

étaient tapissées par des cellules sécrétrices ; dans les deux grandes cavités, celles-ci avaient terminé leur fonctionnement, tandis que dans la troisième elles produisaient une matière jaunâtre sucrée. Cet ovaire possédait donc trois glandes septales. Elles débouchaient par un petit orifice un peu au dessus de la base des deux stigmates et dorsalement ; la position de ces ouvertures a été indiquée par un point noir dans le diagramme floral (fig. 7). Les coupes comprises entre les insertions inférieures des pièces I et V montraient dans la région centrale trois groupes de faisceaux libéro-ligneux ; deux comprenaient de nombreux faisceaux qui entouraient complètement les loges ovariennes au niveau de la pièce V ; le troisième comptait seulement cinq faisceaux ; ces derniers se continuaient plus haut dans la partie comprise entre la glande septale linéaire antérieure et la glande septale droite.

En réalité, cet ensemble de faisceaux constituait la trace du troisième carpelle. C'est le manque de place qui a empêché celui-ci de se développer complètement.

En résumé, deux faits ont contribué à modifier d'une façon si étrange cette fleur d'*Agave*, la courbure et la compression. Le premier semblerait être un fait de géotropisme négatif, comme il a été dit dans le cas précédent. Dans cet exemple, la courbure ne s'est pas manifestée sous la fleur ; cette dernière y a participé totalement.

Le phénomène de compression a été produit par les feuilles de la base ; celles-ci présentaient des gaines larges qui, s'entreroisant, ont serré fortement le pédoncule et surtout la fleur pendant son développement.

L'action combinée de ces deux facteurs a amené le spirralisme des pièces. Ceci viendrait infirmer l'opinion des auteurs prétendant que les actions mécaniques ne peuvent jamais produire le spirralisme des organes.

## ÉTUDES

sur les

# MYCORRHIZES ENDOTROPHES

par I. GALLAUD (Suite)

(Planches I à IV).

### CHAPITRE II

#### ÉTUDE DES DIFFÉRENTS ORGANES DE L'ENDOPHYTE

##### § 1. — LE FILAMENT MYCÉLIEN

Le filament mycélien est la partie la plus volumineuse de l'endophyte, sinon celle qui joue le principal rôle. Il se présente avec des caractères variables d'une plante à l'autre, mais à y regarder de près ces différences ne sont pas fondamentales et sont plutôt quantitatives que qualitatives.

En particulier, les dimensions transversales moyennes, constatées dans une même espèce de plante infestée, varient beaucoup d'une plante à l'autre. Les plus grandes largeurs que j'ai constatées atteignent 12  $\mu$  dans la Ficaire et le *Sequoia* et parfois, mais exceptionnellement 25  $\mu$  dans *Angiopteris Darwiniana* et certains *Allium*. D'une façon générale les filaments sont plus gros dans les Monocotylédones que dans les Dicotylédones. C'est parmi ces dernières que j'ai constaté les filaments les plus fins (2  $\mu$ , 5 au maximum) dans le *Vincetoxicum officinale*.

A partir du point de pénétration, la largeur des filaments va en décroissant à mesure que le nombre de leurs ramifications augmente et qu'ils pénètrent plus avant dans l'intérieur de l'écorce. C'est ce qui se produit notamment pour tous les endophytes des séries de

*Arum*, du *Paris*, et des Hépatiques. Au contraire, dans les endophytes du type *Orchidée*, la dimension des filaments, si elle varie suivant la nature des cellules (Pilzwirthezellen ou Verdauungszellen), ne décroît pas progressivement; elle est la même dans les dernières cellules infestées que dans les premières. Cette particularité tient au mode de développement du champignon des Orchidées. Celui-ci, en effet, se ramifie rarement, car un même peloton est formé d'un seul ou d'un petit nombre de filaments qui se répandent ensuite dans les cellules voisines. Ce n'est que dans quelques cellules (Verdauungszellen) que le filament principal enroulé donne des ramifications toujours portées par de courts rameaux latéraux. Les extrémités libres et croissantes du mycélium ne se résolvent jamais en fines ramifications et n'arrêtent jamais ainsi leur marche en avant. Cela explique que les Orchidées, malgré le nombre souvent très-restreint des points de pénétration, puissent être toujours largement infestées, alors que les plantes des autres types, qui sont infestées beaucoup plus souvent à partir de l'extérieur, renferment une quantité bien moindre de mycélium. Ajoutons que la croissance lente et la pérénité des racines d'Orchidées favorise beaucoup ce mode de développement, impossible dans les autres racines qui disparaissent vite et où, par contre, l'endophyte se développe très rapidement.

L'aspect de la membrane se modifie également suivant les régions de la plante. Dans la portion libre du champignon, la membrane est toujours de couleur brune et d'une épaisseur relative généralement très grande. Elle est fortement imprégnée de cutine et prend vivement tous les colorants des substances azotées, au point de devenir très opaque, ce qui rend difficile l'étude de son contenu. Elle conserve sa couleur brune et sa grande épaisseur dans les premières assises des plantes envahies (assise pilifère, assise subéreuse) mais très rapidement elle devient hyaline et reprend une épaisseur normale. Elle reste d'ailleurs imprégnée de cutine pendant longtemps encore, car les colorants des matières azotées, en particulier ceux des noyaux, se fixent énergiquement sur elle, de moins en moins d'ailleurs à mesure que le filament s'enfonce plus profondément dans la racine. Sur les parties les plus jeunes, la cutine ne s'est pas encore formée et c'est là seulement que l'étude cytologique précise du contenu du champignon est possible, car

les colorations des noyaux et du protoplasme n'y sont pas masquées par celles de la membrane.

C'est sur ces filaments jeunes qu'il convient de faire l'étude de la constitution chimique de la membrane, car elle n'a pas encore subi de transformations secondaires. Pour faire cette étude, j'ai utilisé quelques-unes des réactions de coloration indiquées par Mangin (88, 91, 92, 95, 96, 99). Tous les endophytes sur lesquels j'ai opéré, ceux de *Arum maculatum*, de différents Ails, du *Ruscus aculeatus*, de la Ficaire, du *Viola sylvestris*, du *Fegatella comica*, du *Limodorum abortivum*, m'ont donné nettement avec le rouge de ruthénium, la réaction des composés pectiques. Par contre, aucun d'eux ne renferme de cellulose, ainsi que je m'en suis assuré par l'action de l'acide phosphorique iodé après traitement par l'hypochlorite de sodium ou par la potasse, en solution alcoolique concentrée. Les membranes des champignons plus ou moins gonflées par ces derniers réactifs se colorent en jaune brun tandis que les parois des cellules hôtes prennent une teinte bleue violacée. Cependant il faut faire exception pour la partie centrale des corps de dégénérescence du *Limodorum* qui se colorent en bleu pâle, indice de la présence de la cellulose.

Outre les composés pectiques la membrane renferme aussi de la callose ou des corps voisins. C'est à cette propriété que les mycéliums doivent de prendre énergiquement le bleu coton, ce qui permet de déceler facilement leur présence dans les tissus. Il est à remarquer cependant que cette propriété de fixer le bleu coton ne persiste pas après le traitement à l'hypochlorite de sodium et que les coupes traitées par la potasse se colorent moins vivement que les coupes fraîches.

En somme la membrane des endophytes se montre formée de callose et de composés pectiques sans cellulose. On sait que Mangin a montré que la cellulose existe dans les Saprologniées et les Péronosporées, que la callose manque dans les Mucorinées, les Ustilaginées, les Urédinées et quelques Basidiomycètes; au contraire la callose est associée aux composés pectiques dans les Ascomycètes et beaucoup de Basidiomycètes. C'est donc parmi ces deux derniers groupes qu'il convient de rechercher les espèces libres qui donnent des endophytes.

Les cloisons transversales existent dans beaucoup d'endophytes

mais elles y sont assez rares et surtout n'y sont pas pas distribuées d'une façon régulière. Elles ne peuvent donc guère servir à déterminer la nature taxonomique de l'endophyte ainsi que l'a déjà fait remarquer Shibata (02) à propos de celui du *Psidium*. Ce caractère très important pour les champignons filamenteux en général et très constant, devient éminemment variable dans les endophytes et dépend dans une étroite mesure de leur genre de vie. On constate en effet que les portions libres des filaments, appliquées à la surface des racines, sont fréquemment cloisonnées et d'une façon régulière. Cela semble indiquer que la forme libre appartient à une espèce normalement cloisonnée. Parfois cette propriété s'exagère en quelque sorte et il en résulte généralement à l'intérieur de l'assise superficielle des racines la formation d'un pseudo-parenchyme analogue à celui que j'ai représenté pour l'*Allium sphaerocephalum* (Pl. I, fig. 14), et signalé pour un grand nombre d'autres plantes. Mais, à mesure que le champignon pénètre plus avant dans la racine, il semble perdre la propriété de former des cloisons transversales. Elles deviennent en effet très rares dans les portions profondes du mycélium, même dans le cas où elles étaient assez fréquentes au voisinage de la surface, comme dans le *Psidium* et la plupart des Orchidées.

À la vérité, on rencontre, même dans la profondeur des tissus, des cloisons parfois nombreuses, mais elles n'ont pas une origine normale. Elles se forment toujours au voisinage des filaments dont le contenu protoplasmique a disparu et isolent ainsi du reste du filament sain et vivant la portion vide et morte. Ces cloisons sont analogues aux fausses cloisons des Mucorinées dont la formation suit les déplacements du protoplasma dans le tube mycélien et isole ce protoplasma de la région abandonnée. C'est à des déplacements de ce genre qu'il faut rapporter l'origine des cloisons courbes à convexité tournée vers le point végétatif que j'ai signalées dans le *Sequoia* (fig. 7).

J'ai cherché à étudier l'endophyte en dehors de la racine, dans sa portion libre. Cette étude présente une grande importance. Pour les mycorrhizes endotrophes, en effet, les rapports du champignon avec l'extérieur ne peuvent se faire que par les filaments qui viennent du dehors et sont répandus dans l'humus. Malheureusement, il est impossible à cause de la finesse des filaments de

s'assurer de leur continuité avec ceux qu'on rencontre au voisinage des racines. Malgré les plus grandes précautions, ils se rompent bientôt et on ne peut jamais avoir que de faibles fragments libres dont on soit sûr de l'identité avec le mycélium interne. Cependant, il m'est arrivé d'isoler sans les rompre des longueurs de mycélium assez grandes. La grosseur du filament, ses nombreuses ramifications, son allure générale aux points rompus, font penser qu'il s'étend encore beaucoup plus loin et on peut affirmer que le développement du champignon dans l'humus est supérieur ou au moins égal à celui qu'il prend dans l'intérieur des racines.

L'étude des portions de filaments libres attachés à la surface des racines et restant en continuité avec ceux de l'intérieur est difficile. Les colorants du protoplasma et des noyaux se fixent énergiquement sur les membranes, toutes fortement cutinisées et épaissies. Cependant des portions d'hyphes moins différenciées, rencontrées assez souvent, m'ont permis de constater avec certitude l'absence de protoplasma et de noyaux en bon état. Ces régions du mycélium sont donc mortes et il faut en conclure que si quelques relations d'échanges subsistent entre la partie extraradiculaire du champignon et sa partie interne, elles sont rares et difficiles.

C'est là un point important sur lequel j'aurai à revenir.

Il y a peu à dire sur les modes de ramification des différents endophytes. J'ai déjà signalé que les endophytes du type Orchidécose ramifient peu et donnent seulement des ramifications latérales dans les *Verdaunungszellen*. Par contre, dans les autres mycorrhizes les branches principales de croissance se ramifient souvent mais sans obéir à une loi régulière qui pourrait donner des indications sur la nature du champignon. Il semble que ce soient les conditions spéciales de la vie du mycélium qui déterminent la formation de nouvelles branches plutôt que des causes tenant à sa nature propre. Le fait est très net dans le cas des endophytes parcourant les métaux. Si le méat reste très étroit et sans communications latérales avec les voisins, comme il arrive souvent pour ceux qui sont parallèles à l'axe des racines, le filament reste simple, s'allonge beaucoup, et va porter l'infection très loin du point de pénétration. Si un nouveau méat vient aboutir dans le premier, par exemple un méat orienté radialement, le filament y détache aussitôt une branche latérale qui va étendre l'infection en profondeur; de même si un

mét s'élargit brusquement, le filament simple jusqu'alors, y loge de nouvelles branches, parfois en grand nombre. La figure de la page 21 représente un de ces cas où les branches latérales se multiplient dans un espace élargi. Dans le cas d'un mycélium intracellulaire, on observe généralement que chaque filament se ramifie dès son entrée dans une cellule, comme si la quantité nouvelle de nourriture qu'il y trouve favorisait cette multiplication des branches. Cette dernière est portée au maximum quand il y a formation d'un arbuscule.

Une production tout à fait particulière des filaments des mycorrhizes du type *Arum*, et qui me paraît bien spéciale aux champignons endophytes, est la formation des *expansions lamellaires* latérales que j'ai déjà décrites pour l'*Arum maculatum*. On retrouve ces expansions avec les mêmes particularités plus ou moins accentuées sur tous les endophytes de cette même série.

Je ne les ai jamais remarquées que sur le mycélium extracellulaire des mycorrhizes, et n'ai jamais pu en voir sur les mycélium des vrais parasites, même sur ceux qui se développent dans des conditions identiques, c'est-à-dire dans les méats des plantes attaquées.

Les soudures de membranes fréquentes entre ces expansions lamellaires ne doivent pas nous étonner ; elles sont analogues à celles qui se produisent dans beaucoup de champignons entre tubes germinatifs voisins. Elles rappellent aussi, par plus d'un point, les anastomoses singulières qu'on observe dans les membranes des champignons ectotrophes lorsqu'ils s'insinuent entre les cellules de l'assise pilifère pour former cette sorte de réseau si caractéristique que Drude (73) et Kamiensky (81) ont signalé dans le *Monotropa* et que Sarauw (94) a appelé le *réseau d'Hartig*. Ces soudures montrent que, au point où elles se produisent, le champignon est encore jeune, et que sa membrane, encore très plastique et en voie d'allongement, n'a pas subi les transformations qui l'immobilisent dans sa forme et la rendent incapable d'accroissement.

L'étude cytologique du contenu mycélien ne peut se faire commodément que sur les extrémités des jeunes hyphes, où les membranes ne sont pas encore cutinisées. Partout ailleurs la coloration intense des membranes sous l'influence des réactifs nucléaires masque plus ou moins celle des noyaux et du protoplasme.

Dans les hyphes jeunes le protoplasme, sans vacuoles, remplit le tube mycélien. Sur les matériaux fixés au Flemming il prend nettement l'aspect réticulé. Dans les hyphes plus âgées il renferme des vacuoles et contient souvent des gouttelettes de substances grasses très réfringentes sur les coupes fraîches et noircissant par l'effet des réactifs osmiques.

Le noyau présente des caractères constants pour tous les endophytes que j'ai examinés appartenant aux différentes séries. Ses dimensions oscillent entre 2 et 3  $\mu$ . A l'état jeune il est pourvu d'une fine membrane nucléaire (Pl. IV, fig. 48).

A l'intérieur de cette membrane on remarque un nucléoplasme homogène, renfermant quelquefois une vacuole d'apparence plus claire et un nucléole arrondi qui prend fortement les colorants basiques (fuschine, hématoxyline). Le reste du noyau est acidophile et se colore en vert pâle par le vert-lumière. Je n'ai jamais pu mettre nettement en évidence sur ces noyaux jeunes l'existence de filaments chromatiques. Quelquefois cependant on aperçoit contre la membrane nucléaire un granule fortement coloré qui est peut-être formé de chromatine (Pl. III, fig. 38).

Le noyau ne reste pas longtemps au stade que je viens de décrire. A mesure qu'il avance en âge, il paraît subir des transformations. On constate d'abord que la membrane nucléaire n'est plus visible. Le nucléole apparaît seul nettement au milieu d'une aréole plus claire. A un stade plus avancé on n'aperçoit plus qu'une masse fortement colorable par les réactifs nucléaires et qui est sans doute de la chromatine (Pl. I, fig. 6 et Pl. IV, fig. 39). Primitivement acidophile, le noyau est donc devenu basophile. La forme et la dimension de ces masses chromatiques est assez irrégulière et rappelle les formes amiboïdes quelquefois décrites pour les noyaux des champignons filamenteux. Ces diverses transformations ne se produisent jamais que dans les filaments déjà âgés et ayant subi un commencement de cutinisation.

Dans les stades jeunes on constate souvent que les noyaux sont associés par deux (Pl. IV, fig. 48). Il s'agit sans doute de noyaux qui viennent de se diviser. Toutefois je n'ai jamais vu de division assez nettes pour pouvoir dire suivant quel mode elles se font.

## § 2. — Les Vésicules

Les vésicules constituent un des organes les plus répandus parmi les endophytes. Sur 68 plantes étudiées, Janse n'a constaté leur présence que dans 28 d'entre elles, mais il reconnaît qu'elles sont parfois assez rares pour avoir échappé à ses recherches. Je les ai rencontrées pour ma part dans toutes les mycorhizes que j'ai étudiées, excepté cependant dans celles des Orchidées. De même aucun observateur n'en signale dans ces dernières plantes, souvent étudiées cependant, sauf Mollberg (84) qui en a vu dans *Epipactis* et *Platanthera*. J'ai étudié avec beaucoup de soin de nombreuses racines d'*Epipactis latifolia* sans en trouver non plus, mais je ferai remarquer qu'elles existent dans le *Tamus* et le *Psilium*, dont les endophytes sont très voisins de ceux des Orchidées. On peut donc affirmer que les vésicules constituent un organe normal des endophytes et qu'il n'y a pas de mycorhizes qui en soient dépourvues d'une façon constante, sauf peut-être dans les Orchidées.

Les vésicules peuvent être extracellulaires ou intracellulaires. Il ne semble pas qu'il faille de ce chef établir de distinction entre elles, car elles ont les mêmes caractères. D'ailleurs il est assez fréquent de voir le même endophyte et parfois le même filament donner des vésicules des deux sortes. C'est ce qu'on constate dans les *Ranunculus* (*R. Flammula*, *R. Cheroxyphyllos*, *R. auricomus*). De même Janse a vu des vésicules des deux catégories dans le *Turpinia* et l'*Echinocarpus*.

Les vésicules, surtout celles qui se développent dans les méats, sont presque toujours terminales (Pl. I, fig. 12). Elles se forment de la façon suivante : un filament cesse de s'accroître en longueur et se gonfle en masse à son extrémité. Dans cette partie renflée s'accumule un protoplasme très dense et les noyaux s'y multiplient rapidement par division (Pl. III, fig. 29 et 30). La masse terminale se renfle peu à peu en sphère si la largeur du méat le permet, sinon les parois de la vésicule s'accroissent à celles du méat et le distendent progressivement. Il en résulte une vésicule de forme plus ou moins allongée et arrondie aux extrémités. Le protoplasme qui la remplit, d'abord homogène, devient vacuolaire, puis apparaissent des matières de réserve formées surtout par de l'huile, qui noircit fortement sur les coupes fixées au Flemming. En même temps, la

membrane s'épaissit et brunit. Très souvent aussi la vésicule isole son contenu du reste du filament par une cloison.

La croissance du filament, qui a donné ainsi une vésicule, est arrêtée et il ne s'allongera plus que par ses branches latérales. Mais il peut arriver que la vésicule, avant l'épanouissement de sa membrane, bourgeoine en un point quelconque de sa surface et donne un filament qui continuera le premier. Souvent, à cause de la forme du méat, ce filament naît au point diamétralement opposé à celui où aboutit le filament initial, et alors la vésicule paraît être intercalaire et résulter du renflement du filament en un point de son parcours. Souvent plusieurs vésicules se forment ainsi à la suite les unes des autres, mais chacune d'elles est bien terminale à l'origine et ne devient intercalaire que plus tard.

Dans le cas des vésicules intracellulaires il est rare que ce soit le filament principal qui a pénétré dans la cellule qui donne une vésicule; elles se forment de préférence sur des rameaux latéraux qu'elles terminent. Généralement, elles sont de plus petite taille que les vésicules intercellulaires et touchent rarement les parois de la cellule qui les contiennent. Elles sont plongées dans le protoplasme et dans ce milieu à demi liquide elles supportent des pressions égales dans tous les sens qui leur font prendre une forme sphérique presque parfaite. Toutefois, lorsque des vésicules très grosses sont logées dans de petites cellules, comme c'est le cas pour l'Anémone, la Ficaire ou la Parnassie (Pl. I, fig. 12) ou lorsqu'il s'en produit plusieurs dans la même cellule, la forme de la vésicule peut s'écartier beaucoup de celle d'une sphère. Parfois même la forme des vésicules est très compliquée sans qu'il soit possible d'invoquer aucune des raisons physiques précédentes pour l'expliquer. C'est ce qui se présente souvent dans le *Viola sylvestris* (Fig. 5).

Il peut aussi se faire que certaines vésicules soient nettement de formation intercalaire et résultent de renflements locaux du filament. Elles existent alors souvent en très grand nombre serrées les unes contre les autres et prennent les formes les plus variées. Elles présentent d'ailleurs dans leur formation les mêmes particularités que les vésicules intercellulaires : abondance des noyaux résultant de leur division rapide, protoplasme dense à l'origine puis vacuolaire, enfin accumulation de réserves qui remplissent la vésicule pendant que ses parois s'épaississent et se cutinisent.

On rencontre fréquemment dans les endophytes intracellulaires, aussi bien que dans ceux qui sont intercellulaires, des renflements tantôt intercalaires, tantôt terminaux, qui sont entièrement vides (Pl. I, fig. 14). Leurs parois très minces sont affaissées et plus ou moins plissées comme celles d'un ballon dégonflé; le filament mycélien auquel ils se relient est également vide. Il s'agit évidemment ici de vésicules n'ayant pas encore achevé leur évolution et dont le contenu après s'y être accumulé quelque temps a été résorbé et utilisé par le champignon.

La répartition des vésicules dans les différentes parties de la racine est très variable; elles se forment un peu partout dans le parenchyme cortical depuis les cellules infestées les plus superficielles jusqu'aux plus profondes. Dans la même racine d'ailleurs il n'est pas rare de rencontrer des points où presque tout le parenchyme infesté est occupé par des arbuscules ou des sporangioles tandis que dans un segment suivant ce sont les vésicules qui dominent. Tel est le cas de l'*Arum Arisarum* où parfois les vésicules s'accumulent en très grand nombre en un point d'une racine et sont presque absentes dans le voisinage. Il en est de même dans le *Parnassia palustris* (Pl. I, fig. 12). Janse a signalé pour le *Selaginella* des cas de semblables accumulations de vésicules. Aussi la distinction en régions qu'il établit pour les racines infestées, et dont une est justement fondée sur la localisation précise des vésicules, me paraît peu justifiée. Il n'y a guère que dans les endophytes du type *Paris* que les vésicules semblent se grouper dans des assises bien déterminées et encore cette localisation n'a rien d'absolu et souffre de nombreuses exceptions.

En dehors des sortes de vésicules précédentes qui présentent entre elles la plus grande analogie il existe certains organes que j'ai appelés aussi vésicules et qui semblent cependant en différer notablement, ce sont les renflements du *Psilotum* et du *Colchicum*.

Ceux du *Psilotum* ont déjà été étudiés par Janse (97), Bernatsky (99) et Shibata (02). Janse constate à leur intérieur la présence de corps albuminoïdes très réfringents et c'est sans doute pour cette raison qu'il hésite à les considérer comme des vésicules. Bernatsky y voit des sporanges arrêtés dans leur évolution. Shibata a suivi avec soin la formation de ces organes: ils naissent comme les autres vésicules par renflement terminal ou intercalaire d'une

hyphe où s'accumulent du protoplasme et des matériaux de réserve et où les multiplications de noyaux sont nombreuses. Plus tard les membranes s'épaississent et on constate à l'intérieur la présence de matières huileuses. Il s'agit donc bien de vésicules ordinaires. Elles sont parfois très abondantes, accumulées en grand nombre dans des cellules spéciales qu'elles remplissent presque complètement, mais on les rencontre aussi isolées dans les Pilzwirhzellen et même dans les Verdauungszellen.

Cette abondance des vésicules dans un endophyte que toutes ses autres particularités rapprochent étroitement de celui des Orchidées est très remarquable. Elle montre que les mycorhizes d'Orchidées malgré les nombreux caractères spéciaux aux champignons qui les habitent ne sauraient être mises entièrement à part des autres.

Les vésicules du *Colchicum automnale* (Pl. II, fig. 20, 21, 22 et 23), tout à fait semblables à celles que Janse a fait connaître pour le *Disporum*, s'éloignent davantage du type ordinaire des vésicules des autres endophytes. Leur localisation bien précise sur des filaments particuliers et dans une assise de cellules déterminées de la plante, leur mode spécial d'évolution semblent en faire un organe à part. Ces différences ne sont cependant pas capitales. La localisation des vésicules pour être moins précise que dans le *Colchicum* est réalisée dans beaucoup d'endophytes du type *Paris*. Le renflement apical d'un filament donnant une vésicule est aussi le cas le plus fréquent dans toutes les mycorhizes. Enfin les organes singuliers du *Colchicum* après s'être gonflés et remplis de matières nutritives se vident et s'affaissent comme le font beaucoup de vésicules typiques. Si donc ils présentent quelques particularités morphologiques qui les mettent un peu à part on peut néanmoins considérer que l'ensemble de leurs caractères doit les faire ranger à côté des vésicules typiques.

Il est difficile de dire quelles sont les causes qui provoquent la formation des vésicules. D'une façon générale un endophyte ne forme des vésicules que lorsqu'il est déjà bien développé dans la plante et après qu'il a déjà envoyé des arbuscules ou formé des sporangioles dans les cellules profondes. A mesure que la saison avance le nombre relatif des vésicules augmente et c'est lorsque le champignon a atteint son maximum d'extension qu'elles sont le



plus abondantes. Le fait est très net pour les endophytes des Liliacées dont les racines meurent chaque année et pour les *Arum* qui sont dans le même cas : les vésicules sont toujours plus nombreuses dans les racines qui commencent à s'altérer que dans les jeunes racines où l'infection est récente.

On a déjà beaucoup discuté sur la *nature morphologique et le rôle physiologique des vésicules*. Quelques auteurs ont cru y reconnaître des organes reproducteurs. Bruchmann pense que l'endophyte du *Lycopodium annotinum* est un *Pythium* et regarde les vésicules comme des oogones ; Gabel pour le *Lycopodium truncatum* croit que ce sont des chlamydospores (Dauerconidien) d'un *Pythium* ; Bernatsky, reconnaît dans les vésicules du *Psilotum* des sporanges arrêtés dans leur développement et les identifie avec les sporanges qu'il a obtenus sur un *Hymenogés* retiré du *Psilotum*. Mais les raisons pour lesquelles tous ces auteurs pensent pouvoir rapprocher les endophytes d'espèces de champignons bien déterminées sont très contestables et par suite aussi l'homologation des vésicules avec leurs organes de reproduction.

La plupart des auteurs qui se sont attachés plus spécialement à l'étude des vésicules les regardent plutôt comme des organes de réserve, des sortes de kystes où s'accumulent des matières nutritives. Au moment de la destruction des racines ces kystes subsistent seuls dans la terre et par une germination ultérieure donnent un mycélium qui peut infester de nouvelles racines.

Il est très probable que les vésicules fonctionnent de cette façon, au moins celles qui ont une membrane épaisse, et qu'elles peuvent ainsi contribuer à la propagation de l'endophyte après la mort des racines. Je dois dire cependant que je n'ai pas réussi à les faire germer. Les coupes faites dans des racines âgées de *Senecioia* et de *Violettes* et renfermant des vésicules à différents stades ont été conservées en cellules de Van Tieghem sur des milieux nutritifs variés. Bien qu'elles soient restées parfois un assez long temps sans être envahies par les moisissures et les bactéries provenant de la surface des racines coupées je n'ai jamais pu observer le moindre changement dans ces vésicules. Ces expériences ne prouvent pas que les vésicules sont incapables de germer mais elles montrent que leur germination dans les conditions de l'expérience ne peut se produire qu'au bout d'un temps très long.

Outre ce rôle hypothétique mais cependant très probable de conservation de l'endophyte après la destruction des racines, les vésicules en remplissent souvent un autre. C'est celui d'organe de réserve *temporaire* pour le champignon lui-même. Il s'agit ici de ces vésicules à parois minces qu'on trouve souvent affaissées et vides dans les racines. Ce sont des vésicules dont le contenu a été utilisé par le champignon pour son propre développement. Il est évident que l'accroissement du champignon n'est pas continu et uniforme et se fait par saccades. Par moments, la poussée des hyphes est arrêtée, soit par suite de résistances plus grandes dans les membranes des cellules, soit pour toute autre cause. Les organes d'absorption du mycélium continuent cependant à fournir des aliments dont le superflu vient gonfler les extrémités des hyphes. Mais quand la marche en avant reprend le mycélium dépense plus qu'il n'absorbe et les réserves rentrent de nouveau en circulation. Si la vésicule a eu le temps de se former, d'épaissir ses membranes, de s'isoler par une cloison elle reste inaltérée, sinon son contenu est repris, sert à faire de nouvelles hyphes et la vésicule vide et dégonflée, ainsi que le filament qui la supporte, sont isolés du reste du champignon par une cloison.

On s'explique également que les kystes définitifs, constitués par les vésicules épaissies, soient plus nombreux à la fin de la saison, au moment où la racine va se détruire. L'endophyte a alors généralement atteint sa limite d'extension. Il est arrêté dans sa marche en avant par des membranes épaissies, souvent par l'endoderme. Comme il n'utilise plus les aliments qu'il absorbe pour former de nouvelles hyphes, que, d'autre part, il ne produit pas d'organes reproducteurs, il loge les substances nutritives en excès dans des vésicules. Tous les organes qui ne sont pas encore différenciés et cutinisés, par exemple les extrémités des hyphes, se renflent en vésicules.

La formation des vésicules dépend donc simplement des conditions de nutrition et de croissance du mycélium. Ainsi on s'explique que tantôt elles existent et tantôt sont absentes dans les racines voisines d'une même plante ou dans la même racine en des points peu éloignés. On s'explique aussi qu'elles puissent se former dans toutes les régions infestées depuis l'épiderme jusqu'aux dernières cellules envahies.

On peut d'ailleurs observer la formation d'organes analogues aux vésicules en dehors des mycorrhizes. Un grand nombre de Mucédinées donnent en effet en culture des renflements analogues aux vésicules. Jamais ces renflements ne se produisent au début de la culture alors que le mycélium croît rapidement ; ils se forment seulement quand le champignon a envahi toute la surface du substratum et que son extension est ainsi arrêtée sans que le milieu nutritif soit épuisé. Si on vient à transporter des filaments présentant ces sortes de kystes sur un second milieu, le développement reprend et les kystes se vident pour se former à nouveau quand la croissance sera de nouveau arrêtée.

On ne peut donc regarder la formation des vésicules dans les endophytes comme un phénomène d'adaptation immédiat dû uniquement à l'influence même des racines. Elle n'est pas nécessairement liée à la vie intraradiculaire et tient à la nature même du champignon. De ce fait le caractère de la présence constante des vésicules dans les endophytes prend une grande importance : ce caractère joint à celui de l'uniformité de la constitution chimique des membranes et à la constance de la structure des noyaux, également indépendants de toute adaptation, montre que *tous les endophytes ont entre eux de grandes affinités naturelles.*

(A suivre).

## REVUE DES TRAVAUX

# DE TÉRATOLOGIE VÉGÉTALE

PARUS DE 1895 à 1899 (Suite).

*Ophiotrossées.* — M. MAXON (1) a figuré deux variations dans les feuilles de l'*Ophiotrossum vulgatum* : le premier cas décrit comporte une feuille fertile dont la moitié supérieure est stérile pendant que la partie inférieure porte d'un côté cinq sporanges normaux et de l'autre six ; le second cas consiste en une simple bifurcation de l'extrémité du lobe fertile.

*Équisétinées.* — On sait que les *Equisetum* normaux possèdent des tiges à dimorphisme très net (tiges stériles vertes et munies de rameaux verts, tiges fertiles simples et de teinte livide). M. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (2) a constaté un cas très intéressant d'*inversion de dimorphisme* chez un exemplaire d'*Equisetum maximum* dont la tige, rameuse et verte, en tout semblable aux tiges stériles normales, était terminée par un épi de sporanges long de 12 millimètres seulement (au lieu de 80) ; il y avait ainsi superposition de deux tiges, l'une stérile, inférieure, l'autre fertile, ne comprenant qu'un entre-nœud et un épi.

M. UNDERWOOD (3) signale une torsion en spirale de la tige d'un *Equisetum* (probablement *E. hiemale*) ; la Prêle déformée présente un aspect qui rappelle celui de *Riella helicophylla*.

*Tératologie expérimentale.* — Dans ses recherches sur les réactions cicatricielles des Ptéridophytes, M. MASSART (4), a montré que seules les Marattiacées offrent des exemples de cicatrisation par cloisonnement cellulaire : les éléments atteints par le traumatisme se désorganisent, mais au-dessous d'eux les cellules restées vivantes se cloisonnent avec rapidité et fournissent des cellules dont les parois ne se subérisent pas

(1) W. R. Maxon : *Some variations in the Adiantum* (Fern Bull., Birmingham, t. 7, 1899, p. 90).

(2) L. Géneau de Lamarlière : *Sur quelques cas tératologiques observés aux environs de Reims* (Reims, Bul. soc. sci. nat., t. 8, 1899, 46 p., 3 fig.).

(3) L. M. Underwood : *An interesting Equisetum* (Bot. Gaz., Chicago, Ill., Univ. Chic., t. 20, 1895, p. 326, 4 fig.).

(4) J. Massart : *La cicatrisation chez les Végétaux* (Bruxelles, Mém. Acad. roy., t. 57, 1898, 68 p., 57 fig.).



Il est intéressant ici encore, dans les deux cécidies de la Sabine récoltées à de hautes altitudes, d'interpréter la grande hypertrophie présentée par le tissu aréolé des feuilles parasitées comme étant le résultat de l'accentuation d'un caractère alpin.

3° *Cécidie produite par une larve de Cécidomyide*. — Kieffer la décrit ainsi : Galle ellipsoïdale à paroi très mince, haute de 3 à 4 millimètres et large de 1,5 à 2 millimètres, terminée par une minime pointe oblique, en dessous de laquelle se trouve le trou de sortie (Pantel).

#### CONCLUSIONS.

En résumé, l'étude des diptéroécidies des Genévriers est fort intéressante parce qu'elle nous a permis de constater les faits suivants concernant la forme des galles, la réaction des tissus végétaux à l'action parasitaire et l'accentuation des caractères alpins ou sahariens :

1° Sous l'influence de la larve de diptère située au voisinage du point végétatif d'un jeune rameau, arrêt de croissance dans les entrenœuds supérieurs et production d'un amas terminal serré de feuilles courtes, hypertrophiques ; l'action cécidogène se faisant sentir avec la même intensité dans toutes les directions, l'aéroécidie formée présente un axe de symétrie (diagramme) ;

2° Arrêt dans le développement et dans la différenciation, accompagné d'une abondante lignification, des tissus du verticille supérieur dont les feuilles sont en contact direct avec la larve ;

3° Phénomènes d'hypertrophie et d'hyperplasie atteignant leur maximum d'intensité dans les feuilles plus éloignées du parasite, apparaissant au second ou au troisième verticille déformé ;

4° Modification du diamètre des canaux sécréteurs des feuilles ;

5° Accentuation des caractères alpins dans les galles des Genévriers croissant à de hautes altitudes (J. nana et J. Sabina) : grand développement de l'appareil d'assimilation, principalement du tissu aréolé, augmentation de l'épaisseur du limbe et renforcement des tissus de soutien ;

6° Accentuation des caractères sahariens dans les galles du J. Oxycedrus : faible différenciation du parenchyme, absence de stomates, faisceau vasculaire et tissu aréolé peu développés, appareil de soutien réduit.

Laboratoire de Botanique de l'Université de Paris, le 10 janvier 1905.

## ÉTUDES

sur les

## MYCORHIZES ENDOTROPHES

par I. GALLAUD (Suite).

(Planches I à IV).

### § 3. — LES ARBUSCULES

Les organes que j'ai désignés sous le nom d'*arbuscules* existent dans la plupart des endophytes que j'ai examinés. Tantôt ils y ont un grand développement, et une durée assez longue, tantôt au contraire ils n'ont qu'une existence très éphémère et se transforment rapidement en sporangioles comme je le montrerai bientôt. Les corps de dégénérescence des Orchidées ne sont même probablement que des transformations d'arbuscules. L'arbuscule est donc un organe universellement présent dans les endophytes et par suite bien caractéristique de ces champignons. Il est d'autant plus étonnant qu'il ait échappé à l'attention des auteurs qui ont étudié les mycorhizes endotrophes et qu'aucun d'eux ne les ait signalés. Schlicht (88), Jause (97) et quelques autres décrivent assez souvent des cellules où les filaments sont très ramifiés et enchevêtrés, mais ils n'y attachent aucune importance.

À la vérité, ces organes singuliers bien que présents dans un très grand nombre de plantes et en très grande abondance ne sont nettement visibles que si on prend quelques précautions. Sur le frais, sans fixation et sans colorants, les arbuscules, par suite de l'enchevêtrement des hyphes très fines, se présentent comme une masse indistincte, granuleuse, à contours peu nets. Très rapidement



à cause de la ténuité des filaments, le tout s'altère et présente l'aspect floconneux que nous retrouvons dans beaucoup de sporangioles.

Il faut donc fixer les racines à étudier, et les fixer sur place au moment de la récolte. Encore tous les liquides fixateurs ne conviennent-ils pas également. Ceux qui pénètrent lentement et plasmolysent le protoplasme avant de le coaguler sont à rejeter car la variation brusque de pression intérieure dans le protoplasma des cellules infestées fait crever les branches les plus fines de l'arbuscule et se répandre dans la cellule le contenu des hyphes rompues. Le liquide de Flemming donne de bonnes fixations mais colore trop fortement en noir les granules de substances grasses contenues dans les arbuscules. Les fixateurs qui n'ont donné les meilleurs résultats sont le picroformol et l'alcool à 95° agissant sur de minces racines ou encore sur des coupes fines faites rapidement dans une racine fraîche. J'ai obtenu également de belles préparations en mettant directement dans l'acide lactique saturé de bleu coton des coupes faites sur des racines fraîches. En règle générale, il faut faire des coupes très fines sans quoi l'enchevêtrement des hyphes toujours très compliqué et leur superposition empêchent de voir nettement leur structure.

Nous avons déjà vu par l'étude rapide de la distribution des champignons faite dans le premier chapitre que les arbuscules peuvent être de plusieurs sortes. Les plus simples se trouvent dans les mycorrhizes du type *Arum* (Pl. IV, fig. 41, 42, 46, 47).

Dans ces champignons une branche latérale se détache des filaments jusque là intercellulaires et allongés dans les méats et pénètre aussitôt à l'intérieur de la cellule contiguë. Ce filament se divise parfois sans suivre aucune loi, parcourt la cellule, puis les différentes branches formées engrent les cellules voisines. Il n'y a jamais plus de 2 à 3 cellules ainsi occupées successivement. Mais le plus souvent dès la première cellule envahie le filament pénètre dans quelques branches secondaires irrégulières et celles-ci se résolvent bientôt brusquement par des dichotomies régulières et répétées à de très courts intervalles en un petit arbuscule touffu. Chaque branche se termine ainsi par une touffe buissonnante qui marque la fin de son développement. Tous les petits arbuscules sont donc terminaux. Il peut y en avoir plusieurs dans la même

cellule si le filament pénétrant a donné plusieurs branches ou si plusieurs filaments ont pénétré dans la même cellule. Finalement toutes les hyphes provenant d'un même point de pénétration, sauf celles qui se sont renflées en vésicules terminales ou celles qui poursuivent encore leur croissance, se terminent ainsi dans l'intérieur de la plante hôte par un arbuscule. J'ai appelé *arbuscules simples* ces arbuscules terminaux. On les rencontre sous leur forme la plus nette dans les *Arum*, où ils subsistent sans grande altération pendant toute la vie de la racine, et dans les endophytes de la même série. Ils se trouvent également dans l'endophyte du *Tamus* (Pl. II, fig. 26) que j'ai rangé dans le type Orchidée.

Une forme plus complexe d'arbuscules est celle qui se produit sur les endophytes du type *Paris* toujours intracellulaires. Là les arbuscules ne sont plus terminaux et ne marquent pas la fin du développement de l'hyphe qui les porte. Au contraire, l'hyphe principale qui parcourt une cellule en y formant des tortils serrés, donne de nombreuses petites branches latérales qui se résolvent en branches de plus en plus fines qui s'emmêlent dans les boucles déjà formées; l'hyphe principale, dont l'extrémité ne donne pas de touffes ramuses, gagne une nouvelle cellule où elle recommence à former des arbuscules nouveaux. Souvent aussi, au sortir d'une cellule à arbuscules, les hyphes donnent uniquement des pelotons enroulés ou même des vésicules. Très nombreux dans une même cellule sont les arbuscules latéraux formés ainsi et l'enchevêtrement des touffes ramuses et des hyphes forme un tout où il est impossible de rattacher chaque arbuscule à la branche dont il provient. Ajoutons, qu'à côté d'arbuscules sains, beaucoup sont en voie d'altération et se transforment en sporangioles. C'est cet ensemble complexe d'arbuscules, de sporangioles et d'hyphes, que j'ai désigné sous le nom d'*arbuscules composés*. L'un d'eux, relativement peu compliqué a été dessiné à une forte échelle, Pl. IV, fig. 42. On rencontre des arbuscules composés dans tous les représentants du type *Paris*, où les endophytes sont uniquement intracellulaires. Parmi les endophytes du type *Arum*, on les trouve également chez ceux qui font le passage au type *Paris*, c'est-à-dire dans les *Ranunculus*. Ce sont évidemment ces arbuscules composés que Schlicht appelle « ein Gewirr von Pilzfäden », dans le *Ranunculus acris*. La distribution des arbuscules dans les racines présente un

grand intérêt. Les arbuscules simples ne sont jamais localisés dans des assises déterminées. On en trouve partout où un filament mycélien termine sa croissance et comme toutes les branches à partir du point de pénétration ne prennent pas un égal développement, on rencontre des arbuscules à toutes les profondeurs dans le parenchyme cortical. Dans le *Ruscus*, dans beaucoup d'Aïls, il m'est arrivé d'en trouver sous l'assise subéreuse. Mais en fait, à cause même de leur mode de formation, c'est toujours dans les couches infestées le plus profondément qu'ils sont les plus abondants.

Parmi les arbuscules composés, certains de ceux qui appartiennent au type *Paris* n'ont aucune répartition déterminée. Ils peuvent se rencontrer dans toutes les assises du parenchyme de l'écorce et dans la même assise alterner de façon irrégulière avec des pelotons d'hyphes sans arbuscules. Nous en avons vu des exemples dans le *Sequoia*. On en trouve également dans les *Viola*.

Toutefois dans la plupart des représentants de la série du *Paris*, les arbuscules sont toujours placés dans la même assise de l'écorce qu'ils occupent à l'exclusion de presque tous les autres organes de l'endophyte.

Ces assises privilégiées sont toujours les plus internes que puisse atteindre le champignon sans rencontrer d'obstacle physique qui arrête son développement, c'est-à-dire une rangée de cellules qu'il ne puisse traverser. Cette assise-limite est très souvent l'endoderme dans les petites racines où généralement l'écorce entière est formée de parenchyme mou. C'est le cas pour tous les *Ranunculus* étudiés, la Ficaire, l'Anémone, le *Parnassia*. Dans le *Paris*, la Colchique, c'est la présence d'assises épaissies qui empêche l'endophyte de s'enfoncer trop avant et de venir former ses arbuscules composés contre l'endoderme.

Au point de vue *anatomique*, il n'y a pas de différence essentielle entre les arbuscules simples et les arbuscules composés sauf celle qui résulte pour ces derniers de leur enchevêtrement les uns dans les autres et avec les tortils filamenteux sur lesquels ils prennent naissance. Ils sont formés comme je l'ai dit par dichotomies régulières très fréquemment répétées à de courts intervalles. A chaque division le diamètre diminue; aussi très rapidement il atteint des dimensions très faibles. D'une façon générale cependant dans les arbuscules composés la largeur des plus petites branches ne des-

cent pas au dessous de 1  $\mu$ , tandis que dans les arbuscules simples les dichotomies plus serrées et plus nombreuses amènent le diamètre des derniers rameaux à n'être plus qu'un 1/2  $\mu$ . Dans certains cas même, les plus forts grossissements ne permettent pas, avec les meilleurs objectifs à immersion, de suivre jusqu'au bout le détail des dernières ramifications qui se traduisent simplement à l'œil sous forme d'une masse colorée nuageuse.

Les branches des arbuscules non altérés (et nous verrons qu'il y en a fort peu dans ce cas) ont en gros la *structure cytologique* des filaments très jeunes. Leur membrane est très mince, nullement cutinisée; aussi elle ne fixe pas les colorants des noyaux et on peut étudier assez facilement le contenu des hyphes, au moins dans les branches qui ne sont pas devenues trop étroites. En revanche la membrane fixe d'une façon particulièrement énergique le bleu coton, ce qui indique que la callose doit jouer un rôle prépondérant dans sa constitution chimique.

Dans l'intérieur du tube mycélien le cytoplasme est abondant, très dense et rempli de granulations, qui fixent le bleu coton de façon intense. De place en place se voient encore des noyaux et, dans les branches ayant encore 2  $\mu$  d'épaisseur, on peut distinguer leur structure; on aperçoit sur les coupes fixées au Flemming et colorées à l'hématoxyline ferrugine un nucléole net, une zone claire de nucléoplasme et parfois une membrane nucléaire. Dans les branches ayant moins de 1  $\mu$  on voit aussi de nombreux granules colorés mais il est difficile d'y reconnaître la structure des noyaux et on ne saurait se prononcer sur leur nature. En tous cas tous ne sont certainement pas des noyaux car dans certaines branches ils existent en très grande quantité les uns à côté des autres et dans ce cas prennent après fixation au Flemming une coloration brune accentuée, indice de l'abondance des matières huileuses.

L'ensemble de l'arbuscule a ses rameaux intriqués dans le protoplasme de la cellule-hôte. Le noyau cellulaire, lui-même est quelquefois englobé dans l'arbuscule, mais, je n'ai jamais vu un des filaments de celui-ci le pénétrer. Il est d'ailleurs très souvent séparé de l'arbuscule.

Quel peut être le rôle de ces organes si délicats? Il saute aux yeux que si des échanges se produisent entre le champignon et son

hôte c'est par les arbuscules qu'ils se font. Les filaments mycéliens sont presque partout cutinisés de très bonne heure et leur membrane épaissie doit laisser peu de passage aux éléments nutritifs dans un sens ou dans l'autre. Les hyphes à parois minces, non différenciées, sont rares, uniquement placées aux extrémités, aux points d'allongement du mycélium soit dans les méats, soit dans le peloton les plus récemment formés. En tenant compte de tous ces points qui peuvent être le siège d'échanges on voit qu'ils sont en somme peu nombreux ou bien logés en des endroits comme les méats, où ils n'ont aucun contact direct avec le protoplasme cellulaire.

Au contraire les arbuscules, qui sont toujours de formation récente, ont des parois très minces, jamais durcies. Leur volume global est bien supérieur à celui des filaments réunis et leur surface d'échanges, grâce à la multiplication énorme des branches, est incomparablement plus grande que celle des filaments. De plus les arbuscules sont toujours intracellulaires, immergés au milieu du protoplasme, en contact intime avec lui, avec les liquides qui l'imprègnent ou les matériaux de réserve qu'il renferme. Les nombreuses ramifications d'un arbuscule vont se mettre en rapport étroit avec tous les points de la cellule et vivent pour ainsi dire de sa vie. Il n'est guère d'exemples d'êtres vivants associés où le contact soit plus intime et poussé à un degré aussi élevé. On ne saurait leur comparer à ce point de vue que les bactéries vivant à l'intérieur des cellules animales.

Tout montre donc que *les arbuscules sont des organes d'échanges*. Mais on peut aller plus loin et se demander dans quel sens ils se font.

Il me semble que ce ne peut être qu'au profit du champignon et qu'il faut considérer les arbuscules comme de *véritables sucovirs* destinés à absorber des matériaux nutritifs dans la cellule-hôte.

Ce qui justifie cette hypothèse, c'est en premier lieu la forme même des arbuscules. Si la plante prenait au champignon des éléments nutritifs on ne s'expliquerait pas qu'il se prête à cet emprunt en multipliant ses rameaux et sa surface tandis que dans le cas contraire on comprend que le champignon modifie sa structure pour s'adapter à un mode de vie qui lui est profitable.

La répartition des arbuscules est aussi très instructive à ce

point de vue. Ils existent en effet surtout dans les cellules les plus profondes que le champignon puisse atteindre. A la vérité, dans le cas des mycorrhizes du type *Arum* il peut s'en former dans toutes les cellules du parenchyme car elles renferment toutes des éléments nutritifs, mais ils sont surtout abondants dans les cellules profondes, dans celles qui, étant plus rapprochées du cylindre central, reçoivent en plus grande abondance les éléments nutritifs élaborés dans les feuilles et dans la tige. Le fait est encore plus net dans les endophytes du type *Paris*. Les arbuscules se forment toujours dans les mêmes couches, dans celles qui précèdent immédiatement l'endoderme, ou si le champignon ne peut les atteindre, dans celles qui en sont le plus rapprochées. C'est sans doute dans cette nécessité d'ordre physiologique qu'il faut voir la raison de la localisation étroite des arbuscules de cette catégorie de mycorrhizes.

Ces déterminants d'ordre anatomique et physiologique font aussi sentir leur influence sur le *développement en étendue* du champignon. Dans les mycorrhizes du type *Arum* à arbuscules simples nous avons vu que la production d'un arbuscule arrête la croissance du filament qui l'a formé. De la sorte le champignon ne peut s'étendre que lentement et n'atteint pas les cellules voisines du cylindre central qui sont les mieux nourries. Aussi le développement du champignon est relativement fort restreint. Il occupe des parties de la racine limitées au voisinage immédiat du point de pénétration et dans ces places infestées un nombre très faible de cellules sont envahies. Ce n'est que dans le cas très rare où les points de pénétration sont très rapprochés que l'endophyte est abondant.

Au contraire dans les mycorrhizes à arbuscules composés, dont la production n'arrête pas l'extension du mycélium, celui-ci gagne rapidement le voisinage de l'endoderme; dès lors on voit le champignon prendre un grand développement. Toutes les cellules sans exception sont infestées et il se forme tout autour de l'endoderme une gaine mycélienne continue, composée surtout d'arbuscules. Elle est particulièrement nette dans les Renonculacées, l'Anémone, la Ficaire étudiées au chapitre précédent. Or dans ces plantes, les points de pénétration sont rares et il faut bien attribuer la puissance de croissance des endophytes au grand pouvoir absorbant des arbuscules et à leur situation privilégiée au voisinage du cylindre

central. Les fig. 27 et 31 de la Pl. III font nettement ressortir ces différences de développement des deux types d'endophytes.

Toutes ces raisons de morphologie, d'anatomie comparée et de physiologie viennent donc confirmer l'hypothèse que *les arbuscules sont de véritables suçoirs* et que c'est par leur intermédiaire que les champignons empruntent à la plante des matériaux nutritifs. On s'explique ainsi le grand développement que peuvent prendre les endophytes dans certaines racines et surtout la grande rapidité de ce développement. Nous avons vu en effet dans le chapitre Ier que nombre de plantes ont leurs racines envahies dès qu'elles apparaissent et que la marche de l'infection va de pair avec l'accroissement des racines qui souvent est très rapide.

Il faut toutefois remarquer que si *les arbuscules* sont des suçoirs, ils *sont d'une nature tout à fait particulière*. A ma connaissance de semblables arbuscules-suçoirs n'ont jamais été signalés dans aucun groupe de champignons. Les organes connus qui s'en rapprochent le plus sont les crampons des Mucorinées qui, outre leur rôle de fixation, ont aussi un rôle d'absorption mais ils ne sont comparables aux arbuscules ni comme importance, ni comme mode de formation.

Beaucoup de champignons parasites ont de véritables suçoirs pénétrant dans l'intérieur des cellules mais on ne saurait les comparer à ceux des mycorhizes. Sappin-Trouffy (93) a montré leur abondance dans les Urédinées mais ce sont de simples digitations très courtes issues des filaments intercellulaires et perçant la paroi de la cellule attaquée sans envahir autrement le protoplasme. P. Magnus (97) dans *Æcidium magellanicum* en a vu de deux sortes : certains sont boudinés et courts, non ramifiés, d'autres sont ramifiés et forment des pelotons que Magnus compare aux pelotons des endophytes. Mais il ne semble pas qu'ils soient aussi compliqués que les véritables arbuscules. Les suçoirs des Péronosporées étudiés avec beaucoup de soin par Mangin (95) sont tantôt réduits à de simples boutons, tantôt portent quelques branches ramifiées qui se répandent dans la cellule. Ils sont constamment enveloppés dans une gaine de cellulose pure qui se raccorde à la paroi des cellules envahies. Ces suçoirs bien que plongés dans la masse vivante de la cellule ne sont donc pas en contact intime avec elle comme les arbuscules et ne peuvent leur être comparés.

Les arbuscules-suçoirs sont donc des organes tout à fait à part et par suite très caractéristiques des endophytes puisqu'on les rencontre uniquement parmi les mycorhizes endotrophes. Ce sont eux qui jouent le principal rôle dans la vie du champignon et ils en constituent la partie fondamentale.

#### § 4. — LES SPORANGIOLES. — TRANSFORMATION DES ARBUSCULES

Les sporangioles dont j'ai déjà donné une rapide description à propos du *Ruscus aculeatus*, ont déjà été étudiées avec soin par Jansse (97) et par Petri (93). Le premier de ces auteurs a montré leur grande généralité dans les mycorhizes qui habitent l'humus de la forêt vierge. Sur les 68 plantes qu'il a étudiées, il n'a signalé leur absence que dans 7 d'entre elles. Pour ma part, je les ai rencontrés aussi dans presque toutes les mycorhizes de nos pays.

Jansse les considère comme des organes normaux résultant de bourgeonnements latéraux des filaments intracellulaires. D'après lui ils sont pourvus d'une membrane dont la rupture met en liberté des « sphérules » renfermant elles-mêmes de fins « granules » qui se répandent dans la cellule. Il n'indique pas leur rôle possible et les rapproche seulement des « corps jaunes » des Orchidées.

Petri s'est attaché à l'étude des sporangioles du *Potocarpus*, auxquels ils donne le nom de *prosporoïdes*. Il les considère comme dépourvus de membrane et n'a pu reconnaître la présence des sphérules signalées par Jansse. Il pense qu'ils ont pour origine des substances protéiques qu'une liquéfaction partielle des membranes de l'hyphe met en liberté. Les sucs digestifs des cellules hôtes transforment ces masses protéiques et les débris de membranes qui y adhèrent encore en une masse granuleuse d'où les éléments azotés disparaissent par digestion et où il ne reste que de la cellulose. Il justifie cette interprétation des faits en retirant des racines infestées un extrait glycérique qui digère les albuminoïdes. D'autre part, il obtient des organes analogues aux prosporoïdes et aussi aux « circinnules » de Guéguen (92) dans des cultures étouffées d'un *Thielaviopsis* qu'il a obtenu à partir de racines du même *Potocarpus*.

Pendant que Petri poursuivait ces recherches sur le *Potocarpus* j'étudiais aussi de mon côté les sporangioles qu'on rencontre en grande abondance dans la plupart des mycorhizes de nos pays. Je



suis arrivé aux mêmes conclusions que lui relativement aux transformations qu'ils subissent du fait des cellules qui les renferment, mais je crois qu'ils ont une autre origine. Avant d'exposer cette question je ferai quelques remarques relatives à la morphologie et à l'anatomie comparée des sporangioles tels qu'on les observe dans les racines.

Janse a déjà décrit leurs particularités de forme, de taille, de groupement en grappe dans les mycorhizes tropicales. Comme ces particularités se retrouvent à peu près les mêmes dans les sporangioles des plantes de nos pays, je n'y reviendrai pas. Je ferai remarquer seulement que les sporangioles ne sont pas toujours comparables entre eux. On rencontre en effet des sporangioles qui sans présenter jamais une membrane différenciée ont cependant un contour très net et bien défini. Ils sont très réfringents et ont un aspect mameloné (Pl. IV, fig. 45 et 46); ils restent bien isolés les uns des autres et, par la réunion des filaments plus ou moins ramifiés qui les portent, ils forment une grappe très-nette; ils prennent mal le bleu coton, mais dans les doubles colorations à la diamant-fuschine et au vert lumière, ils fixent fortement la fuschine. Par l'action de l'acide phosphorique iodé, ils prennent une légère teinte bleue, indice de la présence de cellulose.

D'autres, au contraire, ont une apparence floconneuse, sont difficiles à apercevoir et à délimiter d'une façon précise; ils sont peu réfringents et semblent formés de très fines granulations au milieu desquelles on aperçoit des corps figurés de plus grandes dimensions. L'ensemble prend assez bien le bleu coton, et dans les doubles colorations, fixe surtout le vert-lumière, tandis que les corps figurés prennent les colorants nucléiques; ces sporangioles ne renferment pas de cellulose. On les trouve disposés rarement par petites grappes, car souvent ils confluent entre eux et peuvent ainsi atteindre de grandes dimensions. Toutefois, les différentes parties de ces masses, d'aspect nuageux, restent toujours en relation avec les filaments qui les portent (Pl. IV, fig. 43). Ces derniers aussi bien pour les sporangioles nets que pour les sporangioles floconneux sont toujours vides, plissés et aplatis dans leur partie intracellulaire.

Les deux catégories que je viens de décrire correspondent d'ailleurs à des cas extrêmes et il existe entre elles de nombreux inter-

médiaires qu'on rencontre non seulement dans la même mycorhize mais parfois dans la même cellule. Il n'est donc pas douteux qu'il s'agit des mêmes organes et qu'ils sont souvent en voie de transformation. Ce sont ces transformations que je vais étudier et je les prendrai à partir de leur origine.

Je n'ai jamais pu voir la naissance d'un sporangiole se faire par bourgeonnement latéral d'une hyphe, comme le décrit Janse, ou par sortie du contenu mycélien soit par diffusion au travers de la membrane, soit par suite de sa digestion, comme se le représente Petri. Il me semble au contraire que les sporangioles ne naissent pas directement en un point d'une hyphe, mais qu'ils *proviennent toujours de la transformation d'une arbuscule digérée* plus ou moins complètement par le contenu cellulaire qui l'environne.

De nombreuses raisons rendent cette hypothèse très vraisemblable. C'est d'abord le fait que les sporangioles sont toujours intracellulaires comme les arbuscules. Si une hyphe pouvait donner un sporangiole en un point quelconque et dans un milieu quelconque (c'est ce que pense Petri, puisqu'il croit en avoir obtenu en culture artificielle) il s'en produirait certainement dans les méats où cependant on n'a jamais constaté leur présence.

De plus, les sporangioles sont toujours placés dans les cellules de la même façon que les arbuscules. S'il s'agit de mycorhizes ayant des arbuscules simples qui, on le sait, sont toujours terminaux, les sporangioles sont aussi fixés à l'extrémité d'hyphes ramifiées. S'il s'agit, au contraire, d'une mycorhize à arbuscules composés, les sporangioles qu'elle contient sont rattachées latéralement aux grosses hyphes qui parcourent la cellule. On pourrait donc distinguer les sporangioles en deux catégories, correspondant exactement aux deux catégories reconnues dans les arbuscules.

La *distribution des sporangioles* est aussi très probante. Dans les mycorhizes du type *A. rum*, la répartition des arbuscules n'est pas nettement définie. Il en est de même des sporangioles dans les mycorhizes de la même série. Au contraire, dans les plantes du type *Paris* les sporangioles sont étroitement localisés dans les assises les plus profondément infestées à la place où seraient les arbuscules s'ils existaient.

Il est à remarquer que les mycorhizes où les sporangioles existent seuls sont très rares. Je n'ai trouvé uniquement des spo-

rangioles que dans *Phalangium ramosum*, *Fragaria vesca*, *Pulmonaria officinalis*, *Stachys Betonica*, *Vincetoxicum officinalis*, *Parnassia palustris*, *Ophioglossum vulgatum*. Pour quelques-unes, je n'ai fait qu'un très petit nombre de coupes et je ne saurais affirmer qu'on ne puisse, en choisissant des matériaux jeunes, trouver des arbuscules à côté des sporangioles.

En tous cas, dans toutes les autres mycorhizes que j'ai étudiées, on constate la présence d'arbuscules et de sporangioles dans les racines d'une même espèce, et en des endroits exactement correspondants. Souvent les deux organes existent simultanément dans la même coupe et on peut alors s'assurer facilement de cette correspondance étroite. Il arrive même que des cellules voisines, que rien ne différencie autrement, ont, les unes des sporangioles, les autres des arbuscules. Parfois enfin, c'est la même cellule qui renferme les deux organes côte à côte dépendant de deux filaments différents ou du même filament comme le représente la fig. 45 de la Pl. IV. Enfin il arrive même que dans l'intérieur d'un arbuscule une branche d'une dichotomie porte le chevelu ordinaire des rameaux inaltérés tandis que tout ce qui dépend de la deuxième branche est transformé en un petit sporangiole. Les arbuscules intacts et les sporangioles ainsi formés sont souvent mélangés et sur les coupes fraîches il est impossible de distinguer les uns des autres. Mais par une double coloration à la diamant-fuschine et au vert-lumière on reconnaît facilement les sporangioles à leur couleur rouge foncé et les arbuscules à leur teinte vert pâle.

Le nombre relatif des sporangioles et des arbuscules dans une même racine est très variable, et autant qu'on peut en juger dans un champignon où toutes les ramifications homologues ne sont pas toujours de même âge, ce nombre dépend de l'âge des filaments qui les portent. Dans un endophyte jeune, ce sont les arbuscules qui dominent; au contraire, ils sont très-peu nombreux, et les sporangioles très abondants, s'il s'agit d'une même mycorhize récoltée tard dans la saison, à un moment où l'infection a été faite depuis longtemps et où le champignon a atteint tout son développement.

Cette particularité explique qu'on puisse trouver des racines où il n'existe que des sporangioles. J'en ai signalé quelques cas plus haut. Il est à remarquer que toutes ces plantes sont à racines persistantes, que l'endophyte peut y séjourner longtemps et, par con-

séquent, y atteindre facilement le stade de son évolution où les arbuscules sont transformés en sporangioles.

Toutes les raisons que je viens d'exposer concordent pour prouver que les sporangioles ne sont que des arbuscules transformés. L'étude même de ces transformations va confirmer cette hypothèse d'une façon plus parfaite encore. Un examen attentif des arbuscules nouvellement formés et des modifications qu'ils subissent à mesure qu'ils vieillissent m'a permis de m'assurer qu'ils sont peu à peu digérés par la cellule qui les contient, et que les sporangioles ne sont que le résidu de cette digestion plus ou moins avancée.

Cette notion de la digestion des champignons endophytes par les cellules de la plante n'est pas nouvelle. Les premiers auteurs qui ont étudié de très près les champignons endophytes ont été frappés de l'aspect de certaines de leurs parties et l'ont attribué à une destruction par digestion sans préciser davantage. Wahrlich (86) reconnaît que les corps jaunes des Orchidées résultent de la dégénérescence de pelotons d'hyphes. Frank admet qu'il y a digestion partielle des endophytes par les cellules de la plante. Jansen (97) pense aussi que les sporangioles, d'abord normaux, sont bientôt détruits par résorption de leurs membranes. Les travaux récents de Magnus, de Shibata et de Petri ont mis hors de doute l'existence de ces phénomènes de digestion. Magnus (00) a pu distinguer dans les cellules infestées du *Neottia* les Pilzwirthezellen où les hyphes restent inaltérées et les Verdauungszellen où tout ou partie du peloton est transformé en « corps de dégénérescence ». Par l'étude cytologique très précise des racines infestées du *Podocarpus* et du *Psilotum*, Shibata (02) a pu montrer que le moment des altérations les plus accentuées des champignons endophytes correspond à une période de trouble dans la cellule-hôte, indiqué par les modifications de son protoplasma et surtout par la multiplication de ses noyaux; aussitôt ces transformations produites et les champignons digérés, la cellule rentre de nouveau en repos. Shibata confirme ses observations cytologiques en extrayant des racines une enzyme protéolytique; Petri (03) constate également des phénomènes de digestion dans les endophytes des *Podocarpus* et retire aussi de leurs mycorhizes une diastase digérant in vitro les substances albuminoïdes.

Il est facile de reconnaître sur les arbuscules les effets de ce pouvoir de digestion qu'ont les cellules des mycorrhizes et de suivre pas à pas les progrès de leur transformation en sporangioles, car on trouve tous les intermédiaires dans la même coupe, souvent dans des cellules contiguës.

J'ai déjà décrit longuement l'aspect et la constitution d'un arbuscule vivant et encore fonctionnel. Il reste en général peu de temps à cet état et ce n'est que dans les racines jeunes, où l'infection est récente, qu'on le rencontre en abondance. Le premier indice d'altération est une modification du protoplasma intérieur qui devient vacuolaire. En même temps, les granulations augmentent de nombre et la turgescence diminue, car le filament porteur de l'arbuscule commence à s'affaïsser et à se vider. A un stade avancé, les rameaux de l'arbuscule ne sont plus distincts par suite de la transformation des membranes arbusculaires en une sorte de mucons qui englobe et maintient réunies toutes les granulations de l'arbuscule. Cette facilité de destruction des membranes ne doit pas nous étonner, si on se rappelle qu'elles sont constituées pour une bonne partie de callose. Mangin (95) a montré avec quelle facilité la callose qui réunit les conidies des Péronosporées se détruit. On sait également que des ouvertures se font facilement chaque année dans le cal des tubes criblés libériens.

Le filament qui, à l'origine, portait l'arbuscule et dont la membrane renferme moins de callose n'est pas digéré et subsiste, mais vide et affaissé. Par coloration à la diamant-fuschine et au vert lumière, on constate que la masse englobée par le mucons prend uniformément le vert, tandis que subsistent à son intérieur des débris de noyaux plus ou moins attaqués qui se colorent fortement en rouge. A ce moment, l'arbuscule est devenu un sporangiole floconneux semblable à celui que j'ai décrit plus haut. (Pl. IV, fig. 43). Ses contours sont vagues et imprécis et si les masses nuageuses sont suffisamment rapprochées elles confluent ent'elles.

Mais l'action digestive de la cellule continue à se faire sentir. Les granulations internes disparaissent et aussi les dernières traces de noyaux. Chaque masse nuageuse diminue de volume et se contracte de plus en plus par suite de la digestion des substances assimilables qu'elle renfermait à l'origine. Il ne reste plus que les matières inassimilables pour la cellule-hôte, en particulier celles qui consti-

tuaient la membrane des arbuscules primitifs qui, après s'être gonflée et transformée en mucons, se durcit et se concrète. Le sporangiole, devenu homogène et très réfringent, prend des contours bien délimités ; acidophile au début où il fixait le vert-lumière, il est devenu basophile et se colore en rouge foncé par la diamant-fuschine.

A ce stade de transformation l'arbuscule est devenu un sporangiole à contours nets tel que je l'ai décrit plus haut. Ce n'est plus qu'une masse inerte, morte, rattachée au reste de l'endophyte par un filament vide, également mort et isolé d'ailleurs de la partie restée vivante par une cloison transversale de formation secondaire. Le sporangiole ne subira plus désormais de transformation sans peut-être une imprégnation de cellulose sécrétée par la cellule de la plante.

Les phénomènes que je viens de décrire se rapportent à ce qui se passe dans un arbuscule simple. Dans les arbuscules composés, les transformations sont les mêmes, mais les apparences sont plus compliquées. Une partie plus ou moins considérable des hyphes auxquelles sont fixés les petits arbuscules est aussi attaquée. La membrane de ces hyphes subsiste, de même que le filament intracellulaire des arbuscules simples, mais ces hyphes sont mortes et vides. Elles s'affaïssent, se plissent et sont plus ou moins englobées dans la substance molle résultant de la diffusion des membranes arbusculaires. Le tout forme une masse indistincte que beaucoup d'observateurs signalent et représentent, et qu'ils désignent sous le nom de « masses granulenses » et de « Klumpen ».

Ces phénomènes de digestion des champignons dans les mycorrhizes sont très généraux ainsi qu'en témoigne la présence constante des sporangioles dans presque tous les endophytes. Ils ne doivent pas nous étonner, car ils sont la réaction ordinaire de la cellule vivante contre l'envahissement d'un organisme étranger qui ne la tue pas. Dans les cellules encore peu différenciées des êtres inférieurs cette propriété de défense par digestion est très accentuée et générale. Elle a été mise en évidence surtout chez les animaux inférieurs. Chez les animaux supérieurs certaines cellules, les phagocytes, se sont spécialisées pour ce rôle. Peut-être est-il permis de voir dans les phénomènes que je viens d'exposer des actions analogues. Comme dans les organismes inférieurs les cellules du

parenchyme des racines sont relativement peu différenciées (celles qui le sont davantage, comme les cellules sécrétrices, les cellules à chlorophylle, n'ont d'ailleurs pas d'endophytes). Il n'est donc pas étonnant de voir qu'elles peuvent tuer et digérer les organismes étrangers qui les envahissent, comme les cellules tuent et digèrent les bactéries qui pénètrent à leur intérieur.

Si on cherche comment varie ce pouvoir digestif suivant la nature des plantes, on constate qu'elles présentent entre elles de grandes différences. Dans certaines, il est très faible et les arbuscules sont peu altérés. Il n'y a pas formation de sporangioles proprement dits soit par suite du faible pouvoir digestif des cellules-hôtes, soit à cause de la résistance plus grande des arbuscules. C'est le cas des *Arum*, de la Ficaire, de l'Anémone, du *Tamus*. Dans ces plantes, les arbuscules sont peu modifiés dans leur forme; ils n'en sont pas moins de bonne heure attaqués et arrêtés dans leur fonctionnement de suçoirs, car on en rencontre bien peu de nettement turgescents et qui aient un pédoncule bien gonflé.

Dans la plupart des plantes, la transformation des arbuscules en sporangioles est très rapide et l'on voit, côte à côte, des sporangioles bien formées et des arbuscules jeunes. Certaines racines même, comme on l'a vu, ne paraissent contenir que des sporangioles. Il est peu probable que les mycorrhizes de ces plantes, que tous les caractères de leurs endophytes rangent à côté des mycorrhizes à arbuscules soient dépourvues de ces derniers organes. Seule la durée très courte de leur fonctionnement les fait échapper à l'observation et peut-être aussi l'imperfection de nos fixateurs.

Ce sont sans doute des raisons analogues qu'il faut invoquer pour le groupe des Orchidées. L'analogie des « Klumpen » ou « corps de dégénérescence » des mycorrhizes de ces plantes avec les sporangioles, en particulier avec ceux qui proviennent des arbuscules composés, me paraît manifeste. Janse (97) a déjà insisté sur cette ressemblance. De plus les processus de la transformation des corps jaunes si bien décrits par Magnus pour le *Neottia* rappellent de très près ceux que j'ai exposés plus haut pour les sporangioles plus simples de la plupart des autres plantes. Janse a d'ailleurs trouvé de semblables sporangioles en grappe dans une Orchidée, le *Lecanorchis javanica*. Ce n'est donc pas faire une hypothèse injustifiée que d'assimiler les « corps jaunes de dégénérescence » des

Orchidées aux sporangioles des autres endophytes et de leur attribuer une origine identique. Les transitions entre les endophytes typiques des Orchidées et les endophytes de la plupart des autres plantes ne manquent pas d'ailleurs. J'ai signalé à leur place les affinités des mycorrhizes du *Tamus* et du *Psilotum* avec celles des Orchidées d'une part et celles des plantes communes d'autre part. Le *Tamus* que la distribution des hyphes et leur mode d'enroulement en pelotons serrés rapproche des Orchidées a cependant des arbuscules simples. Le *Psilotum* qui a les Pilzwirthezellen et les Verdauungszellen des Orchidées renferme aussi des vésicules comme les mycorrhizes ordinaires.

#### CONCLUSIONS.

De nombreuses conclusions fort importantes se dégagent des études précédentes sur le filament, les vésicules, les arbuscules et la transformation de ces derniers en sporangioles. L'examen attentif de ces organes particuliers aux mycorrhizes éclaire d'un jour tout nouveau le rôle physiologique des endophytes. Je n'y insisterai pas autrement pour l'instant, me réservant de revenir sur cette question dans un autre chapitre.

Je retiendrai seulement le fait de la présence constante des vésicules et des arbuscules dans les endophytes de toute nature et la généralité du mode de transformation des arbuscules en sporangioles. Les arbuscules, dont le rôle est capital et qui se rencontrent seulement dans les endophytes, me paraissent tout à fait caractéristiques de ces champignons. Du fait de leur grande ressemblance dans les plantes les plus variées comme structure et physiologie, il faut conclure que ces organes ne sauraient résulter d'adaptations à des conditions communes de champignons très différents entre eux. L'uniformité de la constitution des membranes et des noyaux, la présence constante des vésicules, caractères indépendants du mode de vie, témoignent aussi d'une parenté entre tous les endophytes. Il faut les considérer tous, depuis les plus simples, les endophytes intercellulaires, jusqu'aux plus complexes, ceux qui habitent les racines d'Orchidées, comme appartenant à un même groupe, dont les divisions secondaires ont été mises en évidence par la distribution en séries distinctes faites dans le premier chapitre.

1854. SCHACHT. — Monatsberichte der berliner. Akad. der Wiss.  
 1849. SCHLEIDEN. — *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik.*  
 1839. SCHLICHT. — *Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen.* Inaug. Dis.  
 1902. SHIBATA. — *Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhiza.* Jahrb. f. wis. Bot. XXXVII.  
 1884. SOLMS-LAUBACH. — *Der Aufbau des Stocks von Psilium triquetrum.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. IV.  
 1900. STAHL. — *Der Sinn der Mykorrhizenbildung.* Jahrb. f. wis. Bot. XXXIV.  
 1893. THOMAS. — *The genus Corallothiza.* Bot. Gazette.  
 1884. TREUB. — *Études sur les Lycopodiacees.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. IV.  
 1886. Id. — *Études sur les Lycopodiacees.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. V.  
 1888. Id. — *Études sur les Lycopodiacees.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. VII.  
 1890. Id. — *Études sur les Lycopodiacees.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. VIII.  
 1896. TUBEUF (VON). — *Die Haarbildungen der Coniferen.* Sonderabd. a. d. forst. naturw. Zeitschr.  
 1903. Id. — *Mykorrhizenbildung der Kiefer auf Hochmoor.* Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtsch.  
 1870. VAN TIEGHEM. — *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires.* Ann. Sc. Nat. Bot. Serie 5, XIII.  
 1891. WAAGE. — *Ueber haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen.* Ber. d. deut. bot. Ges.  
 1886. WANDLER. — *Beiträge zur Kenntniss der Orchideenwurzelspitze.* Bot. Zeitung. XLIV.  
 1891. ZOPF. — *Ueber die Wurzelsäume der Lupinen.* Zeitsch. f. Pflanzenkrankheiten. I.

## EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures : *ap* = assise pilifère ; *as* = assise subéreuse ; *pa* = poil absorbant ; *c* = cellule de passage ; *end* = endoderme ; *sp* = sporangiole ; *ac* = arbuscule composé.

## PLANCHE I

FIG. 1-6. — *Arum maculatum*

1. — Coupe longitudinale. Point de pénétration à la base d'un poil ; filaments intracellulaires, puis intercellulaires, portant une vésicule et des arbuscules.
  2. — Coupe transversale. Filaments intra et intercellulaires, arbuscules dans les cellules.
  3. — Coupe longitudinale. Filaments parallèles dans deux méats voisins, *m* ; ils envoient entre les parois *s* des cellules limitant le méat des expansions lamellaires *el*. Le filament de gauche présente de nombreuses digitations qui sont des expansions lamellaires au début de leur formation.
  4. — Coupe longitudinale. Les lettres ont la même signification que dans la fig. 3.
  5. — Coupe transversale. Les lettres ont la même signification que dans les fig. 3 et 4.
  6. — Deux filaments d'âge différent dans le même méat : *n*, noyaux non altérés ; *n'*, noyaux altérés.
- FIG. 7-10. — *Ruscus aculeatus*
7. — Coupe longitudinale. Point de pénétration à la base d'un poil. Le filament mycélien s'enroule en spirale dans la cellule de passage et les cellules suivantes.
  8. — Coupe longitudinale dans le parenchyme cortical. Filaments intercellulaires dominant des sporangioles.
  9. — Coupe longitudinale. Filament allongé dans l'assise pilifère jusqu'à la rencontre des cellules de passage.
  10. — Un sporangiole floconneux très grossi porté par des filaments vides.

Fig. 11. — *Allium sphaerocephalum*

11. — Deux cellules de l'assise pilifère vues de face. Filament mycélien cloisonné et prenant la forme d'un pseudo-parenchyme.

Fig. 12. — *Parnassia palustris*.

12. — Coupe longitudinale tangentielle. Nombreuses vésicules accumulées dans le parenchyme cortical.

Fig. 13. — *Angiopteris Davurilleana*.

13. — Coupe longitudinale. Filaments intercellulaires portant des vésicules intercellulaires ou des arbuscules et des vésicules intracellulaires.

Fig. 14. — *Ranunculus Flammula*.

14. — Vésicule vidée et à parois affaissées.

## PLANCHE II

Fig. 15. — *Ranunculus Chærophyllus*.

15. — Filaments et vésicule intercellulaires dans les premières assises du parenchyme cortical, intracellulaires dans les deux assises précédant l'endoderme ; *ac* arbuscules.

Fig. 16-18. — *Paris quadrifolia*.

16. — Coupe longitudinale.

17. — Coupe transversale.

18. — Noyau cellulaire traversé par un filament mycélien.

Fig. 19. — *Arrum maculatum*.

19. — Noyau cellulaire traversé par un filament mycélien.

Fig. 20-23. — *Colchicum autumnale*

20. — Coupe longitudinale ; *n*, noyau de cellule ; *r*, filament avec prolongements latéraux en doigt de gant ; *v*, vésicules jeunes à différents stades.

21. — Coupe transversale avec point de pénétration. Les lettres ont la même signification que dans la fig. 20.

22. — Cellule fortement grossie renfermant une vésicule au début de sa formation.

23. — Deux cellules renfermant un filament, avec prolongements en doigt de gant, *r*, et une vésicule âgée à parois affaissées.

Fig. 24. — *Parnassia palustris*

24. — Coupe transversale ; *v*, vésicule très grosse occupant presque toute l'épaisseur du parenchyme cortical.

Fig. 25. — *Sequoia gigantea*

25. — Coupe transversale. Filaments intracellulaires donnant des arbuscules composés.

Fig. 26. — *Tamus communis*

26. Coupe longitudinale. Filaments intracellulaires en pelotons ; *ar*, arbuscules simples ; *d*, corps de dégénérescence.

## PLANCHE III.

Fig. 27-29. — *Allium sphaerocephalum*

27. — Coupe longitudinale.

28. — Coupe longitudinale. Cellule de passage et point de pénétration.

29. — Vésicule jeune.

Fig. 30-31. — *Anemone nemorosa*

30. — Vésicule renfermant des vacuoles.

31. — Coupe longitudinale.

Fig. 32. — *Paris quadrifolia*.

32. — Vésicules et filaments pourvus d'une gaine.

Fig. 33. — *Ficaria ranunculoides*.

33. — Coupe transversale ; *l*, lacune.

Fig. 34-35. — *Ophioglossum vulgatum*.

34. — Coupe longitudinale. Filaments intracellulaires portant des sporangioles floconneux.

35. — Coupe transversale. Idem.

Fig. 36. — *Pellia epiphylla*.

36. — Coupe transversale du thalle ; *ep. s.*, épiderme supérieur ; *ep. i.*, épiderme inférieur ; *r*, rhizoïde.

Fig. 37.

37. — Voile d'Orchidée intesté artificiellement ; *v*, voile ; *p*, parenchyme cortical ; *c*, cellule de passage.

Fig. 38. — *Arrum maculatum*.

38. — Deux noyaux ayant une tache chromatique latérale.



## PLANCHE IV.

Fig. 39-41. — *Arum maculatum*.

39. — Filament mycélien ayant des noyaux normaux, n, dans la partie jeune et des noyaux allétrés, n', dans la partie plus âgée.

40. — a, noyau de cellule normale; b, noyau déformé dans une cellule infestée.

41. — Arbuscule jeune, simple.

Fig. 42. — *Sequoia gigantea*.

42. — Arbuscule jeune, composé.

Fig. 43. — *Ophioglossum vulgatum*.

43. — Sporangiotes foconneux.

Fig. 44. — *Orythogalum umbellatum*.

44. — Arbuscule se transformant en une grappe de sporangiotes.

Fig. 45-47. — *Allium sphaerocephalum*

45. — Arbuscule et sporangiotes dépendant d'un même filament et contenus dans la même cellule.

46. — Arbuscule dont une partie est transformée en sporangiotes.

47. — Deux arbuscules dans deux cellules contiguës; celui de droite commence à s'alléger.

Fig. 48. — *Allium ursinum*.

48. — Très jeune filament avec noyaux inallétrés.

## SUR LA

## PRODUCTION DES TUBERCULES AÉRIENS

## DE LA POMME DE TERRE

par M. L. BLARINGHEM

Tout récemment on signalait une ressemblance entre la variété connue de pomme de terre « Géante bleue » et le *Solanum Commersoni* violet, obtenu en 1901 par M. Labergerie, horticulteur à Verrières (Vienne) (1). L'absence de caractères morphologiques précis pour la diagnose de ces variétés de multiplication ne permet pas d'établir une distinction sérieuse entre ces formes, dont les différences ne sont le plus souvent que des tendances soumises à l'action directe du milieu. En particulier, le fait que « le *Solanum* violet forme de nombreux tubercules aériens, il n'a pas été signalé de semblables formations dans la Géante bleue (2) », ne peut servir d'argument dans la discussion (3): Je me propose dans cette note de mettre en évidence quelques-unes des causes qui, dans les conditions normales de grande culture, déterminent la production de tubercules sur les tiges aériennes de la pomme de terre et d'expliquer ainsi la rareté d'un phénomène considéré par la plupart des auteurs (4) comme une anomalie végétale.

La présence de tubercules sur les tiges aériennes de la « Géante

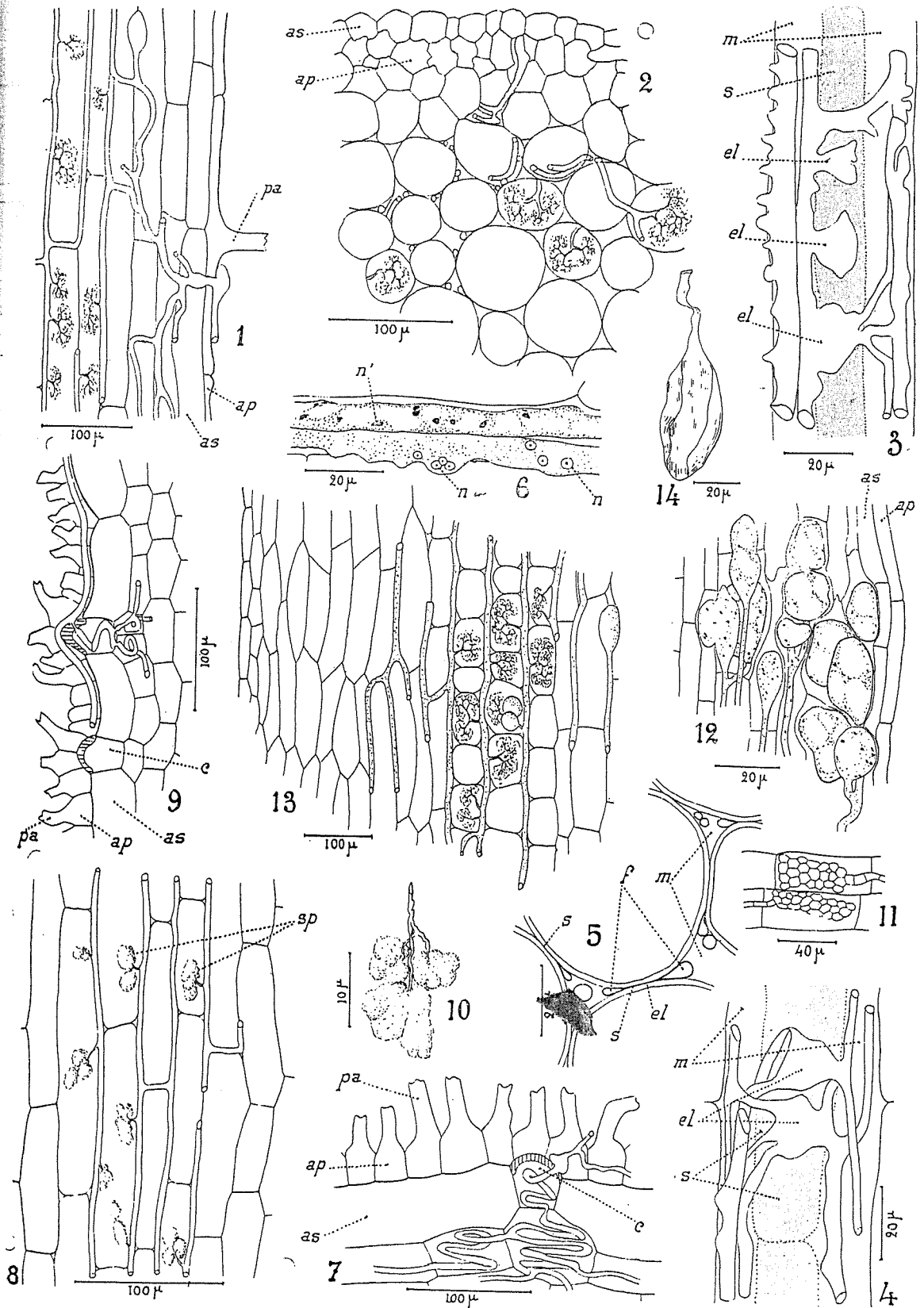
(1) J. Labergerie: Le *Solanum Commersoni* et ses variations. Paris 1905.

(2) J. Labergerie: Le *Solanum Commersoni* (Bulletin de la Société Nationale d'Agriculture de France, t. LXV, 1905, p. 605).

(3) Autant que j'ai pu en juger par l'examen d'une seule plante, le *Solanum Commersoni* violet de M. Labergerie diffère de la « Géante bleue », dans la culture en terrain très humide, par la couleur violet-gris de ses tubercules mûrs, l'abondance des lentilles et aussi la maturité plus précoce. Le goût du *Solanum* violet m'a paru sensiblement supérieur à celui de la « Géante bleue ».

(4) M. T. Masters: Vegetable Teratology. Londres, 1869, p. 420, fig. 201, et O. Penzig: Pflanzenateralogie, Bd. II. Gênes, 1894, p. 172.





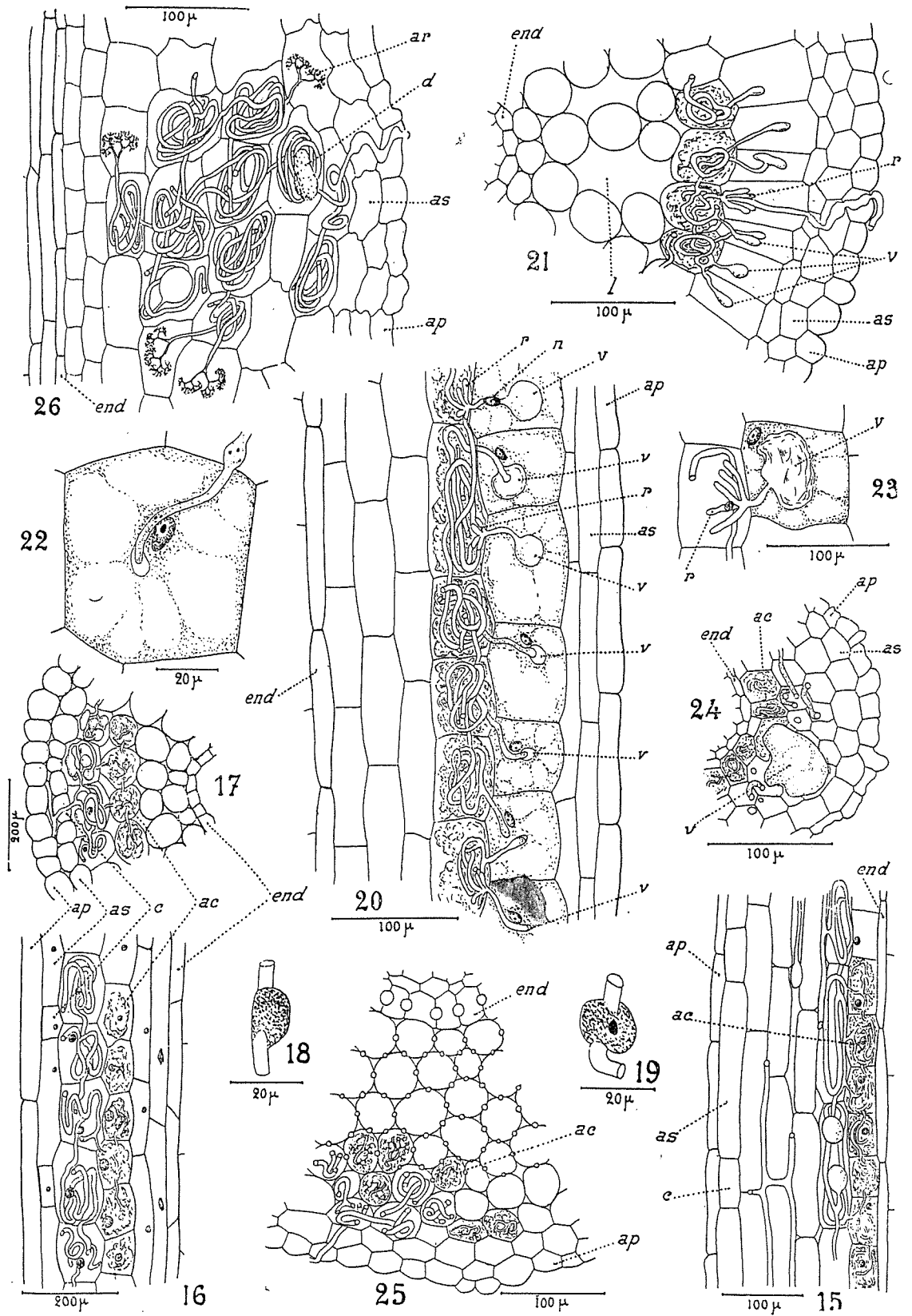
Is. Gallaud del.

Imp. Le Bigot.

Bertin sc.

*Mycorrhizes endotrophes.*

10  
11  
12  
13



Is. Gallaud del.

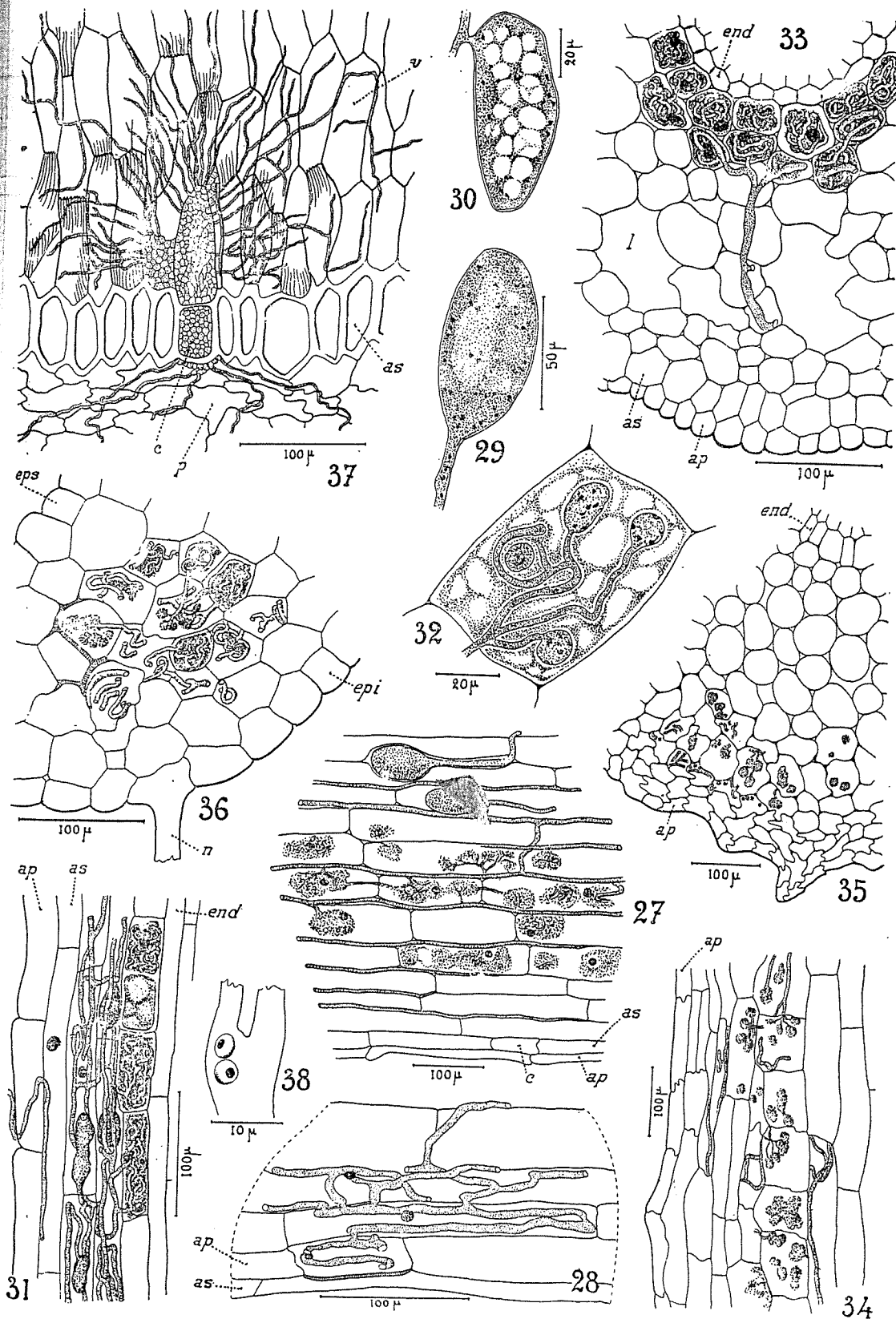
Imp. Le Bigot.

Bertin sc.

Mycorrhizes endotrophes.







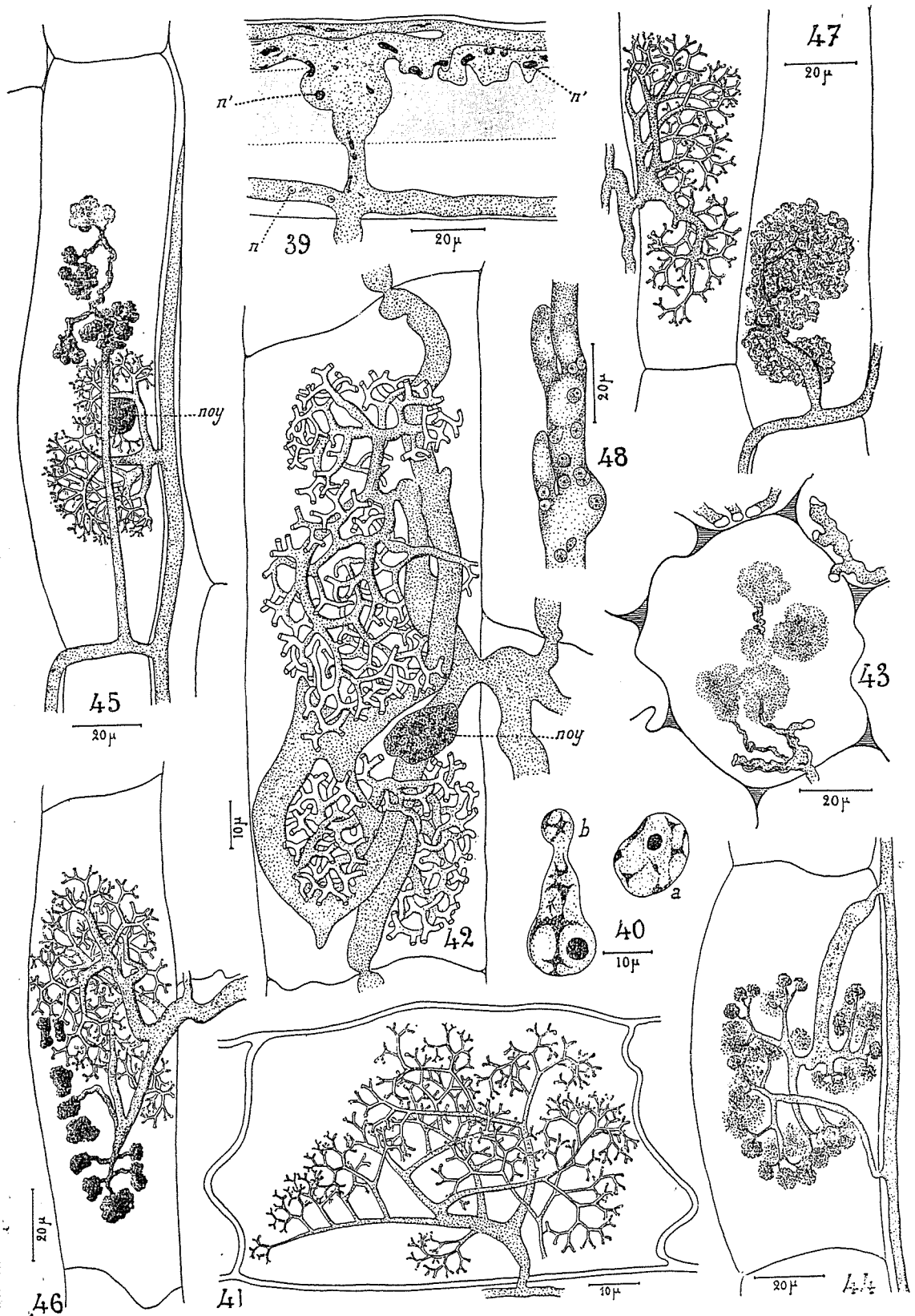
Is. Gallaud del.

Imp Le Bigot.

J. Poinot sc.

*Mycorrhizes endotrophes.*





Is. Gallaud del.

Imp. Le Bigot.

J. Poinot sc.

*Mycorhizes endotrophes.*

