

२३३९

Remarquons encore qu'un grand nombre de champignons entomophages, les uns à végétation superficielle, les autres ne végétant superficiellement qu'au moment de la fructification après avoir absorbé les tissus internes de l'animal, sont surtout localisés dans les zones d'articulation. Ces zones sont évidemment les surfaces chitineuses de moindre résistance, mais ce sont aussi les régions où se trouve constamment un riche dépôt de sucre. Dans les cas où les anneaux de l'animal n'en contiennent pas, il y en a toujours dans les surfaces articulaires.

Parmi les nombreux Insectes que j'ai examinés, diverses Saute-relles de nos prairies m'ont montré une grande quantité de substance sucrée mais répartie d'une manière beaucoup plus faible dans le thorax que dans l'abdomen. J'ai pu examiner aussi l'*Acridium Aegyptium* qui m'a fourni la même observation. Je puis, je crois, rapprocher ce fait, des observations de Giard (1) sur le *Lachnidium Acridiorum*. Gd., champignon parasite du Criquet d'Afrique. Le *Lachnidium* se rencontre sur les Criquets infestés sous deux formes assez nettement séparées : la forme *Cladosporium* recouvre la partie antérieure de l'animal, la forme *Fusarium* végété sur la partie postérieure. Or, dans les cultures (où l'aliment carboné est du sucre) la première forme ne se maintient pas et passe à la forme *Fusarium*. L'on voit cependant réapparaître la forme *Cladosporium* quand le milieu s'appauvrit. Ne serait-ce pas ce qui se passe sur le Criquet lui-même ? La forme *Cladosporium* propre au milieu pauvre, végété sur la partie antérieure du corps de l'animal, pauvre en sucre, tandis que la forme *Fusarium* propre au milieu riche, végété sur la partie postérieure du corps, l'abdomen, la région la plus riche en sucre.

Les quelques remarques et observations qui précèdent suffisent déjà pour nous faire sentir la part prise par le sucre tégumentaire des Arthropodes et particulièrement des Insectes dans l'alimentation des Entomophytes. Des expériences précises pourront nous fixer sur la véritable portée du rôle rempli par cette substance. J'ai voulu simplement, par ces quelques pages, signaler à l'attention des Botanistes des faits de nature à éclairer la biologie d'un groupe intéressant parmi les Champignons.

(1) A. Giard: *Nouvelles études sur le Lachnidium Acridiorum Gd. Champignon parasite du Criquet algérien*. Rev. gén. de Botanique, T. IV, 1892.

ÉTUDES

SUR LES

MYCORHIZES ENDOTROPHES

par I. GALLAUD (Suite).

(Planches I à IV).

CHAPITRE III

ÉTUDE DE L'ENDOPHYTE

DANS SES RAPPORTS AVEC LA PLANTE

§ 1. — INFLUENCE DE LA RACINE SUR LA FORME ET LA DISTRIBUTION DE L'ENDOPHYTE.

Nous venons d'étudier en détail les principaux organes des endophytes. Nous en avons établi la structure et les fonctions. Il nous reste encore à voir quelques caractères secondaires qui sont indépendants de la nature même de l'endophyte et tiennent surtout à la structure particulière de certaines racines. Ils n'ont par conséquent pas de portée au point de vue d'une classification raisonnée des endophytes. Il y a cependant lieu de les examiner à part à cause de l'importance qu'on leur a parfois attribuée et des conceptions théoriques auxquels ils ont servi de base.

Le mode de pénétration des endophytes rentre dans cette catégorie de caractères. Nous avons vu que cette pénétration peut se faire suivant bien des façons qui dépendent de la nature même des assises les plus externes de la racine. La première assise que rencontre le filament envahisseur est l'assise pilifère. Elle est généralement fortement cutinisée à l'extérieur, et de ce fait, offre une

grande résistance. Aussi le mycélium ne la traverse pas d'ordinaire du premier coup. Il rampe à sa surface, quelquefois pendant longtemps. S'il arrive que les cellules superficielles soient peu adhérentes (*Arum Arisarum*, Anémone, Paris) il s'insinue entre elles en s'aplatissant, mais ce cas est assez rare et le plus souvent c'est en pénétrant à l'intérieur des cellules qu'il franchit la première assise : en certains endroits, il s'accole plus étroitement à la surface en se gonflant beaucoup et sous cette sorte de crampon il se fait une perforation souvent très fine par où s'insinue le filament. Il est très remarquable que jamais le champignon ne pénètre par un poil radical dans les racines qui en ont. C'est toujours la base de la cellule qu'il perce (1).

Le renflement qui se produit toujours au moment où un filament va passer au travers d'une membrane résistante a une certaine importance. Il permet de déterminer dans quel sens s'est faite la propagation du champignon. A ce point de vue l'orientation des dernières ramifications permet aussi de se renseigner, mais la présence des renflements est un indice très sûr. Grâce à lui, j'ai pu m'assurer que aucun des filaments que j'ai rencontrés à la surface des racines examinées ne provenait de l'intérieur. *La croissance des filaments se fait donc toujours en direction centripète*. Je ne puis donc partager l'opinion exprimée récemment par Marcuse (2) que beaucoup de filaments sortent des racines pour se répandre au dehors.

Quand la première membrane a été franchie, le filament traverse généralement la cellule pilifère en ligne droite. Si la racine n'a pas d'assise subéreuse à cellules nettement différenciées (*Arum*, Colchique, Anémone, Ficaire) il continue son chemin en perforant l'une de ces cellules et il atteint très vite les couches molles du parenchyme cortical. Si la racine a une assise subéreuse bien définie comme c'est le cas le plus ordinaire, le mycélium est arrêté et ne pénètre jamais dans les cellules épaissies et subérifiées qui constituent cette assise. Il s'allonge alors dans les

1. Il faut faire exception bien entendu pour les plantes qui n'ont pas d'autres organes de fixation que des poils comme les Hépatiques, les protalles de Lycopodiacées. Même dans ces cas, il arrive, comme nous l'avons vu pour le *Regidium* que le champignon pénètre directement de la terre dans les cellules du corps de la plante sans emprunter le chemin des poils rhizoïdes.

cellules de l'assise pilifère, s'y ramifie, et y donne parfois un pseudo-parenchyme. Il traverse quelquefois ainsi un très grand nombre de cellules, jusqu'à ce qu'il trouve un point moins résistant dans l'assise subéreuse (Pl. I, fig. 9). Ce point faible est souvent constitué par certaines cellules spéciales que Jansse a appelées *les cellules de passage* et que les champignons traversent à l'exclusion de toutes les autres. Oudemans (61) et Leitgeb (65) les ont fait connaître depuis longtemps dans les Orchidées et Juel (84) dans d'autres plantes. Elles sont en effet très fréquentes dans la plupart des Monocotylédones infestées que j'ai étudiées : je ne puis citer comme exception que le Colchique parmi les nombreuses Liliacées que j'ai examinées, et le *Tamus*. Parmi les Dicotylédones, j'ai constaté leur présence dans *Ranunculus*, *Teucrium Scorodanum*, *Glechoma hederacea*, *Stachys Betonica*, *Vincetoxicum officinale*, *Parnassia palustris*. Par contre, je n'ai pu en voir dans *Viola*, *Orchis tuberosus*, *Sanicula europaea*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Fragaria vesca*, *Pulmonaria officinalis*, *Bellis perennis*, *Anemone nemorosa*, *Ficaria verna*, *ranunculoides*.

Jansse a décrit avec soin les formes diverses et les dispositions que prennent les cellules de passage. J'ai aussi, à propos du *Ruscus*, donné des indications sur elles. La plupart de celles que j'ai rencontrées dans les autres plantes sont de même nature. Il est donc inutile d'y revenir. Je retiendrai seulement le fait que toujours les cellules de passage sont à parois minces, renferment un protoplasma abondant et un gros noyau, tandis que les cellules subéreuses voisines sont mortes et ont des parois sinon épaissies, du moins toujours imprégnées de subérine.

Pour expliquer le choix apparent que les champignons semblent faire entre ces deux catégories de cellules, Jansse invoque les propriétés chimiotropiques pour les champignons de certaines substances dont il suppose l'existence dans les cellules de passage. Il est possible que ces dernières, bien vivantes, exercent par leurs sécrétions externes une certaine action attractive sur les endophytes, action analogue à celle qui fait pénétrer dans les cellules bien vivantes de la racine les arbuscules des endophytes intercellulaires ; mais il me paraît que c'est la résistance moins grande des cellules de passage qui joue ici le principal rôle.

Il est à remarquer en premier lieu, ainsi que le signale Jansse lui-même pour les racines de *Ranunculus*, que d'autres champi-

gnons que les endophytes vrais se conduisent de même, vis-à-vis des cellules de passage. Pour ma part, j'ai pu constater expérimentalement le fait en opérant sur des racines d'Orchidées ayant un voile bien développé. Des portions de racines, placées dans un milieu humide, s'infestent rapidement de champignons saprophytes dont les spores sont déposées à leur surface. Sur des racines de *Cypripedium barbatum* des spores d'un *Fusarium*, vivant d'ordinaire sur la surface des pieds de *Neottia*, ont donné un mycélium superficiel qui a bientôt envahi tout le voile ; il s'est accumulé contre l'assise subéreuse épaissie, remplissant les cellules qui la précèdent mais sans jamais la traverser, sinon par les cellules de passage où au contraire les filaments sont très nombreux. De là, ces derniers se répandent dans l'écorce proprement dite. La grosseur des racines, qui se dessèchent peu en milieu humide, et la rapidité de l'infection laissent supposer avec grande vraisemblance que, dans cette expérience, les cellules de passage sont encore vivantes au moment où le mycélium les atteint. Mais, sur des racines de la même espèce tuées préalablement par ébullition dans l'eau, l'infection se fait de la même façon, ce qui semble bien indiquer que seule la résistance des membranes épaissies ou durcies intervient pour obliger les filaments à emprunter la voie des cellules de passage.

La traversée de ces cellules qui pour les endophytes se fait toujours de l'extérieur vers l'intérieur semble pouvoir se produire tout aussi facilement en sens inverse comme le prouve l'expérience suivante : un tronçon de racine d'une Orchidée à voile a été infesté par la surface de la section au moyen de spores *Fusarium* d'un champignon vivant à la surface de racines d'*Orchis purpurea*. Le champignon s'est développé très rapidement et abondamment dans le parenchyme cortical très mou ; il est venu s'accumuler contre la face interne de l'assise subéreuse sans entrer dans aucune des cellules épaissies. Par contre, il a pénétré dans les cellules de passage où en section, les filaments serrés ont l'aspect d'un pseudo-parenchyme. Puis il s'est répandu dans le voile comme le montre la fig. 37 de la Pl. III, en divergeant à partir de la cellule de passage.

Tout semble donc concorder à établir que les cellules de passage agissent sur le champignon par voie physique, à cause de la faible résistance qu'elles présentent à sa pénétration. La nature du

mycélium n'est donc pour rien dans son mode de pénétration et on ne saurait faire intervenir ce caractère dans la distinction des différentes catégories d'endophytes.

C'est à des actions du même genre qu'il faut attribuer le fait que les endophytes ne pénètrent pas dans les poils radicaux qui sont d'ordinaire fortement cutinisés, alors que les cellules mêmes qui les portent le sont beaucoup moins. Dans l'intérieur des racines c'est aussi pour des raisons analogues que jamais l'endophyte ne franchit l'endoderme ; souvent même il ne peut l'atteindre, quand les cellules qui le précèdent sont épaissies et durcies comme cela arrive pour le *Paris* et le *Colchicum*. J'ense a déjà montré par de nombreux exemples que le champignon évitait toujours les cellules à membranes épaissies (collenchyme, sclérenchyme, tissus subérisés).

De même il signale à maintes reprises, et de nombreux auteurs l'ont aussi observé, que le champignon ne pénètre jamais dans certaines catégories de cellules.

En premier lieu, il convient de citer les cellules à chlorophylle. Il est impossible en l'état de nos connaissances sur la chimie des cellules vivantes et sur la nature des produits qui s'y élaborent de donner les raisons précises de cette aversion apparente des champignons. En tous cas, elle explique que l'endophyte se localise toujours dans les racines ou s'installe seulement dans quelques tiges de plantes privilégiées comme les rhizomes du *Neottia*, du *Psilotum* ou encore dans certaines régions des Hépatiques et des prothalles de Lycopodes qui sont dépourvues de chlorophylle. Il importe de signaler cette différence avec les champignons qualifiés ordinairement de parasites, qui causent de graves maladies aux plantes et qu'on rencontre le plus souvent sur les organes verts.

Les cellules sécrétrices, de quelque nature qu'elle soient (canaux sécrétrices, cellules à essences, à tannin, à raphides, à cristaux en oursins), jouissent de la même immunité que les cellules chlorophylliennes, vis-à-vis de l'infection. Je n'ai jamais trouvé d'endophyte à leur intérieur sauf dans une racine infestée de *Viola odorata* où le filament venait s'accoler contre les cristaux d'oxalate en oursins comme le représente la fig. 6 de la page 53. Ce dernier cas est évidemment isolé et on peut certainement conclure que les cellules sécrétrices et les cellules à chlorophylle agissent sur l'endophyte pour le repousser. De la sorte elles influent sur sa

distribution dans la racine, mais toujours d'une façon locale et accidentelle.

Je n'insisterai pas davantage sur ces questions, me contentant de remarquer qu'il importe, si on veut établir une classification vraiment stable des endophytes, de bien distinguer entre ces caractères d'adaptation purement locale et qui dépendent de la plante infestée et les caractères plus généraux, qui tiennent à la nature même du champignon.

Au nombre de ces derniers caractères je compléterai la propriété pour le mycélium d'être inter ou intracellulaire. J'ose ne paraître pas lui attribuer une grande importance et n'établir de ce fait aucune distinction entre les endophytes. Il me semble au contraire qu'elle n'est pas négligeable et qu'elle ne résulte pas simplement de la présence ou de l'absence des méats et des lacunes dans les racines, mais tient à la nature physiologique du champignon. Elle permet de mettre à part de tous les autres endophytes ceux du type *Arum*. Il est donc nécessaire pour assurer la valeur de cette répartition de justifier l'opinion précédente.

Il est clair que dans une racine sans lacunes et sans méats les endophytes ne peuvent être qu'intracellulaires. C'est le cas des Hépatiques et de quelques mycorrhizes du type *Paris*. Pour ceux-là, ce caractère n'a évidemment aucune valeur taxonomique et ce n'est que l'ensemble de leurs autres propriétés qui les fait ranger dans une catégorie déterminée. Pour les mycorrhizes qui ont des méats, on pourrait croire que c'est la résistance plus ou moins grande des membranes cellulaires qui oblige les endophytes à y pénétrer ou à rester constamment dans les cellules. Il me semble qu'il n'en est pas ainsi.

En premier lieu dans les endophytes du type *Arum*, les seuls d'ailleurs qui aient une vie extracellulaire, les filaments viennent toujours se terminer dans une cellule et les arbuscules terminaux ainsi formés se rencontrent dans toute l'épaisseur de l'écorce infestée. Il faut en conclure que nulle part les membranes n'offrent une bien grande résistance au passage des champignons et, de fait, ceux-ci les traversent quelquefois alors même qu'ils ne doivent pas donner des arbuscules de suite. Si donc les endophytes du type *Arum* restent la plus grande partie de leur vie dans les méats, c'est à cause de leurs propriétés physiologiques propres et non à cause des propriétés des membranes des racines qu'ils habitent

De même la vie uniquement intracellulaire des endophytes du type *Paris* et du type Orchidée, malgré la présence des méats dans la plupart des plantes de ces séries, est tout aussi caractéristique. Aucune résistance de la part des membranes ne s'oppose à ce que le champignon pénètre dans les méats où il aurait un cheminement facile. Puisqu'il traverse sans peine la double paroi qui sépare deux cellules en contact, il traverserait encore plus facilement la simple paroi qui l'isole des méats voisins. S'il ne le fait dans aucun cas, c'est aussi que l'ensemble des propriétés physiologiques qui lui sont propres l'obligent à rester à l'intérieur des cellules.

On peut donc être assuré, au point de vue de la classification des endophytes, de la valeur du caractère qui repose sur le fait de leur vie intra ou extracellulaire. Si la résistance des membranes de la plante provoque des modifications d'ordre secondaire comme celles qui tiennent au mode de pénétration ou à la limitation de l'extension en profondeur de l'endophyte, elle n'a pas d'influence sur sa répartition à l'intérieur ou à l'extérieur des cellules. Il est donc légitime de fonder sur ce caractère une classification des endophytes.

La concordance avec celui-là des autres caractères différentiels invoqués tels que la présence d'arbuscules simples ou composés, la répartition diffuse ou localisée de ces arbuscules vient d'ailleurs confirmer sa grande valeur spécifique.

La propriété de former des pelotons serrés, réguliers, limitée aux endophytes du type Orchidée, est aussi à mes yeux bien caractéristique de ce groupe et l'isole de tous les autres. On la rencontre dans des plantes très variées comme les Orchidées, le *Psilotum* et le *Tamus*. C'est donc que la nature de la plante n'intervient en rien dans la présence de ce caractère. On peut alors le compter comme un caractère propre au champignon et de ce fait les endophytes du type Orchidée se mettent aussi nettement à part parmi ceux qui sont toujours intracellulaires.

Il ne reste donc plus que les séries du *Paris* et des Hépatiques, pour lesquelles on ne puisse invoquer de caractère distinctif nettement spécial au champignon. Il n'est pas certain que les différences signalées entre ces deux groupes ne soient pas, elles aussi, spécifiques des endophytes correspondants. Mais, en l'absence de toute preuve dans ce sens, on ne peut rien affirmer.

§ 2. — MODIFICATIONS MACROSCOPIQUES DE LA RACINE ATTRIBUABLES
AU CHAMPIGNON.

Dans la plupart des mycorhizes endotrophes la présence du champignon ne se manifeste à l'extérieur par aucune apparence sensible et il faut faire une coupe pour s'assurer de la réalité de l'infection. Dans certains cas cependant les racines subissent des modifications locales visibles à l'œil qu'on peut rapporter à l'influence de l'endophyte. J'en ai déjà décrit quelques-unes à propos de l'*Arum maculatum*. On les rencontre chez beaucoup de Liliacées.

Une autre forme de racines, spéciale aux mycorhizes, est la forme qu'on a appelée « coralloïde. » On la rencontre dans les racines constamment et largement infestées; elle est caractérisée par une ramification abondante des racines en dichotomie plus ou moins régulière et produites à de courts intervalles. Les branches de ces dichotomies toujours très courtes sont renflées et charnues, ce qui leur donne l'aspect trapu. Parmi les racines que j'ai examinées aucune d'elles ne présente très nettement tous ces caractères à la fois. Ce sont celles des Orchidées qui s'en rapprochent le plus. Les racines sont nombreuses et charnues et souvent assez courtes dans le *Neottia* et le *Limodorum*. Mais les ramifications y sont rares ou absentes. Mac Dougal (99), qui a fait connaître cette modification dans le cas très typique des *Aplectrum* et des *Plecospora*, la rattache à la présence des endophytes. C'est une simple présomption car il est difficile d'en donner une preuve indiscutable, tant qu'on ne pourra pas faire d'expériences comparatives sur des racines de ces plantes avec ou sans endophytes.

Janse (97) signale une particularité intéressante dans le mode de ramification de certaines racines infestées. Elle se présente dans ce qu'il a appelées « racines à croissance intermittente » ou « racines sympodiales ». Ce sont des radicules dont la croissance s'arrête de très-bonne heure et qui prennent ainsi l'aspect de mamelons latéraux ainsi que l'a montré Van Tieghem (70). Il s'en produit parfois plusieurs à la suite les uns des autres. Janse en signale dans les Conifères à mycorhizes endotrophes, dans le *Casuarina*, l'*Acer*, le

Liquidambar, le *Celtis*. Je les ai retrouvés dans divers *Podocarpus*, l'*Araucaria excelsa*. J'ai montré également que ce caractère de racines sympodiales se retrouve, quoique moins accentué, dans le *Ruscus* et dans le *Sequoia*.

Faut-il y voir une action attribuable à l'endophyte, dont la pénétration arrêterait le développement de la racine? Cela semble peu probable. Janse a vu quelques mamelons dépourvus d'infection; Th. Waage (91) avait déjà signalé de semblables formations dans un grand nombre de Sapindacées infestées, mais il a pu aussi en obtenir sur des Marronniers cultivés sur des milieux variés, et dont les racines n'étaient pas infestées ou l'étaient très peu. Saraux (04) a trouvé ces mêmes mamelons sur *Ulmus montana*, *Acer pseudoplatanus*, *Buxus sempervirens*, *Crataegus oxyacantha*, *Mespilus germanica*, qui n'ont pas toujours des mycorhizes endotrophes. Pour ma part, j'ai pu vérifier que plusieurs des *Podocarpus* du Muséum cultivés en pots avaient donné dans l'intervalle compris entre la terre et le pot de nombreuses racines à mamelons et que tous ces mamelons étaient dépourvus d'endophytes. La question a donc besoin d'une démonstration précise qui ne pourra se faire par la méthode comparative que le jour où l'on saura infester à volonté des *Podocarpus* et les élever sans champignons.

On a beaucoup insisté sur l'absence fréquente des poils absorbants à la surface des racines infestées. Frank, le premier, a signalé le fait pour les radicules des arbres de nos forêts et a émis l'idée que leur rôle physiologique d'absorption était rempli par le manchon mycélien qui se substitue à eux. Il a ensuite étendu la même théorie aux mycorhizes endotrophes. Depuis une sorte de réaction contre ces idées s'est produite. Les travaux de Von Tubœuf (96) montrent que, même dans les mycorhizes ectotrophes, les poils absorbants sont nombreux et fonctionnels. Mais c'est surtout pour les mycorhizes endotrophes qu'on a vu que l'hypothèse de Frank ne répondait pas aux faits. Janse constate que l'absence de poils absorbants n'a rien d'absolu et conclut qu'elle n'a pas de rapports avec l'infection. Magnus et N. Bernard sont d'avis que le manque de poils radicaux dans le *Neottia* ne saurait être compensé par le rôle absorbant des filaments pénétrants qui sont fort rares.

Pour ma part, je n'ai jamais pu constater de relation entre l'absence de poils radicaux et l'infection; à la vérité, ils manquent

ou sont rares dans beaucoup de plantes infestées (Liliacées, Orchidées, Ophioglosse, *Sequoia*) mais dans une même plante ayant à la fois des mycorhizes et des racines ordinaires sans champignons, il est impossible d'établir entre les deux catégories une différence au point de vue des poils absorbants. Il semble donc qu'il faut rejeter l'hypothèse d'une relation de cause à effet entre l'absence de poils absorbants et la présence de l'infection.

En somme les modifications que le champignon apporte dans la morphologie externe des racines sont en général ou nulles ou peu accentuées. Nous allons voir que pour la structure interne elles sont plus marquées, sans toutefois prendre un rôle prépondérant sur la structure des racines.

§ 3. — MODIFICATIONS INTERNES

APPORTÉES PAR LE CHAMPIGNON DANS LES CELLULES

La présence dans une cellule vivante d'un organisme qui lui est normalement étranger n'est pas sans introduire quelques modifications dans sa morphologie et sa physiologie. Nous avons déjà vu que la pénétration des arbuscules dans les cellules y provoquait la formation des zymases digestives qui tuaient ces sucroïtes et les transformaient par digestion en sporangioles. En même temps, la cellule sécrétait des substances celluloseuses qui imprégnaient ces derniers. Cette activité physiologique est accompagnée de transformations morphologiques assez importantes sinon très apparentes. C'est surtout sur le noyau cellulaire qu'elles se traduisent et elles ont été signalées depuis longtemps par tous les auteurs qui ont fait des études de cytologie sur les mycorhizes. Wahrlich (86), Schlicht (89), Jansse (97) mais surtout W. Magnus (90) et Shibata (92) ont montré que le noyau subissait des modifications importantes du fait du champignon. Plus particulièrement, W. Magnus dans les Verdauungszellen du *Nicotia* et Shibata sur le *Podocarpus* et le *Psidium* ont constaté la coïncidence de ces altérations avec la période d'activité digestive de la cellule et ont vu que le noyau reprenait sa forme normale lorsqu'il ne restait plus dans la cellule qu'un produit inerte.

On peut retrouver des modifications analogues (gonflement, formes amiboïdes, hyperchromatie, division directe des noyaux) dans les cellules où se trouvent les arbuscules et les sporangioles; elles confirment l'hypothèse de la corrélation que j'ai établie entre les cellules à arbuscules des mycorhizes ordinaires et les Verdauungszellen des Orchidées. Tous ces phénomènes ont été très bien décrits par Magnus et Shibata. Je n'y reviendrai pas ici.

Par contre les cellules où le champignon ne forme que des anses enroulées en spirale ou des vésicules ne me paraissent pas subir de changements importants. Les noyaux sont simplement de taille plus grande qu'à l'ordinaire et quand ils sont déformés, ce qui est assez fréquent, il semble bien que c'est à cause de la compression des hyphes agissant simplement d'une façon mécanique. Il arrive même que le noyau rencontré par un filament est traversé de part en part comme le représentent les figures 18 et 19 de la Pl. II.

Je n'ai pas remarqué de modifications spéciales dans le protoplasme des cellules envahies, qu'il s'agisse de cellules à arbuscules et à sporangioles ou bien de cellules où il n'y a que des petitoles d'hyphes. Comme l'a déjà fait observer W. Magnus, le protoplasme est toujours intimement pénétré par le champignon et en contact étroit avec lui. En particulier, il en est toujours ainsi pour les arbuscules qui sont plongés dans la masse à demi fluide du protoplasme qui occupe tous les intervalles entre les branches. Dans quelques cas cependant, le contact n'est pas aussi intime. J'ai déjà montré que dans le *Ruscus*, le *Paris*, le *Parnassia*, le *Sequoia*, on apercevait souvent entre la membrane mycélienne et le protoplasme cellulaire une gaine hyaline, ne prenant pas les colorants et atteignant parfois une grande épaisseur (Pl. III fig. 32). Cette gaine suit le filament sur toute sa longueur dans la cellule, se prolonge sur les rameaux ou les vésicules qu'il forme, mais s'arrête au point où le mycélium traverse une paroi; on la voit alors se continuer sur la surface interne de la cellule-hôte. Il semble bien dans ce cas que le filament n'ait pu rompre la couche mince et élastique de l'ectoplasme qui enveloppe tout le contenu de la cellule, et qu'il l'ait entraînée avec lui comme le fait le doigt qu'on appuie sur une lame de caoutchouc très extensible. Cette gaine hyaline ne se forme que dans les assises les plus externes de la racine, sur les portions d'hyphes les plus voisines du point de

pénétration. Dans les assises plus profondes le champignon pénètre dans l'intérieur même du protoplasme et se mélange à lui comme je l'ai dit plus haut. Malgré ce contact intime, il est certain qu'il le modifie peu et n'agit pas sur lui, comme le prouve l'absence de transformations visibles dans le protoplasme infesté, et surtout le fait que la cellule reprend sa vie normale quand le champignon a été digéré.

Si l'endophyte agit peu sur les éléments véritablement vivants de la cellule (protoplasme et noyaux), il a une action beaucoup plus marquée sur les substances nutritives inertes qu'elle contient en particulier sur l'amidon. Tous les auteurs ont signalé la *disparition de l'amidon dans les cellules infestées*. Leurs descriptions précises et concordantes me dispenseront d'entrer dans les détails de ce phénomène bien connu. J'insisterai seulement sur deux points qu'on n'a pas mis suffisamment en relief.

C'est d'abord le fait que l'amidon apparaît de nouveau dans les cellules et souvent sous une nouvelle forme (W. Magnus), après la formation des sporangioles ou des corps de dégénérescence, c'est-à-dire au moment où la reconstitution des noyaux sous leur forme ordinaire prouve que la cellule a repris sa vie normale après avoir tué et digéré le champignon. Il en résulte que c'était bien l'action du champignon qui avait provoqué la disparition momentanée de l'amidon.

En second lieu, on constate que la résorption de l'amidon précède souvent l'arrivée du champignon. On s'explique ainsi qu'on ne trouve que rarement des grains d'amidon dans les cellules infestées. Ce cas se présente cependant quelquefois (Orchidées, Ophioglosse, *Psilotum*). Il semble donc que le champignon agit sur l'amidon à distance et on pourrait penser à une émission de diastase de sa part. Il est plus naturel, et aussi plus conforme aux faits, d'imaginer que ce sont les cellules infestées elles-mêmes, qui, privées de l'amidon que le champignon leur dérobe, en empruntent aux cellules voisines non encore envahies. Ainsi se forme autour de la région infestée toute une zone où l'amidon a disparu mais où existent par contre les sucres provenant de la digestion de ce dernier par les cellules de la plante elle-même.

S'il est évident que le champignon absorbe l'amidon des racines on n'a aucune preuve palpable qu'il puisse de même leur

emprunter d'autres hydrates de carbone solubles tels que les sucres l'inuline, etc., qui y abondent. Il en est de même pour les matières albuminoïdes. Cependant la position des arbuscules, localisés souvent autour de l'endoderme, en tous cas toujours aussi près que possible du cylindre central, montre bien que les endophytes doivent puiser dans la sève les éléments qui leur sont utiles. La nécessité de cet emprunt ressort d'ailleurs du fait qu'ils ne peuvent rien ou presque rien puiser au dehors.

En résumé nous avons pu voir par l'exposé de ce chapitre que l'influence de la plante sur le champignon, en dehors de la digestion des arbuscules par les cellules, se réduit à peu de chose. D'autre part le champignon agit également peu sur les racines. *Il ne détruit pas les cellules où il pénètre* car il ne s'attaque réellement ni aux noyaux ni au protoplasme et se contente d'absorber les substances nutritives non vivantes qu'elles contiennent.

(A suivre.)