala* L., *H. alpinum* et *H. marginatulum*.

Tous sont acidiphiles et plus ou moins hygrophiles à l'exception de *H. alpinum* espèce acalinophile plutôt calcicole et xérophile et de *H. marginatulum* qui ne manifeste aucune préférence marquée vis-à-vis des qualités chimiques et de la teneur en eau du sol.

5 espèces ont été reconnues avec certitude comme ectomycorrhizogènes dans la nature, *H. alpinum*, *H. minus*, *H. subconcolor*, *H. marginatulum*, *H. kuehneri*; 3 forment des ectomycorrhizes avec des gymnospermes en culture aseptique, *H. alpinum*, *H. minus*, *H. marginatulum*, alors que 2 n'en forment pas, *H. kuehneri*, *H. repandum*. La répartition dans la nature de *H. alpinum*, *H. minus* et de *H. marginatulum*, ne peut alors s'expliquer — compte tenu de leur aptitude ectomycorrhizogène — que par l'action concomitante de facteurs climatiques et (ou) édaphiques.

La plupart des *Hebeloma* sont considérés comme des champignons ectomycorrhizogènes (TRAPPE, 1962); l'aptitude de certains d'entre eux à vivre en symbiose avec des essences forestières et plus particulièrement avec des conifères a d'ailleurs été confirmée par l'expérimentation par plusieurs auteurs (SHEMAKHANOVA, 1956; RITTER, 1964; TRAPPE, 1967; HACSKAYLO et BRUCHET, 1972).

Aussi, dans le cadre de nos recherches sur la biotaxinomie des *Hebeloma*, nous avons tout naturellement entrepris l'étude de la répartition des espèces dans la nature en fonction des phanérogames auxquelles elles sont fréquemment associées.

Nous avons également tenté de mettre en évidence les facteurs physico-chimiques dont l'action concomitante ou non avec l'aptitude mycorrhizogène des espèces permettrait d'expliquer la distribution de ces champignons

dans la nature ; nous avons essayé en particulier de tenir le plus grand compte possible des facteurs édaphiques.

Des résultats obtenus, seuls ceux relatifs aux *Hebeloma* arctico-alpins sont présentés ici.

I. — Répartition des *Hebeloma* arctico-alpins dans la nature ; recherche des facteurs physico-chimiques et (ou) biologiques qui peuvent expliquer cette répartition¹.

Dans les Alpes, au-dessus de la ceinture de végétation dominée par les plantes ligneuses arborescentes dans laquelle on trouve les *Hebeloma* les plus connus, existent des peuplements d'arbrisseaux nains à rameaux couchés constituant la microsilve alpine.

Ces peuplements sont composés d'espèces ligneuses chionophiles et psychrophiles appartenant entre autres aux genres *Salix* et *Dryas*.

Les saulaies naines alpines sont soit acidiphiles ou silicicoles (*Salix herbacea* L.), soit alcaliniphiles et calcicoles (*Salix reticulata* L., *Salix retusa* L. var. *serpyllifolia* Arcang.), soit enfin indifférentes vis-à-vis des qualités chimiques du sol (*Salix retusa* L. sensu stricto) ; elles se développent aussi dans les régions périarctiques à l'exclusion de celles à *Salix retusa* L. et à *Salix retusa* L. var. *serpyllifolia* Arcang.

La dryadaie, ou peuplement de *Dryas octopetala* L., rosacée alcaliniphile calcicole et plutôt xérophile, présente approximativement la même aire de répartition que le saule réticulé.

Cette microsilve arctico-alpine héberge des *Hebeloma* encore peu connus (FAVRE, 1955 ; BRUCHET, 1970) que nous avons répartis en trois groupes :

— ceux qui poussent sous n'importe quel arbrisseau et qui sont sans doute indifférents aux qualités chimiques du sol ;

— ceux qui croissent uniquement sous les dryades ou sous les saules autres que les saules herbacés et qui sont donc plutôt alcaliniphiles et calcicoles, et enfin ;

— ceux qui viennent exclusivement dans des tapis de saules herbacés et qui doivent être par suite considérés comme des plantes plutôt acidiphiles ou silicoles.

1. Pour éviter de donner à nos conclusions un caractère général qu'elles n'ont peut-être pas, nous précisons les aires géographiques de nos recherches : Laponie suédoise, parcs nationaux de la Vanoise (France), des Grisons (Suisse) et des Hauts Tatras (Tchécoslovaquie).

1. — Les *Hebeloma communs* à la fois aux peuplements de saules alcaliniphiles ou acidiphiles et à la dryadaie.

Une seule espèce, que nous avons cueillie en Vanoise, dans les Grisons, dans les Tattras et en Laponie, appartient à ce groupe. Il s'agit de *H. marginatulum* Bruchet, champignon arctico-alpin ubiquiste, extrêmement polymorphe, fréquent et abondant dans tous les peuplements de saules nains ou de *Dryas*.

Il est possible toutefois, que cette espèce qui ne présente de préférence marquée, ni vis-à-vis des sols calcaires et siliceux, ni vis-à-vis des pentes ensoleillées ou sèches et des pentes fraîches ou humides, ni vis-à-vis du *Dryas octopetala* L. ou de telle ou telle espèce de *Salix*, comporte en fait plusieurs écotypes que nous n'avons pas réussi à distinguer.

2. — Les *Hebeloma* exclusifs des saulaies alcaliniphiles et calcicoles et de la dryadaie.

Une seule espèce, *H. alpinum* Bruchet, appartient à ce groupe. Contrairement aux champignons dont il sera question plus loin et qui sont plus rares, *H. alpinum*, comme *H. marginatulum*, est fréquent et abondant aussi bien dans les Alpes françaises et suisses qu'en Scandinavie où on le retrouve jusqu'en Laponie, c'est-à-dire aussi bien dans les régions alpines que dans les régions périorctiques.

Il s'agit d'un champignon apparemment lié exclusivement aux dryades et aux saules nains, car même lorsqu'il pousse dans l'étage subalpin, vers la limite supérieure de la forêt, on le retrouve toujours en bordure de torrents dans des stations abyssales à *Dryas octopetala* L. ou à *Salix reticulata* L. (FAVRE, 1955; BRUCHET, 1970). Celui-ci ne serait cependant pas lié uniquement à ces deux phanérogames, puisque nous l'avons recueilli aussi dans des tapis de *Salix retusa* L. ou de *Salix retusa* L. var. *serpyllifolia* Arcang. Le fait qu'il puisse être associé à diverses essences, expliquerait d'ailleurs sa fréquence et son abondance dans les régions alpines.

Son association avec des phanérogames ne demeure toutefois possible que sur sol calcaire et alcalin : il est en effet toujours absent des tapis de *Salix herbacea* L. ou de *Salix retusa* L. d'humus acide, et ne suit donc pas partout cette dernière espèce dans son aire de répartition.

H. alpinum, dont les exigences vis-à-vis des qualités chimiques du sol apparaissent donc très strictes, ne marque par contre aucune préférence entre les dépressions fraîches ou les pentes exposées au nord à *Salix reticulata* L. dominant et les pentes ensoleillées ou sèches à *Dryas octopetala* L. dominant.

3. — *Les Hebeloma exclusifs des saulaies acidiphiles ou silicoles.*

Il s'agit de champignons alpins tardifs, vraisemblablement chionophiles et psychrophiles, car poussant toujours dans des stations à *Salix herbacea* L. où le microclimat est sévère et où surtout la couverture de neige persiste généralement près de neuf mois. Ils ne pénètrent pas dans la dryadaie ou dans les saulaies alcaliniphiles et calcicoles, et présentent donc dans le détail une aire de répartition extrêmement localisée, d'autant plus qu'il n'existe pas comme pour le *Salix reticulata* L. de stations abyssales à *Salix herbacea* L. dans les régions alpines.

Alors que certains d'entre eux, *H. minus* Bruchet et *H. repandum* Bruchet, viennent surtout dans le *Salix herbacea* L. pur, d'autres, que nous qualifierons volontiers de « palustres », *H. kuehneri* Bruchet, *H. subconcolor* Bruchet et *H. nigellum* Bruchet, viennent de préférence dans les parties moussues à *Philonotis tomentella* Mol. des tapis de *Salix herbacea* L. des bords de torrents et des petits marais alpins.

Ces derniers ne pénètrent généralement pas dans les saulaies dépourvues de mousse et n'envahissent jamais les parties moussues ou marécageuses des bords de torrents non colonisés par les saules. En conséquence, il semble donc que toutes ces espèces qui sont acidiphiles ou silicoles et plus ou moins hygrophiles, soient liées symbiotiquement au *Salix herbacea* L.

Alors que trois d'entre elles, *H. minus*, *H. kuehneri* et *H. repandum* ont été retrouvées dans les Grisons et (ou) en Scandinavie, *H. nigellum* et *H. subconcolor* ne sont par contre connus de nous que des Alpes occidentales.

4. — *Résumé des principales observations.*

Bien que des observations dans des régions variées soient encore nécessaires pour préciser l'aire de répartition des *Hebeloma* arctico-alpins dans la nature et pour révéler le rôle plus ou moins prépondérant joué par les facteurs climatiques, édaphiques et (ou) biologiques dans l'écologie de ces espèces, un certain nombre de remarques et d'indications générales peuvent être cependant dégagées :

a) Si tous les *Hebeloma* arctico-alpins apparaissent régulièrement associés à des végétaux supérieurs ligneux, certains, comme *H. minus*, *H. kuehneri*, *H. subconcolor*, *H. nigellum* et *H. repandum*, sont exclusivement liés à des Salicacées et plus particulièrement au *Salix herbacea* L., alors que d'autres, comme *H. alpinum* et *H. marginatum*, peuvent être associés soit à des Rosacées, soit à des Salicacées.

b) Le fait que la plupart des *Hebeloma* arctico-alpins soient plutôt acidiphiles, silicicoles et plus ou moins hygrophiles, à l'exception de *H. alpinum* espèce alcaliniphile, calcicole et plutôt xérophile et de *H. marginatum*, qui ne manifeste aucune préférence marquée vis-à-vis des qualités chimiques et de la teneur en eau du sol, plaide en faveur de l'idée selon laquelle ces champignons peuvent être considérés comme mycorrhizogènes ; MODESS (1941) et MELIN (1953) considèrent en effet que la mycorrhization est généralement plus importante sur des sols acides.

c) Le fait que des champignons soient toujours régulièrement associés aux mêmes végétaux supérieurs et qu'ils viennent de préférence sur des sols acides, ne suffit pas cependant pour affirmer qu'il s'agit d'espèces réellement mycorrhizogènes : leur répartition dans la nature peut être soumise en effet, soit uniquement au microenvironnement des phanérogames auxquelles ils sont associés, soit exclusivement à des facteurs physico-chimiques, de sorte que dans ce dernier cas, ceux-ci ne sont alors liés à des essences que si ces dernières réclament exactement ou bien tolèrent les mêmes conditions pour leur développement.

Ces observations ne peuvent être retenues en fin de compte que comme indices pour une recherche ultérieure sur l'aptitude des champignons à former des mycorrhizes ou comme éléments de vérification de cette aptitude.

II. — Détermination in situ de l'aptitude ectomycorrhizogène des *Hebeloma* arctico-alpins ; Spectre mycorrhizien de ces champignons et des essences auxquelles ils sont liés.

Pour déterminer avec exactitude l'aptitude des *Hebeloma* arctico-alpins à vivre en symbiose avec des végétaux supérieurs, seules ont été prises en compte, à la lumière des travaux de PEYRONNEL (1920) et de MASUI (1926), les mycorrhizes dont les deux partenaires ont été identifiés avec certitude, c'est-à-dire les mycorrhizes pour lesquelles il nous a été possible de mettre en évidence *in situ* les liens qui les unissaient à la fois aux carpophores des champignons et aux parties feuillées des plantes supérieures qui leur donnaient naissance.

Cette détermination a ensuite été complétée au laboratoire comme le préconise MAC ARDLE dès 1931, par une étude comparée des mycéliums des mycorrhizes et des carpophores de l'espèce responsable de la formation de ces nouveaux organes, ainsi que par une étude morphologique et anatomique de ces organes, qui peuvent être alors rattachés aux sous-types et aux genres d'ectomycorrhizes définis récemment par DOMINIK (1969).

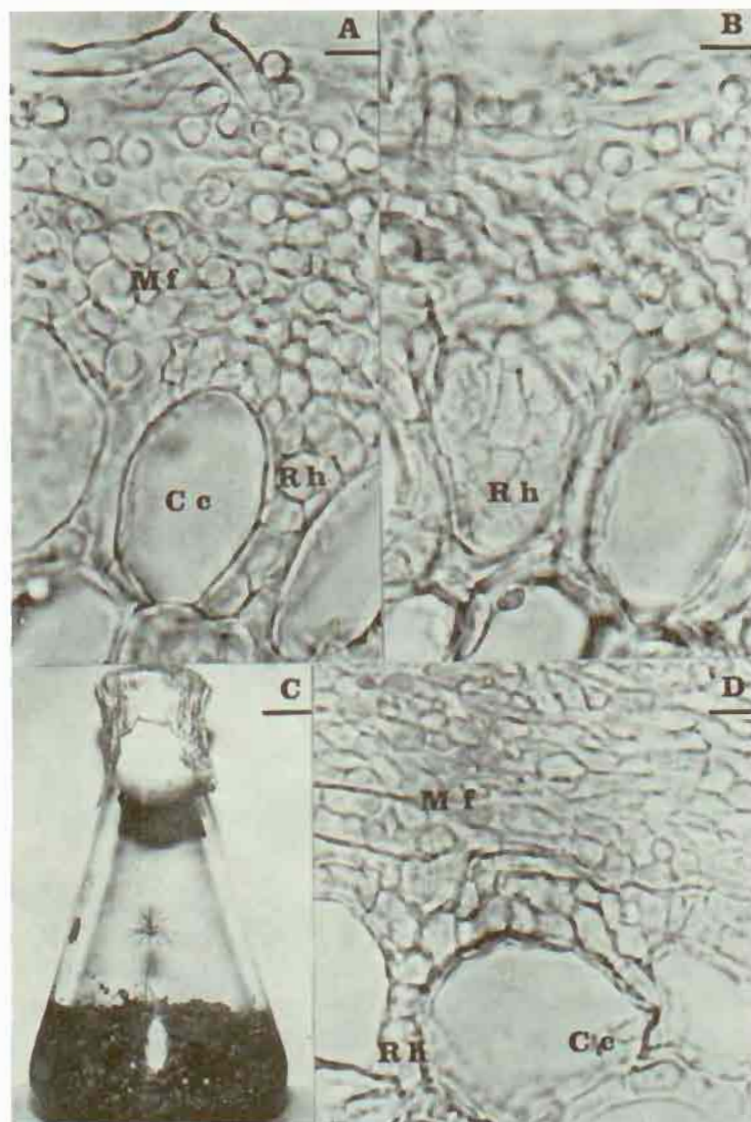


Fig. A et B. — Ectomycorrhizes naturelles de *Dryas octopetala* L. et de *H. alpinum* ; coupes transversales d'ectomycorrhizes.

Fig. C et D. — Ectomycorrhizes synthétiques de *Picea excelsa* (Lamk) Lk. et de *H. minus* ; C - culture aseptique de *Picea excelsa* et de *H. minus* ; D - coupe transversale d'ectomycorrhize.

Mf = manteau fongique ; Rh = réseau de Hartig ; Cc = cellule corticale.

1. — *Partie descriptive*

1. 1. — *Ectomycorrhizes de Dryas octopetala L.*

H. alpinum (Fig. A et B)

Mycorrhizes abondantes, relativement grêles, racémeuses, à croissance monopodiale, toujours dépourvues de poils absorbants, réunies entre elles par un coton mycélien blanchâtre, très lâche mais évident.

Manteau fongique important, constitué de deux zones très distinctes en coupe transversale : l'une externe formée d'hyphes très lâchement enchevêtrées, résolubles sous le microscope, toujours cloisonnées et bouclées, l'autre interne à hyphes plus cohérentes formant un faux tissu d'aspect d'abord prosenchymatique puis synenchymatique ; réseau de Hartig très évident, d'abord plurisériel, disjoignant énormément les cellules corticales les plus externes qui sont allongées radialement et formant une assise palissadique, puis unisériel, n'atteignant pas la stèle centrale ; il n'est pas rare de trouver des cellules corticales isolées, emprisonnées dans le manteau fongique et écrasées radialement ; cellules corticales internes, en deçà du réseau de Hartig, bourrées de réserves.

Ectomycorrhizes apparentées au sous-type H et au genre Ha de DOMINIK.

H. marginatulum.

Mycorrhizes à croissance monopodiale, peu ramifiées, grêles et irrégulières ; manteau plus ou moins ochracé, nettement synenchymatique d'allure en coupe transversale, relativement mince, à surface lisse et constitué d'hyphes cohérentes à paroi peu épaissie ; réseau de Hartig peu évident, jamais plurisériel mais assez profond ; cellules corticales externes souvent écrasées radialement.

Ectomycorrhizes rapportées au sous-type F et au genre Fd de DOMINIK.

1. 2. *Ectomycorrhizes de Salix herbacea L.*

H. kuehneri.

Mycorrhizes peu abondantes, par très denses, allongées et grêles, non ou peu ramifiées, à croissance monopodiale, dépourvues de poils absorbants et parfois réunies par une voile fongique ochracé.

Manchon mycélien bien développé, à surface lisse, de structure plutôt synenchymatique d'allure en coupe transversale ; pénétration intercellulaire des hyphes manifeste : réseau de Hartig évident surtout au niveau de l'assise palissadique.

Les racines porteuses de mycorrhizes sont aussi enveloppées par un manteau fongique à surface lisse, constitué d'hyphes moins cohérentes, à contour oval et à paroi un peu plus épaissie ; aucune pénétration mycélienne, ni aucune assise palissadique n'ont pu être observées sur ces racines ; cellules corticales en contact avec le manchon mycélien à paroi épaissie et bourrées de réserves.

Ectomycorrhizes proches du sous-type F et du genre Fd de DOMINIK.

H. marginatulum.

Mycorrhizes peu abondantes, généralement simples, allongées et grêles, à croissance monopodiale, dépourvues de poils absorbants, réunies par un mycélium extrêmement lâche, légèrement ochracé.

Manteau fongique bien développé, à hyphes peu cohérentes, de contour oval en coupe transversale et formant un faux tissu plutôt pseudo-collenchymateux que synenchymatique d'aspect en coupe transversale ; réseau de Hartig peu profond, limité aux

cellules corticales les plus externes; hyphes du mycélium interraccinaire cloisonnées et bouclées.

Ectomycorrhizes rattachées au sous-type F et au genre Fd de DOMINIK.

H. subconcolor.

Mycorrhizes peu abondantes, simples, courtes ou un peu allongées, toujours grêles, à croissance monopodiale, dépourvues de voile fongique les unissant.

Manchon mycélien peu développé, prosenchymatique à synenchymatique d'allure en coupe transversale; pénétration mycélienne intercellulaire limitée aux cellules corticales les plus externes qui sont peu allongées radialement; réseau de Hartig unisériel.

Ectomycorrhizes intermédiaires entre les sous-types B et F et les genres Ba et Fa de DOMINIK.

H. minus.

Mycorrhizes assez abondantes, allongées et grêles, peu ramifiées, à croissance monopodiale, couvertes d'un manchon mycélien blanchâtre.

Manteau à surface lisse, assez mince, plutôt synenchymatique que prosenchymatique d'aspect en coupe transversale; pénétration mycélienne faible; réseau de Hartig peu évident.

Ectomycorrhizes apparentées au sous-type F et au genre Fa de DOMINIK.

1. 3. — *Ectomycorrhizes de Salix reticulata* L.

H. alpinum.

Mycorrhizes abondantes et denses, relativement courtes et charnues, à croissance monopodiale, dépourvues de poils absorbants et réunies entre elles par des hyphes lâchement enchevêtrées, blanchâtres cloisonnées et bouclées.

Manteau bien développé, formé d'hyphes étroitement cohérentes à paroi peu épaisse constituant un faux tissu d'aspect pseudoparenchymatique en coupe transversale; réseau de Hartig unisériel, très évident, limité à la couche de cellules corticales les plus externes qui sont allongées radialement; hyphes superficielles peu nombreuses mais lâchement tressées à la surface du manteau.

Ectomycorrhizes intermédiaires entre les sous-types F et H et les genres Fa et Ha de DOMINIK.

2. — *Conclusions et discussion des résultats*

a) Les observations faites *in situ* puis au laboratoire, résumées dans le tableau 1, permettent de répartir les *Hebeloma* arctico-alpins en trois groupes :

— celui des espèces ectomycorrhizogènes dont la spécificité d'association avec les phanérogames arctico-alpines est relativement large et va des Rosacées aux Salicacées : *H. alpinum* et *H. marginatulum* ;

— celui des espèces ectomycorrhizogènes dont la spécificité d'association avec les phanérogames arctico-alpines est au contraire plus étroite et limitée aux seules Salicacées : *H. kuehneri*, *H. minus* et *H. subconcolor* ;
et enfin ;

— celui des espèces pour lesquelles aucune mycorrhize naturelle n'a pu être observée : *H. nigellum* et *H. repandum*.

b) Les ectomycorrhizes les plus fréquemment formées par les *Hebeloma* arctico-alpins avec les dryades et les saules nains sont respectivement apparentées au sous-type F : 6 fois, H : 2 fois et B : 1 fois, sous-types dont les caractères distinctifs essentiels soulignés par DOMINIK sont les suivants : *Sous-type B*.

Manteau fongique simple, prosenchymatique d'aspect en coupe transversale et constitué d'hyphes toujours reconnaissables et plus ou moins lâchement enchevêtrées ; surface du manteau lisse tout au plus couverte de quelques hyphes simples et isolées.

Sous-type F.

Manteau fongique simple, pseudoparenchymatique d'allure en coupe transversale, constitué d'hyphes extrêmement cohérentes et peu analysables ; surface du manteau lisse tout au plus couverte de quelques hyphes simples et isolées.

Sous-type H.

Manteau fongique synenchymatique d'aspect en coupe transversale ; les hyphes qui se développent hors du manteau forment souvent des cordons lâches reposant soit directement sur la couche pseudoparenchymatique, soit sur une autre couche constituée d'hyphes lâchement enchevêtrées.

Désignation des espèces	<i>DRYAS</i> <i>octopetala</i> L.	<i>SALIX</i> <i>herbacea</i> L.	<i>SALIX</i> <i>reticulata</i> L.	Spectre Mycorrhizien
<i>H. kuehneri</i>		Fd		Fd
<i>H. nigellum</i>				
<i>H. marginatulum</i>	Fd	Fd		Fd
<i>H. repandum</i>				
<i>H. alpinum</i>	Ha		Fa - Ha	Fa - Ha
<i>H. minus</i>		Fa		Fa
<i>H. subconcolor</i>		Ba - Fa		Ba - Fa
Spectre Mycorrhizien	Fd - Ha	Ba - Fa - Fd	Fa - Ha	

Tableau 1. — Spectre mycorrhizien des *Hebeloma* arctico-alpins et des essences auxquelles ils sont liés dans la nature.

c) Les ectomycorrhizes rapportées au sous-type F se retrouvent chez toutes les phanérogames et chez tous les *Hebeloma arctico-alpins* étudiés ; elles semblent donc être caractéristiques de ces champignons et indépendantes quant à leur différenciation structurale de la plante-hôte considérée. Par suite, la diversité des sous-types d'ectomycorrhizes observée par DOMINIK s'expliquerait peut-être par la diversité générique des partenaires fongiques impliqués dans leurs formations

d) Les genres d'ectomycorrhizes sont désignés par DOMINIK par des lettres minuscules adjointes aux majuscules désignant les différents sous-types d'ectomycorrhizes. Ici, la lettre a indiqué que le manteau fongique de la mycorrhize est blanchâtre et que ses hyphes constitutives sont incolores sous le microscope ; la lettre d indique au contraire que le manteau fongique est pigmenté et plus ou moins ochracé.

Il convient alors de remarquer que les représentants de la section *Hebeloma* (Fr.) Singer à savoir *H. kuehneri* et *H. marginatulum*, possèdent des mycorrhizes dont les hyphes présentent un caractère pigmentaire plus accusé que ceux de la section *Denudata* (Fr.) Sacc. tels que *H. alpinum*, *H. minus* et *H. subconcolor*, ce qui correspond parfaitement aux observations faites sur les cultures mycéliennes des champignons de ces deux sections.

e) Le fait que des *Hebeloma* soient responsables de la formation de mycorrhizes uniquement avec certaines phanérogames dans la nature, n'indique pas forcément que ces liaisons symbiotiques soient les seules possibles et ne permet donc pas d'expliquer en toute certitude la répartition de ces champignons dans la nature. Il se peut en effet, que ces espèces soient capables de vivre en symbiose avec de nombreuses essences, et que ce soient finalement les facteurs climatiques et édaphiques mis en évidence précédemment qui jouent un rôle prépondérant dans l'écologie de ces champignons. Dans ce cas, la formation d'ectomycorrhizes par les *Hebeloma* dans la nature, ne serait que la résultante de l'action de très nombreux facteurs, parmi lesquels les aptitudes ectomycorrhizogènes de ces champignons n'entreraient plus que pour une faible part.

III. — Aptitudes ectomycorrhizogènes des *Hebeloma arctico-alpins* vis-à-vis des gymnospermes en cultures aseptiques.

L'infectivité des *Hebeloma arctico-alpins* obtenus en culture pure vis-à-vis des gymnospermes en laboratoire (*Picea excelsa* et *Pinus virginiana*), est nulle (*H. kuehneri*, *H. repandum*) ou est extrêmement faible (*H. marginatulum*), sauf pour *H. alpinum* et *H. minus*, espèces pour lesquelles elle est

au contraire assez forte (HACSKAYLO et BRUCHET, 1972 ; BRUCHET, notes inédites). Cette infectivité est étroitement liée à la vitesse de croissance des mycéliums que nous savons être très lente chez les représentants de la section *Hebeloma* (Fr.) Singer (*H. kuehneri*, *H. marginatulum*, *H. repandum*) et lente ou moyenne chez ceux de la section *Denudata* (Fr.) Sacc. (*H. alpinum*, *H. minus*).

Les mycorrhizes artificielles de *Picea excelsa* sont simples ou peu ramifiées et dérivent d'un type de croissance monopodial ; elles présentent un manchon mycélien assez épais, synenchymatique d'aspect en coupe transversale, à surface presque totalement lisse et un réseau de Hartig assez profond et unisériel ; elles peuvent être rapportées au sous-type F d'ectomycorrhize défini par DOMINIK (Fig. D).

Celles de *Pinus virginiana* sont souvent simples, mais elles peuvent être aussi dichotomes voire coralloïdes si la dichotomie est plus intense. En aucun cas des mycorrhizes noduleuses, c'est-à-dire des mycorrhizes dont les axes courts et nombreux sont inclus dans un manteau fongique commun, n'ont été observées.

IV. — Conclusions générales ; Spécificité d'association des *Hebeloma* arctico-alpins avec les phanérogames.

Parmi les *Hebeloma* arctico-alpins, 5 espèces sur 7 ont été reconnues avec certitude comme ectomycorrhizogènes dans la nature (tableau 1) : ce sont *H. alpinum*, *H. minus*, *H. subconcolor*, *H. marginatulum* et *H. kuehneri*.

Quatre d'entre elles (*H. alpinum*, *H. minus*, *H. marginatulum* et *H. kuehneri*) dont nous possédons des cultures mycéliennes, mais dont la fructification parfaite n'a pu être obtenue sur des milieux artificiels, contrairement à plusieurs autres *Hebeloma* (*H. sarcophyllum*, *H. anthracophilum*, *H. spoliatum*), sont même vraisemblablement des champignons mycorrhiziques obligatoires.

Trois forment des ectomycorrhizes avec des gymnospermes en laboratoire (*H. alpinum*, *H. minus*, *H. marginatulum*) alors qu'elles sont — à notre connaissance — liées spécifiquement aux dryades et (ou) aux saules nains dans la nature. Il est donc possible, soit que l'aire de répartition de ces champignons dans la nature soit plus large que celle que nous avons notée jusqu'alors — ce que nous ne pensons pas — soit que leur liaison exclusive avec les dryades et (ou) les saules nains résulte de l'action des facteurs biotiques, avec celle concomitante, des facteurs climatiques et (ou) édaphiques

évoqués précédemment pour chacune de ces espèces (paragraphe I). Il importerait donc maintenant, de préciser expérimentalement le rôle plus ou moins prépondérant joué par les facteurs physico-chimiques, pour expliquer la répartition de ces champignons dans la nature.

Seul, *H. kuehneri* qui ne forme pas d'ectomycorrhizes avec les gymnospermes, semble lié spécifiquement aux salicacées ; se comportent vraisemblablement comme cette espèce, *H. subconcolor*, espèce mycorrhizogène avec le saule herbacé pour laquelle nous n'avons pas pu — faute de culture — vérifier l'infectivité vis-à-vis des gymnospermes, et *H. repandum*, dont l'infectivité vis-à-vis de ces phanérogames est nulle et dont la répartition extrêmement localisée dans la nature (voir paragraphe I) permet de penser qu'il serait également mycorrhizogène et lié symbiotiquement au *Salix herbacea* L.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRUCHET G., 1970. — Contribution à l'étude du genre *Hebeloma* (Fr.) Kumm.; partie spéciale, Soc. Linn. Lyon, 39, suppl. au n° 6, 132 p.
- DOMINIK T., 1969. — Key to ectotrophic mycorrhizae, *Folia Forestalia Polonica*, Sér. A, 15, pp. 1-13.
- FAVRE J., 1955. — Les champignons supérieurs de la zone alpine du parc national Suisse, Lüdén A.G. Liestal, 212 p.
- HACKSKAYLO E. et BRUCHET G., 1972. — *Hebeloma* as mycorrhizal fungi, *Bull. of the Torrey bot. club*, 99, (1), pp. 17-20.
- MAC ARDLE R.-E., 1931. — Determining the identity of mycorrhiza forming fungi, *Papers Michigan Acad. Sci. Arts and Letters*, 13, pp. 159-164.
- MASUI K., 1927. — A study of the ectotrophic mycorrhizae of woody plants, *Mem. coll. Sci. Kyoto, Imp. Univ. Sér. B*, 3, pp. 149-278.
- MELIN E., 1953. — Growth factor requirements of mycorrhizal fungi of forest trees, VI Congr. internaz. Microbiol. Roma, 6, p. 130.
- MODESS O., 1941. — Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte, *Symb. bot. Upsal.*, V, (1), 146 p.
- PEYRONEL B., 1920. — Alcuni casi rapporti micorrizici tra Boletinee ed essenza arboree, *Mem. R. Staz. Patol. Veget. Roma*, 53, p. 24.
- RITTER G., 1964. — Zur morphologie der Mykorrhiza von *Pinus silvestris*, mit *Suillus luteus*, *Amanita muscaria* und *Hebeloma mesophaeum*, *Zeitsch. f. Pilzk*, 30, pp. 89-94.
- SHEMAKHANOVA N.-M., 1956. — *Hebeloma crustuliniforme* (Bull.) Fr. mycorrhiza former with oak, *Mikrobiologiya*, 25, (1), pp. 57-60.
- TRAPPE J.-M., 1962. — Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae, *Bot. rev. U.S.A.*, 28, pp. 538-606.
- TRAPPE J.-M., 1967. — Pure culture synthesis of Douglas Fir mycorrhizae with species of *Hebeloma*, *Suillus*, *Rhizopogon* and *Astraeus*, *Forest. Sci. U.S.A.*, 13, (2), pp. 121-130.

Département de Biologie végétale,
Laboratoire de Mycologie associé au C.N.R.S.,
Université Claude-Bernard (Lyon I),
43, boulevard du 11-Novembre-1918, F - 69621 Villeurbanne.