

earc

plus vers le mois d'août dans les rameaux qu'ils ont transformés. Ils hivernent évidemment dans la terre, près de la souche ou à sa surface même, car un pied une fois modifié réapparaît tous les ans avec la même transformation. Des individus basiliqués qui m'ont été envoyés de Grasse et ont été replantés dans un jardin à Paris se sont montrés, les deux années suivantes, avec des rameaux basiliqués, alors que toutes les parties aériennes des plantes avaient été supprimées avant la mise en terre des rhizomes.

On ne connaît aucun remède pratique contre l'attaque des *Eriophyes*: on se borne actuellement à abandonner la culture de la menthe poivrée dans les champs où les pieds basiliqués deviennent trop nombreux; mais il est bon de faire observer que les rhizomes dont on se servira pour établir de nouvelles cultures devront être choisis dans les champs indemnes de la maladie ou tout au moins empruntés à des pieds sains et suffisamment éloignés d'individus malades, de manière à diminuer les chances de transport des parasites par les rhizomes ou la terre qui leur est atténuante.

ÉTUDES SUR LES MYCORHIZES ENDOTROPHES

par I. GALLAUD (*Fin*).

(Planches I à IV).

CHAPITRE V

LA VIE EN COMMUN DANS LES MYCORHIZES ENDOTROPHES

Dans les chapitres précédents, j'ai soigneusement laissé de côté à dessein toute interprétation physiologique générale du rôle des champignons endophytes dans les plantes. Je me suis contenté d'exposer leurs propriétés biologiques ainsi que celles des racines infestées. D'autre part, dans l'examen des différents organes du champignon et des parties de racines envahies, je me suis limité à l'étude morphologique et cytologique, me bornant à indiquer le rôle immédiat et pour ainsi dire local de chacun d'eux. Ces résultats sont maintenant assez nombreux et assez concluants pour me permettre de présenter une vue d'ensemble de la vie du champignon dans la plante et de définir la nature des échanges qui peuvent se faire de l'un à l'autre, en un mot, de préciser la modalité de cette association de deux végétaux différents qu'on désigne sous le nom de mycorhize endotrophie.

Les théories qui ont été formulées à ce sujet sont nombreuses. J'ai exposé brièvement les plus importantes au début de ce travail, je ne les reprendrai pas ici, mais je présenterai quelques remarques à leur sujet. La première en date, et celle qui a eu le plus grand retentissement, est due à Kamiensky (81) et à Frank (85). Elle conclut à une symbiose étroite avec avantages réciproques pour les deux plantes. Au point de vue des mycorhizes endotrophes

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 12

Fig. 1. — Rameau normal de Menthe poivrée.
Fig. 2. — Rameau basiliqué de Menthe poivrée (légère réduction).

PLANCHE 13

Fig. 4. — *Eriophyes Menthae* ♀, face ventrale ($G = 400$).
Fig. 5. — *Eriophyes Menthae* ♀, céphalothorax vu par la face dorsale ($G = 400$).
Fig. 3. — Coupe longitudinale d'une masse foliacée terminale ($G = 20$).
Fig. 4. — Coupe longitudinale d'un bourgeon ($G = 75$). Er. *Eriophyes*; *f*, feuilles; *b*, bourgeons; *m*, cellules mortes.
Fig. 5. — Coupe du limbe d'une grande feuille normale ($G = 250$).
Fig. 6. — Coupe du limbe d'une grande feuille de la base d'un rameau basiliqué ($G = 230$).

qui nous occupent seules ici, elle a été établie plus spécialement par Frank, qui l'a déduite de l'étude des Orchidées. La même interprétation, complétée et précisée par une connaissance plus exacte et plus étendue des faits a été donnée par W. Magnus (10), et elle résulte aussi de travaux exécutés sur les Orchidées, surtout sur le *Neottia Nidus-Avis*, une des plus anomalies parmi elles. N. Bernard (11) fonde également son hypothèse (influence des endophytes dans la tubérisation des bourgeons) sur des recherches faites sur les Ophrydées et le *Neottia*. C'est seulement par des raisons d'analogie qu'il les étend à la Ficaire et à la Pomme de terre.

Les conclusions de ces auteurs me semblent parfaitement acceptables en ce qui concerne les Orchidées, mais je ne pense pas qu'on ait le droit de les étendre à toutes les autres mycorhizes.^{*} Elles ont été en effet établies sur des plantes très spéciales, formant un groupe très homogène et bien isolé dans le règne végétal. En outre la physiologie de ces plantes, surtout celle du *Neottia* dépourvu de chlorophylle, est un peu à part. Ce sont en un mot des exceptions, des cas extrêmes et on ne peut fonder sur eux une explication applicable à l'ensemble des autres mycorhizes, lesquelles, en fait, sont de beaucoup les plus nombreuses. Ajoutons enfin que la structure moins nette des endophytes d'Orchidées, surtout moins bien connue au point de vue anatomique, complique encore le problème. Aussi, je laisserai de côté le cas des Orchidées et je m'en tiendrai à l'ensemble des autres mycorhizes.

La morphologie uniforme des endophytes de ces racines d'une part, et d'autre part la vie physiologique non exceptionnelle des plantes habitées permet d'appliquer à l'ensemble de ces mycorhizes les résultats obtenus pour l'une d'elles. Enfin, le fait que dans une même espèce, certaines plantes sont infestées et d'autres dépourvues de champignons est particulièrement instructif et prend dans certains cas toute la valeur démonstrative d'une expérience comparative. Il permet en tous cas de faire le départ entre les caractères de la plante dus réellement à l'action de l'endophyte et ceux qui tiennent à sa nature même. On évite ainsi une cause d'erreur grave qui, dans les plantes toujours infestées, consiste à mettre au compte de l'endophyte une modification morphologique de la plante, toujours constante, mais qui peut tenir à d'autres causes que nous ignorons encore.

ÉTUDES SUR LES MYCORHIZES ENDOTROPHES

J'ajouterai enfin qu'on ne peut considérer ces cas d'infection à l'étude desquels je me limite ici comme des accidents, des exceptions sans importance et sans portée physiologique. Les recherches de Janse, de Schlicht, de Stahl et les miennes, montrent, sans qu'il soit nécessaire d'y insister davantage, combien la présence des endophytes simples est répandue dans le règne végétal. Un très petit nombre de familles échappent à leur action. De plus, si en un point déterminé l'endophyte est quelquefois peu abondant (et nous avons vu d'ailleurs qu'il n'en est pas toujours ainsi) le grand développement des racines des plantes infestées amène à penser que la masse totale du champignon habitant un même individu est toujours relativement considérable et au moins égale, sinon supérieure, à celle qu'on trouve chez les Orchidées, plantes généralement pauvres en racines. Il n'est donc pas douteux que l'action de ce champignon pourrait avoir un grand retentissement sur la physiologie de la plante dans laquelle il s'installe.

Je n'insisterai pas davantage sur ces considérations ; elles expliquent le choix que j'ai cru devoir faire en prenant plus spécialement pour sujet d'étude les mycorhizes les plus simples, trop souvent négligées. Elles justifient l'ampleur des développements anatomiques et biologiques que je leur ai consacrés au début de ce travail, et montrent tout au moins la généralité des conclusions auxquelles m'ont amené ces recherches. Je vais maintenant les exposer dans leur ensemble.

J'ai déjà indiqué à propos de l'étude détaillée des différents organes de l'endophyte quel était le rôle de chacun d'eux et leur mode de fonctionnement. En réunissant dans une même vue d'ensemble ces résultats partiels on peut se faire une idée assez précise de l'évolution et des principales phases de la vie interne de ces champignons, en même temps que se représenter leur influence dans la physiologie de la racine qu'ils abrite.

Le mycélium, vivant déjà dans la terre, et attiré sans doute par les sécrétions de la surface des racines, vient appliquer étroitement contre elles de nombreuses branches. Ces branches pénètrent à l'intérieur des racines, soit par les cellules de passage s'il en existe, soit directement sans suivre de chemin déterminé à l'avance. En tous cas, elles sont toujours intracellulaires dans les premières assises par suite de l'union intime des cellules qui constituent ces

assises de défense pour la racine. La forme en anses spirales, et les épatements et étranglements au point de perforation des membranes témoignent d'ailleurs de la difficulté que le champignon éprouve à franchir cette première barrière. Arrivé dans le parenchyme cortical proprement dit, généralement mou et à membranes minces, il s'y développe rapidement et y multiplie ses branches. Celles-ci, sous l'influence de conditions qui tiennent à la nature morphologique du champignon plutôt qu'à la structure des racines ou bien deviennent intercellulaires et s'allongent dans les méats, ou bien restent intracellulaires et y forment des pelotons plus ou moins serrés. En tous cas, les unes et les autres s'avancent vers le cylindre central de la racine et forment des sucoirs très développés et très nombreux localisés en général dans les plus internes des cellules que la résistance des membranes leur permet d'atteindre. L'abondance de nourriture qui en résulte pour le champignon amène la formation de réserves et leur accumulation dans les extrémités jeunes des hyphes qui se gonflent en vésicules. Ces matériaux, ou bien seront repris par le champignon pour assurer sa marche en avant, ou bien resteront définitivement en place et serviront sans doute à sa propagation ultérieure lors de la destruction des racines.

Les cellules de la racine, qui opposent déjà à l'envasissement la résistance passive de leur membrane, agissent aussi d'une façon active. La pénétration du champignon dans ces cellules, et plus particulièrement celle des sucoirs, provoque chez elles une activité très-grande qui se traduit par la multiplication des noyaux. Il en résulte la formation de diastases qui attaquent les sucoirs, les digèrent, et les transforment en sporangioles. Ces sporangioles formés surtout des restes des membranes du champignon non assimilables par la cellule, sont des organes morts, inertes, sans rôle ultérieur dans la cellule qui reprend alors sa vie normale.

Cette évolution n'est d'ailleurs pas simultanée pour toutes les parties du champignon qui témoignent ainsi d'une indépendance relative les unes par rapport aux autres. Grâce à leur pouvoir de bourgeonnement pour ainsi dire indéfini, les mycéliens, restées dans les méats, ou les grosses hyphes intracellulaires, que leur membrane épaisse met à l'abri d'une digestion, poussent de nouvelles branches qui propagent l'infection de plus en plus et suppléent ainsi à la disparition des sucoirs digérés provenant de poussées mycéliennes

antérieures. Il est à remarquer que le pouvoir digestif de la plante paraît ne pouvoir s'exercer qu'à l'intérieur des cellules et même souvent à l'intérieur de certaines cellules bien déterminées (Verdauungszellen). Cette particularité explique la pérennité de l'infection par le champignon qui n'est jamais atteint dans sa région de bourgeonnement et peut continuer à se propager indéfiniment jusqu'à la mort de la racine, si toutefois une résistance physique ne vient pas lui faire obstacle.

Cette interprétation de la vie et de l'évolution interne de l'endophyte résulte immédiatement de l'examen des faits d'anatomie, de physiologie et de biologie comparées relatifs au champignon et à son hôte qui ont été exposés dans les premiers chapitres. Elle entraîne sur la nature fonctionnelle du champignon et sur celle de la racine certaines constatations que je développerai dans les lignes suivantes en même temps que les opinions analogues ou contradictoires de mes prédecesseurs sur le même sujet.

A. — En premier lieu doit-on considérer l'endophyte comme un véritable symbiote, prenant à l'extérieur pour les apporter à la plante des éléments nutritifs dont elle aurait besoin et qu'elle ne pourrait se procurer seule ? Cette manière de voir empruntée à la théorie de Frank sur les champignons ectotrophes a été quelquefois appliquée aux champignons endotrophes, en dehors des Orchidées (Schlicht, Groom, Janse, Stahl).

Schlicht (88), élève de Frank, pense pouvoir appliquer aux mycorhizes des plantes herbacées qu'il a étudiées les théories de son maître faites sur les mycorhizes des arbres. Il fonde surtout son opinion sur le fait que les endophytes ne ressemblent aux parasites connus ni par leurs formes ni par les réactions qu'ils produisent dans les mycorhizes. Au contraire, ces champignons sont disposés de façon à relier l'humus au cylindre central de la plante et à servir ainsi d'organe d'absorption au profit de la plante de la même façon que les manchons mycéliens externes de Frank. Groom (95), qui partage l'opinion de Schlicht, s'appuie aussi sur l'analogie de distribution entre les deux sortes de mycorhizes et croit reconnaître toute une série de formes de transition entre les endophytes du *Thymus* qu'il a étudiés et les champignons des Ericacées qui se rapprochent de ceux des arbres forestiers.

Nous avons vu par l'étude de la forme et de la répartition des arbuscules que ces derniers sont des organes d'absorption, agissant au profit du champignon seulement.

D'autre part, l'étude des modifications de la racine sous l'influence de son hôte nous a montré que cette absorption se traduisait surtout par la disparition de l'amidon en réserve. Il est donc incontestable que *les endophytes prennent à leur hôte des matériaux nutritifs, des hydrates de carbone notamment*, et de ce fait ils vivent au moins en partie à ses dépens. Mais ne reçoivent-ils rien de l'extérieur et n'absorbent-ils pas dans le sol des éléments nutritifs par l'intermédiaire des hyphes qui les reliaient à la portion libre ?

Un assez grand nombre d'auteurs l'admettent volontiers. Nous venons de voir les opinions de Schlicht et de Groom à ce sujet, mais elles ne sont en somme que des suppositions, qui manquent de preuves directes. Il en est de même de celles de Janse (97). Pour lui l'endophyte, qu'il considère, assez hypothétiquement d'ailleurs, comme un anaérobiose facultatif, capable de fixer l'azote de l'air, chercherait dans les racines un abri contre l'oxygène et fabriquerait des substances protéiques qu'il céderait à la plante en échange des matières hydrocarbonées qu'elle lui fournit. Quant à la preuve expérimentale de cette hypothèse, les essais qu'il a tenté de faire sur des Catéiers non infestés, cultivés en comparaison avec d'autres munis d'endophytes, ne lui ont donné de son propre aveu aucune indication favorable. Nobbe et Hiltener (99) semblent avoir obtenu un résultat plus précis. Ils ont constaté que le *Podocarpus* fixe directement l'azote atmosphérique et ils attribuent cette propriété au champignon logé dans les tubercules. Mais il n'est pas démontré que les auteurs aient pu se mettre à l'abri des nombreuses bactéries qui ont aussi la propriété de fixer directement l'azote de l'air.

Stahl (00) pense que les matériaux, que l'endophyte puise à l'extérieur au profit de la plante, sont d'une toute autre nature. Pour lui, le champignon absorberait surtout des sels minéraux. J'ai exposé dans l'introduction du présent travail les principales raisons qui lui font adopter cette hypothèse. La corrélation entre la présence du champignon et les proportions de sucre, d'amidon et de sels minéraux, nitrates et autres, n'est pas toujours dans le sens qu'il indique, notamment pour les Hépatiques, comme l'ont montré les travaux de Golenkin (02) sur les Marchantiacées infestées.

Enfin, et surtout, les communications des champignons avec le dehors ne paraissent insuffisantes dans bien des cas pour assurer à la plante l'absorption des éléments nutritifs, que, d'après Stahl, cette dernière ne peut absorber seule et qui nécessitent l'intervention du champignon. En premier lieu, ces communications sont toujours assez rares, surtout chez certaines plantes qui manquent d'autre part de poils absorbants, comme les *Paris*, les *Parnassia*. De plus les relations avec la portion libre du champignon répandu dans l'humus, tout au moins les relations physiologiques, cessent de bonne heure. Les portions de filaments qu'on trouve à la surface des racines sont en effet presque toujours vides, mortes, sans protoplasma ni noyaux, et par conséquent incapables d'établir aucune relation d'échanges entre l'extérieur et le mycélium interne. Il est donc permis de penser que *l'endophyte, dans sa portion intraradiculaire, mène une vie indépendante de l'extérieur et doit par conséquent emprunter toute sa nourriture à la plante*.

B. — Faut-il en conclure, à l'inverse de Schlicht, qu'il est bien un parasite, comme pourrait le faire prévoir la présence de suçoirs ? C'est à cette conclusion, et pour des raisons différentes de celle-là d'ailleurs, que s'arrêtent les auteurs récents qui ont étudié les mycorhizes des Hépatiques : Garjeanne (03) et Peklo (03).

Il n'est pas sans intérêt de remarquer aussi que Sarauw (04) qui a beaucoup étudié les racines des arbres, arrive à penser que les champignons qui forment les manchons de leurs mycorhizes ectotrophes sont des parasites dont la plante se débarrasse parfois et que le plus souvent elle supporte par suite de leur innocuité relative.

Si l'endophyte est un parasite, il est d'un parasitisme spécial qui ne saurait le faire ranger à côté des autres groupes de champignons bien déterminés comme tels, par exemple, les Urédinées et les Péronosporées. On sait en effet que ces derniers champignons sont définis comme *parasites vrais* par un ensemble de caractères bien nets : c'est d'abord l'impossibilité de les cultiver sur un milieu que les plantes vivantes sur lesquelles ils se développent d'ordinaire. De plus, bien que leur mode de nutrition ne soit pas encore très bien connu, il ne semble pas qu'ils se nourrissent aux dépens des matériaux de réserve *inertes* (amidon, sucres, etc.) que

les cellules peuvent contenir, mais bien aux dépens de la substance vivante elle-même (protoplastes, leucites chlorophylliens, etc.). La présence de la chlorophylle semble même indispensable à leur développement car on les trouve toujours sur les organes verdis ; on n'en a jamais signalé, à ma connaissance, sur des plantes dépourvues de chlorophylle comme les *Neottia* ou les Orobanches. En outre ils agissent à distance pour détruire les cellules vivantes, sans doute par l'intermédiaire de substances qu'ils sécrètent. Enfin ils ne sont jamais vraiment intracellulaires, car même les sucoirs simples qu'ils poussent dans l'intérieur des cellules parasites sont toujours isolés du protoplasme de ces dernières par une gaine de cellulose [V. Mangin (95)].

Dans les endophytes on ne constate la présence d'aucun de ces caractères des parasites vrais : ils sont en effet toujours étroitement localisés dans les organes dépourvus de chlorophylle ; j'ai montré aussi que les sucoirs qu'ils présentent ne peuvent se comparer à aucun de ceux actuellement connus chez les parasites ; ils sont aussi toujours intracellulaires au moins dans la partie absorbante de leur mycélium qui se mêlange intimement au protoplasma de la cellule. En outre, comme je l'ai déjà montré dans le chapitre III, les endophytes agissent uniquement sur des substances organiques inertes, non vivantes (amidon, sucres, sève élaborée) qui ont déjà été mises en réserve, qui sont destinées à l'être ou qui ne sont pas encore incorporées au protoplasme cellulaire. Le noyau et le protoplasme des cellules infestées sont épargnés et restent à peu près inaltérés ; en effet les modifications physiques que j'ai déjà signalées (déformations des noyaux, perforation du protoplasme par les hyphes) ; ou encore le trouble correspondant à la production de diastases dans la cellule sont secondaires et passagers et ne mettent pas en danger la vie de la cellule qui reprend sa vie normale quand elle a digéré le champignon envahissant.

Enfin, bien qu'on ne sache rien de précis sur la portion libre qui est répartie dans le sol, il est certain que cette portion, relativement considérable, y vit en saprophyte. Les raisons qui me font penser que le champignon interne ne reçoit rien du dehors montrent aussi qu'il ne peut y envoyer aucun élément nutritif.

Toutes ces considérations montrent que le champignon dans son ensemble n'est pas un parasite, mais plutôt un saprophyte.

C'est d'ailleurs un saprophytisme particulier que celui des endophytes, qui, à l'intérieur même du protoplasme vivant, se nourrissent de matériaux organisés mais inertes. Aussi il me paraît mériter le nom de *saprophytisme interne* sous lequel je le désignerai.

Il nous reste maintenant à examiner quelle est l'influence physiologique du champignon sur la plante elle-même, et à déterminer les changements que la présence de cet être étranger apporte dans sa vie. J'ai déjà insisté à plusieurs reprises sur le peu d'importance des réactions macroscopiques de la plante à l'infection et fait voir qu'à l'intérieur ces dernières se réduisent à une disparition des réserves dans le parenchyme cortical et à une activité anormale et passagère des cellules envahies. La comparaison des plantes infestées d'une même espèce avec celles qui ne le sont pas et qui souvent se rencontrent en des points très voisins (*Arum maculatum*, Ficaire, etc...) montre qu'il n'existe dans le port et le développement des individus comparés aucune différence attribuable à l'endophyte.

Cette absence de réaction visible de la part de la plante avait déjà frappé Schlicht, qui en concluait que le champignon n'empruntait rien à la plante. Ce que nous savons de sa vie et de son mode d'action permet de nous rendre compte de ce qui se passe exactement. L'endophyte, par suite de la propriété spéciale qui lui fait éviter les cellules à chlorophylle et par suite de son impuissance à franchir les membranes lignifiées, reste localisé dans le parenchyme cortical des racines. Or c'est là un tissu dont le rôle n'est pas capital dans la plante. Il est loin d'avoir, pour le bon fonctionnement de l'ensemble, un rôle comparable à celui du tissu chlorophyllien auquel s'attaquent les champignons parasites réellement dangereux. La disparition, d'ailleurs momentanée, d'une partie des réserves de la plante ne saurait nuire au développement normal de cette dernière.

Mais la cause principale de l'innocuité de l'endophyte réside surtout dans le pouvoir digestif des cellules envahies. Nous avons vu, que très rapidement les sucoirs du parasite sont détruits et leur fonctionnement arrêté. L'action du champignon, malgré le développement parfois très grand de ce dernier, est donc toujours locale et temporaire. Par suite de ce mode de défense, qui ne me paraît pas sans analogie avec la phagocytose sur place, fréquente

chez les organismes inférieurs, la plante souffre fort peu de la présence du saprophyte qu'elle contient.

Elle retrouve par la digestion du champignon la plus grande partie des substances qui lui avaient été empruntées et les plus importantes pour elles, les substances albuminoïdes. Elle ne perd en somme, que la faible partie des substances qui constituent les sporangioles.

Il faut donc conclure des considérations qui précédent, que tout au moins pour les mycorhizes d'ordre inférieur que j'ai rangées dans les séries de l'*Arum*, du *Paris* et des Hépatiques, il ne saurait y avoir de symbiose harmonique entre la plante et le champignon. Ce dernier est simplement un saprophyte d'ordre spécial, saprophyte interne dans les racines, où le pouvoir digestif des cellules, sans entraîner son développement, empêche qu'il ne leur cause des dommages importants.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Ce travail comporte un certain nombre de résultats généraux que j'ai tâché de faire ressortir dans les différents chapitres qui précèdent. Je les résumerai brièvement ici en indiquant les conclusions qu'on en peut tirer.

I. — J'ai fait connaître les particularités anatomiques et biologiques les plus saillantes d'un grand nombre d'endophytes habitant nos pays, endophytes qui, pour la plupart, n'avaient jamais été décrits ou étaient peu connus.

II. — L'étude morphologique des ces endophytes m'a permis de les grouper en séries où ils sont rapprochés d'après l'ensemble de leurs caractères. J'ai pu ainsi les ranger dans quatre séries principales :

- 1^o La série de l'*Arum maculatum* où le mycélium, après avoir traversé les cellules des couches protectrices de la racine, devient *intercellulaire* pour se terminer dans les cellules du parenchyme cortical par des suçoirs *simp'ses*, dont la formation arrête la croissance et l'extension des filaments.
- 2^o La série du *Paris quadrifolia* où le mycélium toujours intru-

cellulaire porte, dans des assises bien déterminées, des sucs qui pénètrent placés latéralement sur des filaments à croissance indéfinie.

3^o La série des Hépatiques, où le mycélium habite des organismes généralement étalés à la surface du sol et dépourvus de racines. Il pénètre par des poils, reste toujours *intracellulaire*, porte des sucs transformés en sporangioles et a une croissance indéfinie.

4^o La série des Orchidées, où le mycélium toujours *intracellulaire*, à croissance indéfinie, affecte la forme de *pelotons serrés* qui tantôt restent inaltérés (*Pilzvitzellen*), tantôt subissent une digestion plus ou moins complète (*Verdauungszellen*).

III. — En dehors de ces caractères distinctifs des séries j'ai pu mettre en évidence, dans tous les endophytes quels qu'ils soient, l'existence de caractères plus généraux tels que l'uniformité de la constitution des membranes et de la structure cytologique du mycélium, ou encore la présence constante d'organes spéciaux aux mycorhizes et présents dans toutes.

Les plus importants de ces organes sont : 1^o les vésicules dont j'ai précisé le rôle comme organe de réserve souvent temporaire; 2^o les *arbuscules*, dont j'ai montré la présence constante et le rôle capital comme organe absorbant ou sucoir. Leur destruction sur place par les cellules-hôtes qui les digèrent amène la formation souvent très précoce des sporangioles de la plupart des mycorhizes et des corps de dégénérescence des Orchidées qui ne sont que des sporangioles complexes.

IV. — J'ai complété l'étude du champignon lui-même par celle des cellules infestées et j'ai pu préciser ainsi dans quelle mesure la plante influe sur le champignon et le champignon sur la plante.

V. — J'ai poursuivi la recherche de la *détermination taxonomique des endophytes* par deux méthodes : 1^o par l'extraction directe des champignons à partir des racines infestées ; 2^o par l'inoculation, dans des plantes obtenues de germinations aseptiques, de champignons qu'on pouvait soupçonner être les endophytes.

La première méthode m'a montré que l'endophyte ne peut sortir des racines ou même des cellules adultes qu'il a envahies, par suite sans doute d'une altération due à la digestion qu'il a déjà subie. Les nombreux essais d'extraction que j'ai tentés m'ont permis de déterminer, à défaut de l'endophyte, quelles sont les principales :

pales formes mycéliennes qui vivent dans le sol, autour des racines ou à leur surface.

La seconde méthode employée ne m'a pas permis non plus de rencontrer le véritable endophyte. Toutefois j'ai pu ainsi mieux préciser les caractères des simples saprophytes en même temps que m'assurer par des expériences d'inoculation du peu de fondement des identifications d'endophytes que, jusqu'à ces tout derniers temps, les auteurs ont cru pouvoir faire.

VI.—En tenant compte de tous les résultats précédents on peut concevoir une explication du rôle des endophytes. Ce sont des *saprophytes internes*, qui, par leurs sucoirs très différenciés empruntent des éléments nutritifs *non vitrants* aux cellules du parenchyme cortical des racines dans lesquelles ils vivent. Ces cellules réagissent d'ailleurs très rapidement sur le champignon, tuent les sucoirs intracellulaires, les digèrent et les absorbent en partie, puis reprennent leur vie normale un moment troublée. On ne peut donc dire qu'il y a symbiose harmonique entre les deux plantes, mais bien plutôt *lutte entre le champignon envahissant, mais peu nocif, et les cellules qui se défendent grâce à leur puissance digestive.*

Il n'est pas douteux que le champignon tire profit de la plante et qu'il puisse chez elle les éléments nécessaires à sa marche en avant. En revanche par la digestion des arbuscules la plante ne fait que rentrer dans une faible partie des éléments qui lui ont été enlevés par le champignon.

-
1902. BEAUVRIER. — *Etude d'une Hépatique à thalle habillée par un champignon filamentueux.* C. R. Acad. Sc. Paris.
1902. BERNARD (N.). — *Etudes sur la tubérisation.* Rqy. gén. de Bot. XIV.
1903. BERNARD (N.). — *La germination des Orchidées.* C. R. Acad. Sc. Paris.
1904. BERNARD (N.). — *Le champignon endophage des Orchidées.* C. R. Acad. Sc. Paris.
1899. BERNATSKY. — *Adatok az endotroph mykorrhizális marételez.* Termeszetrajzi Füzetek. Résumé dans Beih. z. bot. Centralb. IX. 1900.
1876. BOUDIER. — *Du parasitisme probable de quelques espèces du genre Elaphomycetes.* Bull. Soc. bot. de France. XXIII.
1885. BRUCHMANN. — *Das Prothallium von Lycopodium.* Bot. Centralb. XXI.
1898. BRUCHMANN. — *Ueber die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodiaceen.* Gottha.
1886. BRUNCHORST. — *Über die Wurzelanschwellungen von Ahus und den Elæagnaceen.* Untersuch. an d. bot. Inst. Tübingen. II.
1898. CHODAT et LENDNER. — *Sur les mycorhizes du Listera cordata.* Revue mycologique. XX.
1903. COSTANTIN et GALLAUD. — *Sur la Mancha, maladie du Cacaoyer.* Revue des cult. coloniales.
1897. DANGEARD et ARMAND. — *Observations de biologie cellulaire.* Le Botaniste. V.
1873. DRUDE. — *Die Biologie von Monotropa Hypopitys und Neottia Nudus-avis.* Göttingen.
1889. ENGLER et PRANTL. — *Die natürlichen Pflanzenfamilien.*
1855. FABRE (J.-H.). — *Recherches sur les tubercules de l'Himalaya hirsutum.* Ann. Sc. nat. Bot. 4^e série. III.

1886. FABRE (J.-H.). — *De la germination des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules.* Ann. Sc. nat. Bot. 4^e série. V.
1885. FRANK (B.). — *Ueber die auf Wurzelsymbiosen beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze.* Ber. d. deut. bot. Ges. III.
1885. Id. — *Neue Mittheilungen über die Mykorrhiza der Bäume und der Monotropa Hypopitys.* Ber. d. deut. bot. Ges. III.
1887. Id. — *Ueber neue Mykorrhiza-Formen.* Ber. d. deut. bot. Ges. V.
1888. Id. — *Ueber die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza.* Ber. d. deut. bot. Ges. VI.
1888. Id. — *Ueber den Einfluss, welchen das Sterilisiren des Erdbodens auf die Pflanzenentwicklung ausübt.* Ber. d. deut. bot. Ges. VI.
1891. Id. — *Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen.* Ber. d. deut. bot. Ges. IX.
1892. Id. — *Lehrbuch der Botanik.*
1894. Id. — *Die Bedeutung der Mycorrhiza Pilze für die gemeine Kiefer.* Forstwiss. Centralbl.
1894. GALLAUD. — *Sur la nature des champignons des mycorhizes endotrophes.* C. R. Soc. biol., LVI.
1904. Id. — *De la place systématique des endophytes d'Orchidées.* C. R. Acad. Sc. Paris.
1903. GARIEINNE. — *Ueber Mykorrhiza der Lebermoose.* Beih. z. bot. Centralbl. XV.
1887. GOEBEL. — *Ueber Prothallien und Keimpflanzen von Lycopodium inundatum.* Bot. Zeitung.
1891. Id. — *Ueber javanische Lebermoose.* An. jard. Buitenzorg, IX.
1902. GOLENKINE. — *Die Mycorrhiza-aehnlichen Bildungen der Marchantiaceen.* Flora, XC.
1894. GROOM. — *Contributions of the knowledge of Monocotyledonous saprophytes.* Journ. Linn. Soc. London.
1895. Id. — *On Thismia Asteroe and its mycorrhiza.* Ann. of Botany, IX.
1898. GUÉGUEN. — *Recherches sur les organismes myceliens des solutions pharmaceutiques.* Bull. Soc. myc. de France. XIV.
1904. GUILLERMOND. — *Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épíplasme des Ascomycètes.* Rev. gén. Bot. XVI.
1840. HARTIG (Th.). — *Vollständige Naturgeschichte der fortischen Culturpflanzen Deutschlands.* Berlin, 1840-1851.
1892. HÖVELER. — *Ueber die Verwertung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen.* Jahrb. f. wiss. Bot. XXIV.
1853. IRMISCH — *Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen.* Leipzig.
1897. JANSE. — *Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises.* Ann. jard. bot. Buitenzorg XIV.
1884. JUEL. — *Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Wurzeln.* Stockholm.
1885. JOHOW. — *Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt.* Jahrb. f. wiss. Bot. XVI.
1889. JOHOW. — *Die chlorophyllfreien Humuspflanzen,* Jahrb. f. wiss. Bot. XX.
1881. KAMINSKY. — *Les organes végétatifs du Monotropa Hypopitys.* Mém. de la Soc. des Sc. nat. et math. de Cherbourg.
1879. KNY et BÖRTGER. — *Über eigenthümliche Duschwachung an den Wurzelhaaren zweier Marchantiaceen.* Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg.
1889. KUHN. — *Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäß-Kryptogamen.* Flora.
1889. LANG. — *The prothallus of Lycopodium clavatum.* Ann. of Botany. XIII.
1895. LEITGEB. — *Die Luftwurzeln der Orchideen.* Denkschr. d. Akad. Wiss. in Wien.
1881. LEITGEB. — *Untersuchungen über die Lebermoose.*
1898. MAC DOUGAL. — *The mycorrhiza of Aplectrum.* Bull. Torrens bot. Club.
1898. Id. — *Saprophytism.* Plant World.
1899. Id. — *Symbiotic Saprophytism.* Ann. of Botany. XII.
1897. MAGNUS (P.). — *Ueber das Mycelium des Acidium Magellanicum.* Ber. d. deut. bot. Gesell.

1900. MAGNUS (W). — *Studien an der endotrophen Mykorrhiza von Neottia Nidus-Avis*. Jahrb. f. wiss. Botanik XXXV.
1888. MANGIN. — *Sur les réactifs iodés de la cellulose*. Bull. Soc. bot. France.
1891. Ib. — *Sur la désarticulation des Conidies chez les Pérnosporées*. Bull. Soc. bot. France.
1892. Ib. — *Etude historique et critique sur la présence des composés peptiques dans les plantes*. Journ. de Bot. Soc. d'hist. nat. d'Autun.
1896. Ib. — *Sur une méthode d'analyse des tissus envahis par les champignons parasites*. C. R. Soc. biologie.
1899. Id. — *Observations sur la membrane des Mucorinées*. Journ. de Botan.
1902. MARCUSE. — *Anatomisch-biologischer Beitrag zur Mykorrhizenzfrage*. Inaug. diss. Iena.
1902. MATRUCHOR et MOLLARD. — *Recherches sur la fermentation propre*. Rev. gén. Bot.
1869. MÜDE. — *Botrychiorum Monographia*. Verhandl. d. k. zool. bot. Ges. in Wien.
1884. MOLLBERG. — *Untersuchungen über die Pilze in den Wurzeln der Orchideen*. Ien. Zeitsch. XVII.
1902. MÖLLER (A.). — *Untersuchungen über ein- und zweijährige Kiefern im mährischen Sandboden*. Zeitssch. f. Forstw. Jagdwesen. XXXIV.
1886. MÜLLER. — *Bemerkungen über die Mykorrhiza der Buche*. Résumé dans Bot. Centralbl. 1886.
1889. Id. — *Recherches sur les formes naturelles de l'humus*. Ann. Soc. agron. franç. et étrangère.
1899. NEMEC. — *Die Mykorrhiza einiger Lebermoose*. Ber. d. dent. bot. Ges. XVII.
1904. Id. — *Über die Mykorrhiza bei Calypogeia trichomanis*. Beih. z. Bot. Centralbl. XVI.
1903. NEGER. — *Ein Beitrag zur Mykorrhiza-Frage. Der Kampf um die Nährsalze*. Naturwiss. Zeitsch. f. Land- und Forstwirtschaft.
1889. NOACK. — *Über Mykorrhiza-bildende Pilze*. Bot. Zeitung. IV.

1899. NORBE et HILTENER. — *Die endotrophe Mykorrhiza von Podocarpus und ihre physiologische Bedeutung*. Landw. Versuchst. LI.
1861. OUDEMANS. — *Über den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen*. Verh. der kön. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. IX.
1902. OUDEMANS et KONING. — *Prodrome d'une flore mycologique isolée de la terre humeuse*. Arch. Neerl. des Sc. exactes et nat. Série 2. VII.
1903. PEKLO. — *Kotzze mykorrhizy u muscinei*. Rozprany Abhandl. d. böhm. Akademie. XII. Résumé dans Bot. Centralbl. 1904.
1904. PENZIG. — *Beitrag zur Kenntnis der Gattung Epiphrizantes*. Ann. Jard. bot. Buitenzorg. XVII.
1903. PETRI (L.). — *Ricerca sul significato morfologico e fisiologico dei prosopodi (sporangjoli di Janse) nelle micorize endotrofiche*. Nuovo Giorn. bot. Ital. X.
1877. PFEFFER. — *Landwirthsch. Jahrb.*
1866. PHILIEUX. — *De la structure anatomique et du mode de végétation de Neottia Nidus-avis*. An. Sc. Nat. Botanique. IV.
1885. REESS. — *Über Elaphomyces und sonstige Wurzelpilze*. Ber. d. deut. bot. Ges. III.
1873. REINCKE. — *Zur Kenntnis des Rhizomes von Corallorrhiza und Epipogion. Flora*.
1846. REISSEK. — *Die Endophyten der Pflanzenzelle*. Wien.
1897. RIMBACH. — *Über die Lebensweise des Arum maculatum*. Ber. d. deut. bot. Ges.
1897. RIMBACH. — *Lebensverhältnisse des Allium ursinum*. Ber. d. deut. bot. Ges.
1897. RIMBACH. — *Biologische Beobachtungen an Colchicum autumnale*. Ber. d. deut. bot. Ges.
1897. RIMBACH. — *Vergleichende Untersuchungen der Leibkund-Kryptogamen*. Mém. Acad. Imp. des Sc. de St-Petersbourg. XIV.
1896. SAPPIN-TROUFFY. — *Recherches histologiques sur la famille des Urticinées*. Thèse de doctorat.
1893. SARAUW. — *Nodymbiose og mykorrhizer samtidig hos Skovtræerne*. Botanisk Tidskrift. XVIII.
1903. SARAUW. — *Sur les mycorhizes des arbres forestiers et sur le sens de la symbiose des racines*. Rev. mycolog.

1854. SCHACHT. — Monatsberichte der Berliner Akad. der Wiss.
1849. SCHLEIDEN. — *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*.
1889. SCHLICHT. — Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und der Bedeutung der Mycorrhizen. Inaug. Dis.
1902. SHIBATA. — Cytologische Studien über die endotrophen Mycorrhiza. Jahrb. f. wis. Bot. XXXVII.
1884. SOIMS-LAUBACH. — Der Aufbau des Stocks von *Psilotum triquetrum*. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. IV.
1900. STAHL. — Der Sinn der Mykorrhizenzbildung. Jahrb. f. wis. Bot. XXXIV.
1893. THOMAS. — The genus *Corallorrhiza*. Bot. Gazette.
1884. TREUB. — Études sur les Lycopodiées. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. IV.
1886. Id. — Études sur les Lycopodiées. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. V.
1888. Id. — Études sur les Lycopodiées. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. VII.
1890. Id. — Études sur les Lycopodiées. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. VIII.
1896. TUBEUF (von). — Die Haarbildungen der Coniferen. Sonderabdr. a. d. forst. natuw. Zeitschr.
1903. Id. — Mykorrhizenzbildung der Kiefer auf Hochmoor. Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstwirthsch.
1870. VAN TIERSHEM. — Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. Ann. Sc. Nat. Bot. Série 5. XIII.
1891. WAAGE. — Ueber haubenhöse Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen. Ber. d. deut. bot. Ges.
1886. WAHLICH. — Beiträge zur Kenntnis der Orchideenwurzelpilze. Bot. Zeitung. XLIV.
1891. ZOPF. — Ueber die Wurzelhäume der Lupinen. Zeitsch. f. Pflanzenkrankheiten. I.

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures : *ap* = assise pilière ; *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 des cellules limitant le méat des expansions lamellaires *el*. Le filament de gauche présente de nombreuses digitationes 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. Filament intercellulaire donnant des sporangioles.
9. — Coupe longitudinale. Filament allongé dans l'assise pilière 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. — *Parmelia palustris*.
12. — Coupe longitudinale tangentielle. Nombreuses vésicules accumulées dans le parenchyme cortical.

Fig. 13. — *Angiopteris Durvilleana*.
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 Chærophyllos*.
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. — *Arum maculatum*.
19. — Noyau cellulaire traversé par un filament mycélien.

Fig. 20-23. — *Colchicum automnale*

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 agée à parois affaissées.

Fig. 24. — *Parrisia 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. — *Tunus 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. 30-34. — *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. — *Peltia epiphylla*.

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

Fig. 37.

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

Fig. 38. — *Arum 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 altérés, *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. — Sporangioles floconneux.

FIG. 44. — *Ornithogalum umbellatum*.

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

FIG. 45-47. — *Allium sphærocephalum*

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

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

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

FIG. 48. — *Allium ursinum*.

48. — Très jeune filament avec noyaux inaltérés.

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, horticulleur 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 tubercles sur les tiges aériennes de la « Géante

(1) J. Labergerie : Le *Solanum Commersoni* et ses variations. Paris 1903.

(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 tubercles mûrs, l'abondance des lentilles et aussi la maturité plus précoce. Le goût du *Solanum* violet n'a paru sensiblement supérieur à celui de la « Géante bleue ».

(4) M. T. Masters : Vegetable Teratology. Londres, 1889, p. 420, fig. 201, et O. Penzig. Pflanzenteratologie, Bd. II. Génèves, 1884, p. 172.