

1905

# ÉTUDES

SUR LES

## MYCORHIZES ENDOTROPHES

par I. GALLAUD

(Planches I à IV).

### HISTORIQUE ET INTRODUCTION

Les racines de la plupart des plantes sont habitées par des champignons filamenteux, d'une façon constante pour quelques-unes d'entr'elles, pour le plus grand nombre d'une façon irrégulière, sinon accidentelle. L'existence de ces champignons a été signalée peu avant le milieu du siècle dernier, et depuis, un grand nombre de chercheurs se sont attachés à leur étude, s'appliquant à les bien faire connaître et à préciser le rôle qu'ils jouent dans la racine. C'est l'ensemble de ces travaux que je vais d'abord exposer afin de donner une idée de l'état actuel de la question, des résultats acquis et des problèmes qu'elle a soulevés.

L'histoire des recherches sur les racines à champignons comprend 3 périodes principales depuis ses origines jusqu'à nos jours :

Dans la 1<sup>re</sup>, qui s'étend de 1840 à 1885, les auteurs constatent la présence fréquente de mycélium dans l'intérieur des racines ou à leur surface, mais sauf de rares exceptions n'en font pas une étude spéciale et s'inquiètent peu du rôle de ces champignons.

Au début de la 2<sup>e</sup> période (1885-1894), Frank émet l'hypothèse que les champignons en question vivent en symbiose avec les racines. Sous l'influence de cette idée nouvelle, grosse de conséquences, de nombreux chercheurs se mettent à l'œuvre pour la vérifier et étendre nos connaissances en ces matières.

Dans la 3<sup>e</sup> période, qui débute au moment des derniers travaux

669

de Frank, et va de 1894 à nos jours, ces études se continuent et se précisent par des recherches cytologiques sur le champignon et les cellules de son hôte en même temps que de nombreuses théories se font jour pour expliquer les rapports réciproques des deux plantes vivant en commun.

§ 1<sup>er</sup>. PREMIÈRE PÉRIODE (1840-1885). — Dès 1840, on a signalé des modifications dans les racines infestées sans d'ailleurs les rattacher à la présence d'un organisme étranger. Hartig (40) <sup>1</sup>, dès ce moment, découvre le manchon qui entoure les extrémités des fines radicelles des Conifères et le réseau formé entre les cellules superficielles. Ryland fait des constatations analogues dans le *Monotropa Hypopitys*. En 1843, Gottsche et Schleiden, d'après Leigeb (81), signalent dans les cellules des Muscinées l'existence de tubes qu'ils prennent pour des vaisseaux accessoires. En 1846, Reissek (46), le premier, se rend compte de la nature mycélienne des filaments qu'il rencontre dans beaucoup de cellules. Il en tente même la culture et retire des *Fusisporium* de racines d'Orchidées. Après lui, Schleiden (49) dans le *Neottia*, Irmisch (53), Phil. Heux (56), Fabre (55, 56) dans des Orchidées variées, aperçoivent des pelotons de filaments enroulés sans reconnaître leur origine et c'est Schacht (54) qui, en 1854, établit leur vraie nature. En 1869, Milde (69) dans les *Botrychium* et Russov (72) en 1872 dans les *Ophioglossum* et les *Botrychium* signalent la présence de champignons internes que Reinke (73) retrouve en 1873 dans les rhizomes des *Corallorhiza* et des *Epipogon*. La même année, Druide (73) étudie le champignon interne du *Neottia* et le manchon extérieur du *Monotropa Hypopitys*. Ce travail reporte l'attention sur les mycorrhizes des arbres : en 1876, Boudier (76) et en 1885 Rees (83) croient voir des relations entre les *Claphomyces* et ces racines. Mais c'est surtout l'important travail de Kamiensky (81) en 1881 sur le *Monotropa* et les arbres forestiers, qui donne une grande impulsion aux recherches sur les mycorrhizes.

L'auteur démontre en effet la présence constante du manchon mycélien sur les racines de la plante attaquée et émet pour la première fois, d'une façon nette, l'hypothèse de l'existence d'une

1. Les chiffres entre parenthèses qui suivent un nom d'auteur représentent les deux derniers chiffres de l'année de la publication de son mémoire et renvoient à l'index bibliographique.

symbiose entre le champignon et son hôte pour le plus grand avantage des deux plantes.

Pendant ce temps, l'étude des champignons internes n'est pas négligée : en 1879 Kny et Böttger (79) signalent l'infection des *Marochantiacées* ; en 1884, Mollberg (84) publie une sorte de monographie des endophytes des Orchidées pendant que Treub (84, 86, 88, 90), la même année et les années suivantes, Bruchmann (85) en 1885, Solms-Laubach (84) et Gœbel (87) consacrent de nombreux mémoires à l'étude des *Lycopodiacées* et signalent les champignons qui habitent ces dernières plantes et surtout leurs prothalles.

§ 2. — DEUXIÈME PÉRIODE (1885-1894). L'hypothèse d'une symbiose entre le champignon et son hôte avait déjà été émise, à l'époque où nous arrivons, par Pfeiffer (77), Kamiensky (81), Treub (84) et Gœbel (87), mais c'est Frank qui, dans deux mémoires parus en 1885, la précise, en signale l'importance et enfin institue des expériences pour en démontrer la réalité. À partir de ce moment, l'étude des mycorrhizes est poursuivie très activement par Frank lui-même et ses élèves. Dans une série de mémoires publiés de 1885 à 1894 le célèbre professeur de Berlin montre l'abondance des mycorrhizes dans les plantes les plus diverses : racines de Conifères et d'Amentacées où le champignon est externe (*mycorrhizas ectotrophes*), racines d'Orchidées, d'Ericacées, d'Empétrées où il est interne (*mycorrhizas endotrophes*). Il étudie aussi les tubercules radicaux des Légumineuses et des Annon. Il fait remarquer la coexistence de l'infection dans toutes ces plantes et émet l'hypothèse d'une symbiose étroite entre elles et leur champignon. Dans le cas des mycorrhizes ectotrophes, le manchon mycélien se substituerait aux poils rhizoïdes dont il remplirait les fonctions. Les champignons absorberaient ainsi pour les céder à la plante les sels minéraux et les aliments organiques azotés renfermés dans l'humus, où Frank a montré que les mycorrhizes ectotrophes prennent leur plus haut développement. En retour, la plante céderait aux champignons les matériaux hydrocarbonés qu'elle fabrique. Pour justifier cette hypothèse, Frank fait l'expérience suivante : 15 hêtres semés dans l'humus se développent normalement tandis que des semis comparables faits sur de l'humus stérilisé à la vapeur d'eau ou sur du

sable quartzeux donnent des plantes qui meurent ou restent fort rabougries.

En même temps, Frank, par de nombreuses analyses, montre que les mycorhizes sont toujours exemptes d'azotates, prouvant ainsi que les racines à champignons n'absorbent pas l'azote sous la forme nitrrique comme la plupart des plantes mais sous la forme de composés organiques.

Pour les mycorhizes endotrophes, en particulier pour celles des Orchidées, Frank a d'abord admis un pareil mode de nutrition par l'intermédiaire des champignons qui puiseraient l'azote directement dans les matières organiques de l'humus pour le céder ensuite à la plante. Mais ayant remarqué combien sont rares les communications de ces endophytes avec l'extérieur, il en vient à penser que la plante-hôte se procure des aliments azotés en digérant le champignon lui-même qui en contient beaucoup à son intérieur.

Cette théorie sur le mode de nutrition des plantes à mycorhizes, en particulier des arbres des forêts, et la nouvelle interprétation qui en résulte de l'utilisation de l'humus par les plantes ont un grand retentissement et suscitent de nombreuses recherches dans toutes les directions. Je ne parlerai pas des nombreux travaux relatifs aux tubercules des Légumineuses, des Aunes, et des plantes infestées d'une façon analogue, travaux qui ont enrichi nos connaissances sur le mode de fixation de l'azote atmosphérique dans les tissus végétaux. L'endophyte est vraisemblablement ici d'une nature très spéciale (bactérie ou hyphomycète très-inférieur) et ne rentre pas dans le cadre de cette étude. Mais en dehors de ces recherches, les travaux sur les mycorhizes proprement dites sont nombreux. On étudie de près la constitution de l'humus et la distribution des champignons qui l'habitent. P. E. Muller (86, 89) en 1886 et en 1889 consacre plusieurs mémoires à cette question. Parmi les plantes infestées, les Angiospermes saprophytes attirent surtout l'attention. Johow (85, 89), Thomas (93), Groom (94, 95) signalent dans bon nombre d'entre elles la présence de mycorhizes et s'efforcent de mettre en relief le rôle des endophytes dans ces plantes dépourvues de chlorophylle. Wabrlich (86) en 1886 fait une étude systématique des Orchidées et montre que toutes sont infestées. Il établit d'une façon définitive la constitution mycélienne des corps jaunâtres aperçus depuis longtemps dans ces plantes et désignés sous le nom de

« corps de dégénérescence » ; il cultive, à partir des racines, des champignons filamenteux à spores *Fusarium* et périthèces de *Necotria*, qu'il croit être l'endophyte. Peu après Schlicht (89) signale la grande extension des mycorhizes endotrophes et en représente quelques-unes. Les plantes inférieures ne sont pas négligées et Kuhn (89) étudie les Marattiacées et leur mycorhizes, Grevillius (95) les *Botrychium*, pendant que Gœbel (91) complète nos connaissances sur les Hépatiques infestées.

§ 3. — TROISIÈME PÉRIODE (1895-1904). — Dans cette troisième période l'étude des mycorhizes se poursuit encore plus activement. Les expériences et les théories de Frank presque universellement admises pendant la période précédente sont étudiées de plus près et discutées. Un grand nombre d'auteurs présentent à leur tour, sur le rôle des mycorhizes, de nouvelles hypothèses fondées sur une connaissance plus étendue de ces organes et sur des études d'anatomie et de biologie comparées plus exactes. En même temps on aborde l'examen cytologique précis des cellules infestées pour mieux comprendre le mécanisme des échanges entre la plante et le champignon.

Les mycorhizes ectotrophes entrent pour une bonne part dans ces travaux. Sarauw (93, 04) publie en 1893 et en 1904, principalement sur les arbres forestiers, d'importantes études dans lesquelles il montre que les champignons ne sont pas aussi indispensables que le prétend Frank pour le bon développement des arbres ; beaucoup de racines s'en affranchissent par une croissance suffisamment rapide ; la formation des mycorhizes n'est fréquente que dans le sol des forêts couvert de feuilles et n'est due qu'à l'abondance des champignons aptes à les produire ; elle ne résulte nullement de la nécessité de la symbiose. De l'ensemble de ses observations et expériences, Sarauw conclut que l'arbre supporte le champignon parce que ce dernier ne lui nuit point, mais il lui semble peu probable que la plante en retire quelque avantage. Von Tubeuf (96, 03) s'occupe aussi des arbres forestiers, chez lesquels il signale la présence de mycorhizes endotrophes, formes presque fréquentes que les mycorhizes ectotrophes. Dans ces dernières, il constate que, contrairement à l'opinion de Frank, les poils radicaux n'ont pas disparu totalement et sont

encore fonctionnels; de plus, toutes les racines ne sont pas transformées en mycorrhizes. Aussi croit-il que les plantes mycotrophes absorbent elles-mêmes et directement les sels minéraux, tandis que le champignon intervient seulement pour transformer les éléments azotés du sol en nitrates que la racine peut ensuite absorber elle-même. A. Möller (02,03) contredit également par ses expériences l'opinion de Frank sur l'influence de l'humus dans la formation des mycorrhizes ectotrophes en montrant que les mycorrhizes du *Pinus sylvestris* prennent leur plus grand développement dans les sols pauvres en humus.

Mais dans ces dernières années, c'est surtout à propos des mycorrhizes endotrophes qu'on s'est livré aux travaux les plus étendus et qu'on a cherché à résoudre le problème de la symbiose des plantes et des champignons de leurs racines. En particulier les Orchidées, à cause de la constance de leur infection et de leurs nombreuses singularités qu'on s'est efforcé de rattacher à la présence des endophytes, ont attiré beaucoup l'attention des botanistes. En 1898 paraît un travail de Chodat et Lendner (98) sur le *Listera cordata* et un autre de Dangeard et Armand (98) sur les *Ophrys*. En 1900, Magnus (00) publie une étude très complète sur l'endophyte du *Neottia Nidus-avis*. Il distingue nettement parmi les cellules infestées celles où le champignon est digéré et meurt (Verdaunungszellen) et où se forment les « corps de dégénérescence » qui sont le résultat de cette digestion, et les cellules où se forment des pelotons serrés, restant vivants (Pflanzwurzeln). C'est dans ces dernières que le champignon puise sa nourriture (principalement les hydrates de carbone), tandis qu'au contraire dans les Verdauungszellen la plante s'enrichit du produit de la digestion du champignon. L'auteur accompagne ces considérations d'une étude cytologique très soignée où il met en évidence l'action exercée par l'introduction du champignon étranger sur les cellules de la plante, sur leur contenu et en particulier sur leur noyau. L'année suivante (1901), Noël Bernard (01) reprend l'étude du *Neottia* ainsi que celle des Orchidées, de la Ficaire et de la Pomme de terre. Il retire des racines de ces plantes de nombreux *Fusarium* qu'il croit être la forme libre de l'endophyte. La comparaison attentive des différents stades du développement annuel des Ophrydées avec ceux de la marche de l'infection dans leurs racines l'amène à penser qu'il

ya un rapport étroit entre l'infection et la tubérisation de ces plantes. Il appuie cette hypothèse de l'étude de faits comparables dans le *Neottia*, les Ophrydées et la Ficaire et donne le résultat d'expériences faites sur la Pomme de terre qu'il explique de la même façon. De plus il montre que la présence de champignons est nécessaire à la germination des graines d'Orchidées et explique ainsi les phénomènes de tubérisation dont leurs plantules sont le siège. Peu après Noël Bernard (03, 04) parvient à isoler le véritable endophyte des plantules d'Orchidées et provoque à volonté, en tube stérile, la germination si difficile de certaines de ces plantes<sup>1</sup>.

En dehors des Orchidées, les mycorrhizes ont été aussi l'objet de recherches nombreuses. En 1897 Janse (97) publie une longue étude morphologique sur les endophytes des plantes de la forêt vierge de Tihodas (Java). Il pense que les champignons vivent dans les racines en utilisant les hydrates de carbone qu'elles contiennent et qu'ils fixent directement l'azote de l'air pour en faire des composés organiques azotés qu'ils abandonnent en partie à la plante. Vers la même époque Mac Dougal (98, 99) et Penzig (01) apportent de nouvelles contributions à l'étude des Angiospermes saprophytes infestées et le premier de ces auteurs tire de ses études de nombreuses preuves de l'intervention des champignons dans la nutrition des plantes.

En 1900, Stahl (00) publie un travail très étendu de biologie comparée sur les plantes autotrophes et mycotrophes qui l'amène à donner une nouvelle interprétation du rôle des champignons symbiotiques. Il commence par établir par de nombreux exemples pris dans tout le règne végétal que les plantes munies d'appareil d'absorption et de transpiration très développés, c'est-à-dire parcourues par un fort courant d'eau, produisent de l'amidon dans leur tissu assimilateur, tandis que celles qui absorbent et rejettent peu d'eau forment de préférence des sucres dans ces mêmes tissus. Les premières, grâce à ce courant d'eau abondant, peuvent absorber en quantité suffisante les sels minéraux nécessaires à leur nutrition

1. Le présent mémoire a déjà été publié sous forme de thèse de doctorat, dès le mois de juin 1904. Il est donc antérieur au travail de N. Bernard (*Recherches expérimentales sur les Orchidées*) paru dans cette *Revue* à la fin de 1904. C'est ce qui explique que je ne signale pas ce dernier travail qui pourrait sembler antérieur au mien et que j'ai tenu compte uniquement des faits publiés par l'auteur dans les deux notes préliminaires signalées dans l'Index bibliographique.

(plantes autotrophes); elles sont dépourvues de mycorhizes. Les secondes au contraire sont toujours infestées (plantes mycotrophes) et ce n'est que par l'intermédiaire de leurs champignons dont le pouvoir osmotique est considérable qu'elles peuvent puiser dans le sol les éléments minéraux (qui leur sont indispensables. Pour les plantes dont les moyens d'absorption et de transpiration sont réduits, la symbiose est surtout nécessaire quand elles vivent dans l'humus des forêts. Les champignons menant une vie indépendante y sont en effet très abondants; la lutte pour l'absorption des sels minéraux y est très vive et serait fatale aux plantes mal armées dans ce sens si elles n'avaient des champignons dans leurs racines. Stahl justifie cette interprétation des phénomènes de la vie dans l'humus en montrant expérimentalement que des pieds de *Linum usitatissimum* et de *Lepidium sativum*, plantés dans l'humus des forêts, y poussent difficilement tandis que des semis comparables faits sur le même humus, stérilisé et débarrassé ainsi des champignons, y prennent un grand développement.

En 1902, Shibata (02) publie une étude cytologique très soignée des mycorhizes du *Podocarpus*, du *Psilotum*, de l'*Alnus* et du *Myrica*. Il montre que dans ces plantes les champignons endophytes, de nature inconnue d'ailleurs mais sûrement différents, sont soumis de la part des cellules-hôtes à une digestion plus ou moins complète. Partageant les idées de Frank et de Magnus à ce sujet, il pense que c'est ainsi que la plante tire profit du champignon en même temps qu'elle utilise les substances minérales que ce dernier puise dans le milieu extérieur comme l'a reconnu Stahl. Comme confirmation des données fournies par la cytologie, il retire des racines de *Podocarpus* un extrait à propriétés diastatiques, digérant la fibrine en milieu acide. Pour Shibata cette diastase serait produite par les cellules-hôtes et serait l'agent de la digestion intracellulaire des endophytes.

Petri (03) reprend les études de Shibata sur divers *Podocarpus* et s'applique à étudier le rôle des organes que Jause a trouvés en grand abondance dans les endophytes et qu'il a nommés des *sporangioles*. C'est dans les sporangioles que s'accumuleraient les substances azotées absorbées par l'endophyte dans le milieu extérieur, et la cellule-hôte digérant ces substances en ferait son

profit. Comme Shibata, Petri retire en effet des racines de *Podocarpus* un extrait glycérique qui liquéfie l'albumine.

Pendant que ces recherches délicates se poursuivent sur les plantes supérieures l'étude des mycorhizes des Cryptogames n'est pas négligée. En 1898, Bruchmann (98) dans un mémoire étendu donne l'ensemble de ses recherches sur les prothalles et les plantules des *Lycopodes* de nos pays, Lang (99) étudie le prothalle du *Lycopodium clavatum* et ses endophytes. On revient aussi à l'examen des Hépatiques infestées. Jause (97), en avait déjà signalé et étudié une en 1897; Nemeč (99,04) en 1899 décrit l'infection du *Calyptogya trichomanis* et complète son travail en 1904. Golenkine (02) étend aux Marchantiacées le bénéfice de l'infection qu'on croyait limité aux Jungermanniacées d'après les idées de Stahl. La même année, Beauverie étudie le *Fegatella comica*, et en retire un champignon qu'il croit être l'endophyte. Enfin récemment Garjeanne (03) et Peklo (04) font connaître le résultat de leurs recherches sur les Hépatiques infestées et concluent que les champignons qu'elles hébergent sont de simples parasites.

Comme nous pouvons le voir par le rapide exposé historique qui précède, l'étude des mycorhizes depuis Frank s'est précisée et spécialisée dans cette troisième période. D'un côté certains auteurs ont orienté leurs travaux uniquement vers les mycorhizes ectotrophes. Sans abandonner entièrement les théories de Frank, ils ont une tendance à ne plus leur accorder une aussi grande importance.

D'un autre côté, les mycorhizes endotrophes ont été l'objet de travaux importants. Elles ont donné lieu soit à des recherches de biologie comparée comme l'ont fait Stahl et N. Bernard, soit à des monographies où l'étude cytologique a été poussée très loin comme dans les travaux de Magnus, Shibata et Petri. Ces derniers auteurs abandonnant les méthodes un peu *a priori* de Frank ont cherché à surprendre l'action du champignon au point précis où elle s'exerce réellement, c'est-à-dire dans la cellule infestée elle-même. Les résultats fort intéressants obtenus par ces derniers ne concernent qu'un petit nombre de plantes (*Neottia* et *Podocarpus*) où justement les endophytes sont fort complexes et dans un état de digestion plus ou moins avancé. J'ai pensé qu'il y aurait intérêt à étudier et à faire connaître des types plus simples que les précédents.



§ 4. — PLAN DE CE TRAVAIL. — Dans ce but j'ai entrepris l'étude morphologique et cytologique d'un grand nombre de mycorhizes endotrophes prises parmi les plantes de nos pays<sup>1</sup>. Ce travail n'a jamais encore été fait d'un façon systématique. Schlicht a étudié un grand nombre de plantes, mais il n'a donné le résultat détaillé de ses recherches que pour quelques-unes d'entre elles, se contentant pour le plus grand nombre, de signaler simplement la présence ou l'absence de l'infection. Stahl a agi de même. Seul Janse a publié une étude morphologique d'ensemble sur les mycorhizes des plantes tropicales de la forêt vierge. Il y avait grand intérêt à faire de même pour les plantes de nos pays. J'ai pu constater, qu'en dehors des types bien connus des Orchidées et des *Podocarpaceae*, il existait un grand nombre d'autres formes d'endophytes plus simples, se rangeant en séries bien distinctes les unes des autres, de complication croissante et permettant de s'expliquer facilement la structure complexe des mycorhizes des Orchidées.

La description des exemples les plus saillants de chacune de ces séries constituera le premier chapitre de ce travail.

Dans un second chapitre, je ferai l'étude détaillée des différents organes des champignons et de leurs fonctions.

Le troisième chapitre sera consacré à l'étude des actions réciproques du champignon et de la racine l'un sur l'autre.

Dans un quatrième chapitre j'exposerai les tentatives que j'ai faites pour déterminer la nature de l'endophyte, l'isoler et le cultiver.

Enfin, dans un dernier chapitre, j'exposerai, en même temps qu'une étude critique des différentes théories proposées jusqu'à ce jour pour expliquer le rôle des endophytes, quelques remarques auxquelles conduisent les résultats précédents.

§ 5. — TECHNIQUE. — La recherche des endophytes dans les racines est assez pénible et difficile. Rarement l'aspect extérieur des racines permet de décider si elles sont infestées. Il faut avoir recours à des coupes minces transversales et longitudinales. Ce sont ces dernières qui sont les plus instructives. Pour faire l'étude

1. Je laisse en dehors de ces recherches les mycorhizes à nodosités des Légumineuses, des Aunes et des Eléagnées dont l'endophyte est très spécial. De même, il ne sera pas question des mycorhizes des Ericacées qui me paraissent se rapprocher surtout des mycorhizes ectotrophes.

de la distribution des endophytes dans les racines, les coupes faites à la main ou au microtome étaient mises de 12 à 24 heures dans une solution de bleu coton (Bl. CBBBB) à saturation dans l'acide lactique. Par lavage à l'eau et à l'alcool la plus grande partie du colorant est éliminée et il ne reste teinté en bleu que le champignon, les noyaux et les membranes lignifiées ou cutinisées des cellules. Les coupes sont alors passées dans des alcools de plus en plus concentrés et montées au baume. Elles conservent leurs colorations pendant deux ans sans grande altération. Pour augmenter la fixité des couleurs, après le lavage à l'eau, il est bon de faire séjourner les coupes quelques minutes dans une solution de tannin à 5 %.

Pour l'étude cytologique des racines et du champignon, les échantillons examinés ont été fixés à l'alcool à 90°, à la liqueur de Flemming ou au picroformol (formol à 40°, 30 cmc.; eau saturée d'acide picrique 20 cmc.; acide acétique glacial 5 cmc.). Les coupes en série ont été colorées soit à l'hématun de Mayer, soit à l'hématoxyline au fer (méthode de Heidenhain), soit à la diamant-fuschine; ces colorants nucléaires étaient combinés avec l'éosine ou le vert-lumière. Enfin, dans certains cas, j'ai tiré grand parti des colorations obtenues avec le bleu polychrome de Unna après différenciation à la glycerin-æthermischung, suivant la méthode indiquée récemment par Guillermond (04).

Ce travail m'a été inspiré par l'enseignement de mon premier maître, M. J. Costantin, professeur de culture au Muséum d'histoire naturelle. Commencé au Laboratoire de Botanique du Muséum d'histoire naturelle, dirigé par M. Van Tieghem, il a été continué au Laboratoire de Botanique de l'École normale supérieure dirigé par M. L. Matruchot et au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau dirigé par M. G. Bonnier. J'adresse mes plus vifs remerciements à tous mes maîtres pour les encouragements et les conseils qu'ils m'ont cessé de me prodiguer.

## CHAPITRE I

## ÉTUDE DE QUELQUES TYPES DE MYCORRHIZES

§ 1. — Série de l'*Arum maculatum*.

*ARUM MACULATUM*. — Le rhizome souterrain de l'*Arum maculatum* porte de nombreuses racines disposées en couronne autour du bourgeon végétatif qui le termine. Ces racines, jamais ramifiées, **depourvues presque entièrement de poils radicaux**, atteignent parfois une longueur de 25 cm. et ont une épaisseur régulièrement décroissante depuis leur base (diamètre maximum de 3 mm.) jusqu'à leur extrémité. Elles sont parfaitement lisses sauf au voisinage du point d'attache où leur surface présente des plissements circulaires dont Rimbach (97) a étudié l'origine et la fonction. Sur les tubercules bien développés elles apparaissent de très bonne heure (des septembre) au pourtour du bourgeon qui donnera la pousse aérienne du printemps suivant. Elles s'allongent très rapidement (1 cm. en 24 heures d'après Rimbach) et au début de l'hiver certaines atteignent une longueur de 15 cm. Stationnaire pendant la mauvaise saison, leur croissance reprend dès le premier printemps et se termine au moment de la floraison de la plante, c'est-à-dire en mai-juin. En juillet, la fécondation opérée, les feuilles se flétrissent et les racines meurent, tandis que les fruits mûrissent. **Les racines, qui constituent la seule partie de la plante abritant des champignons, ne subsistent donc pas une année entière; l'infection doit se reproduire périodiquement et ne dure qu'une partie de l'année.**

Au point de vue anatomique, les racines ont une structure simple (Pl. I, fig. 1 et 2). L'écorce<sup>1</sup> dans une racine de 2 mm.

1. Je décrirai, ici et dans les exemples suivants, uniquement la structure de l'écorce de la racine, l'infection par les endophytes ne dépassant en aucun cas l'endoderme.

d'épaisseur est formée de 12 à 14 assises de cellules, non compris l'endoderme. Les 3 ou 4 assises extérieures sont formées de cellules étroites, allongées dans le sens longitudinal, à section polygonale, ne laissant entre elles aucun méat. Rarement une des cellules de l'assise superficielle s'allonge en poil radical. Les assises les plus externes sont formées de cellules bien vivantes, ayant protoplasme et noyau; elles ne présentent pas de différenciation très accentuée dans leur membrane et protègent la racine surtout parce qu'elles sont fortement liées les unes aux autres. Les assises sous-jacentes sont formées jusqu'à l'endoderme de cellules plus larges, circulaires en section transversale et allongées dans le sens longitudinal; elles laissent entre elles de larges méats triangulaires ou quadrangulaires; leur largeur croît assez rapidement jusque vers la 6<sup>e</sup> ou 7<sup>e</sup> assise pour décroître ensuite jusqu'au voisinage de l'endoderme.

**Les racines de l'*Arum maculatum*, fréquemment infestées, ne le sont pas d'une façon constante.** Il m'est arrivé de rencontrer sur un même pied des racines à champignons à côté d'autres qui en étaient totalement depourvues. De même, à côté de pieds ayant des mycorrhizes, j'en ai trouvé d'autres où l'exploration minutieuse de nombreuses racines ne m'a pas montré traces d'endophytes.

**L'*Arum maculatum* n'est donc pas une plante constamment et nécessairement infestée.** Toutefois elle l'est fréquemment, surtout pour les pieds poussant dans les bois.

Dans une racine bien développée le mycélium peut se rencontrer depuis l'extrémité distale (le point végétatif excepté), jusqu'aux 2/3 de sa longueur environ; au-delà, dans la région à surface plissée, je n'ai jamais vu d'endophyte. Par contre, on peut trouver des points infestés tout le long des petites racines qui n'ont pas atteint leur taille définitive.

**Extérieurement, rien ne signale à l'œil ces régions particulières;** en ces endroits le diamètre de la racine et son aspect extérieur ne changent pas; il faut faire une coupe pour établir, d'une façon absolument certaine, la réalité de l'infection. Toutefois, avec un peu d'habitude, on arrive à distinguer les racines infestées avec assez de sûreté pour ne se tromper que rarement. Les racines où les champignons abondent sont plus opaques, plus rigides, plus dures au toucher; fréquemment aux points infestés, par suite de la répartition inégale de l'endophyte, elles sont courbées, tordues,



diversement contournées ; pendant la fixation à la liqueur de Flemming les places infestées noircissent plus vite et prennent une teinte plus foncée que les régions voisines ; enfin la turgescence est plus grande et les racines se rompent plus facilement aux endroits où les champignons sont plus nombreux.

Ces caractères donnés ici pour l'*Arum maculatum* sont généraux et s'appliquent à toutes les plantes qui présentent un type d'infection analogue. Assurément ils sont un peu vagues et n'ont rien d'absolu ; ils peuvent néanmoins rendre des services dans une inspection rapide des racines et en l'absence de caractères plus précis, permettre de faire un premier choix parmi les racines à étudier.

J'ajoute dès maintenant que ce sont les seules différences extérieures en rapport avec l'infection que j'ai pu mettre en évidence dans l'*Arum* ; toutes les autres particularités observées étaient de l'ordre des différences individuelles qu'on rencontre aussi bien entre plantes toutes infestées qu'entre plantes dépourvues de champignons.

De nombreuses sections transversales et longitudinales m'ont permis de me rendre exactement compte de la distribution de l'endophyte : le filament mycélien présente rarement une portion externe étendue en communication avec la partie interne ; parfois un court tronçon est appliqué sur la surface de la racine mais très rapidement il perce la paroi d'une cellule et pénètre à son intérieur (Pl. I, fig. 4).

Dans un seul cas j'ai pu voir un filament ramifié à l'extérieur de la racine et donnant 4 branches qui pénétraient en des points différents, naturellement très rapprochés. Il est probable que cette disposition est assez fréquente : d'ordinaire en effet les points d'infection sont groupés et l'observation précédente permet de penser que les mycéliums internes qui partent de chacun d'eux proviennent du développement d'un filament externe unique.

La paroi externe de la première assise de cellules de la racine, légèrement cutinisée, oppose quelque résistance à la pénétration du mycélium car à cet endroit il se renfle beaucoup en s'appliquant

1. Janse (97) reconnaît de l'extérieur les régions infestées dans les racines de Caféier en traitant ces dernières par la potasse, mais ce réactif n'est applicable qu'au Caféier.

étroitement contre elle. Le diamètre du mycélium externe, qui est ordinairement voisin de 10  $\mu$ , peut alors atteindre 30 à 35  $\mu$ . Le filament qui a ainsi pénétré dans la première cellule, la traverse directement et arrive sur la paroi opposée qu'il perce aussi en s'étranglant. Là, il se ramifie plusieurs fois et chacune des branches traversant cette deuxième cellule, gagne plusieurs cellules de la troisième assise en s'étranglant encore au passage de la membrane. Les rameaux se sont ainsi multipliés et étalés en surface sans perdre leur diamètre primitif (10  $\mu$ ).

Dès la 3<sup>e</sup> assise ils pénètrent dans les méats et à partir de ce moment le mycélium, jusque-là, intracellulaire dans la région de la racine dépourvue de méats, devient intercellulaire. Les filaments (un ou plusieurs par méat) s'étendent beaucoup dans le sens longitudinal et peuvent acquérir une longueur relativement très grande (jusqu'à 2 mm.) tandis que leur diamètre moyen diminue (5  $\mu$ ). On peut donc évaluer à 4 mm. la plus grande dimension d'une plage infestée due à la pénétration d'un seul filament ; quand, ce qui arrive parfois, les points de pénétration du mycélium sont à des distances inférieures à 4 mm. les plages infestées empiètent les unes sur les autres. J'ai trouvé des racines infestées ainsi d'une façon uniforme sur une longueur de plusieurs centimètres, mais ces cas sont assez rares et d'ordinaire les régions infestées sont isolées.

Le champignon, utilisant les méats dirigés radialement, ou parfois même traversant une cellule, gagne les méats longitudinaux plus internes et ainsi l'infection s'avance jusqu'au niveau de la 7<sup>e</sup> ou 8<sup>e</sup> assise de cellules ; rarement elle va au-delà.

Dans les méats le filament mycélien a un aspect très variable suivant les points où on l'examine. C'est un cylindre dont la largeur varie entre 9 et 5  $\mu$ , mais un cylindre tout à fait irrégulier, bossué, élargi, étranglé et aplati par endroits ; la forme du méat a eu évidemment une grande influence sur celle du mycélium qui l'habite. Rarement le filament est libre dans le méat. Il est presque toujours étroitement appliqué contre la membrane des cellules limitantes, le plus souvent dans l'une des encognures du méat (Pl. I, fig. 5). Il est probable qu'il tire de la membrane une partie de sa subsistance.

Ce qui semble le prouver c'est que très fréquemment il envoie

latéralement des expansions aplaties qui s'insinuent entre deux cellules étroitement accolées. Les sections transversales et longitudinales faites en ces points montrent que le champignon digère les composés pectiques formant la lamelle moyenne des cellules et se substitue à eux. Ces expansions lamellaires sont formées de membranes d'une ténuité extrême et on ne peut les apercevoir qu'en les colorant. Elle prennent toujours alors une teinte fort pâle, et par endroits il est difficile d'indiquer leur limite; au contraire les membranes d'épaisseur normale prennent une teinte beaucoup plus accentuée. En section transversale ces lamelles s'aperçoivent le plus souvent comme un trait très-fin, sans épaisseur appréciable surtout sur les bords. Il est très probable que dans la plupart d'entre elles le contenu plasmatique n'existe plus et que leurs deux faces se soudent l'une à l'autre sur tout ou partie de leur surface. Vues de face elles ont après coloration une teinte uniforme sans granulations d'aucune sorte (Pl. I, fig. 3, 4 et 5).

Ces sortes d'expansions membranueuses sont parfois très abondantes, serrées les unes à côté des autres comme si en certains points la couche de composés pectiques unissant les cellules présentait une constitution plus favorable à leur développement. Leurs dimensions sont très variables: généralement elles ont 4 à 5  $\mu$  de large mais parfois elles atteignent 15 ou 20  $\mu$ . Quand elles rencontrent un nouveau méat elles donnent à nouveau une hyphe circulaire (Pl. I, fig. 3 et 4). Souvent aussi deux lames se forment à la même hauteur sur deux filaments logés dans deux méats voisins et s'étendent l'une vers l'autre en s'insinuant dans la lamelle moyenne des cellules interposées entre les méats en question. Elles finissent par se toucher et se fusionnent si intimement que le plus souvent la ligne de contact n'est plus visible.

De place en place le filament intercellulaire se termine par un renflement, de forme le plus souvent arrondi, mais parfois assez irrégulière; ces irrégularités semblent dues à la forme du méat. Ces renflements sont identiques aux organes appelés *vesicules* par la plupart des auteurs qui se sont occupés d'endophytes. Leurs dimensions varient entre 70 et 80  $\mu$  en longueur, 50 et 60  $\mu$  en largeur. Ces vésicules sont le plus souvent terminales, mais il peut arriver que la vésicule, une fois formée, bourgeoonne en un point et donne un filament qui continue son chemin dans le méat. Ce der-

nier cas est d'ailleurs assez rare dans l'*Arum maculatum*. Les vésicules, parfois isolées du reste du filament par une cloison, ont une membrane épaissie le plus souvent et sont remplies de granulations protoplasmiques abondantes. J'aurai plus tard à revenir sur leur signification: je me contenterai de signaler ici le fait qu'elles sont très rares dans les racines jeunes, cueillies en automne, et qu'elles deviennent plus abondantes à la fin de l'évolution des racines, au moment où celles-ci vont se flétrir et disparaître.

Le filament dans le méat présente deux sortes de ramifications: de place en place, il se fait une branche latérale qui s'accrole à la première et s'allonge parallèlement à elle; si la largeur du méat le permet, les ramifications sont beaucoup plus nombreuses (Fig. 1). Elles ont le même aspect que la branche mère d'où elles sont issues et, comme elle, donnent parfois des expansions lamellaires qui s'insinuent entre les cellules bordant le méat.

Mais les rameaux les plus importants et les plus nombreux sont ceux qui pénètrent à l'intérieur des cellules. Une branche se détache du filament intercellulaire à angle droit, traverse immédiatement la paroi cellulaire en contact avec elle et arrivée à l'intérieur de la cellule, donne à son tour 3 ou 4 branches nouvelles (Pl. I, fig. 2). Ces ramifications intracellulaires ont une largeur moyenne de 5  $\mu$ .

Certaines, sans se ramifier davantage, gagnent une seconde cellule, rarement une troisième, mais toutes, que ce soit dans la première cellule où le filament est redevenu interne, ou



Fig. 1. — *Arum maculatum*, Filament mycélien ramifié dans un méat. — m, cavité du méat.

se résoudre par de fréquentes dichotomies régulières en filaments de plus en plus fins. Il se forme ainsi un ensemble extraordinairement touffu et enchevêtré de filaments dont l'aspect général est celui d'une masse floconneuse. Ce n'est que sur des coupes minces et avec de très-forts grossissements que l'on peut se rendre

compte de leur structure et isoler les filaments extrêmes dont la largeur est inférieure à  $1/2 \mu$ . Ces ramifications si ténues pénètrent intimement le protoplasme cellulaire dont on voit les granulations dans les intervalles que les branches laissent entre elles. A cause de leur forme générale rappelant en petit celle d'un arbre très chevelu j'appellerai *arbuscules* ces formations singulières très importantes sur lesquelles j'aurai à revenir plus longuement.

A part les filaments terminés dans les méats par une vésicule ou ceux qui sont encore en voie de croissance et n'ont pas atteint tout leur développement, tous les autres viennent ainsi finir à l'intérieur d'une cellule par un arbuscule plus ou moins fourni. La formation d'un arbuscule marque le terme de l'extension de chaque filament, qui ne pourra plus s'accroître en longueur. Seule la formation de nouvelles branches latérales sur la portion de filament logé dans le méat permettra au champignon de continuer à croître et à étendre l'infection plus loin. En fait, on trouve des arbuscules dès la 4<sup>e</sup> assise cellulaire à partir de la surface.

Nous pouvons maintenant résumer en quelques mots l'allure générale de l'endophyte de l'*Arum maculatum* : venu de l'extérieur il est d'abord intracellulaire et traverse en se ramifiant mais sans s'y enrouler 3 ou 4 assises de cellules dépourvues de méats : dès qu'il atteint la zone à méats il y donne des filaments intercellulaires allongés dans le sens longitudinal et pourvus d'expansions lamellaires. Certains de ces filaments se terminent par une vésicule intercellulaire, mais la plupart, ainsi que toutes leurs ramifications, viennent finir à l'intérieur d'une cellule de la plante en y donnant un ou plusieurs arbuscules.

ARUM ARISARUM. — La biologie de l'*Arum arisarum* a beaucoup de points communs avec celle de l'*Arum maculatum*. De même l'endophyte qui habite ses racines ressemble beaucoup à celui que je viens de décrire. Aussi je me contenterai d'en faire une description sommaire en insistant seulement sur les propriétés qui lui sont particulières.

Les exemplaires d'*Arum arisarum* que j'ai étudiés proviennent d'une région relativement chaude à climat analogue à celui des côtes marocaines. Ils ont été récoltés sur les rivages qui avoisinent Carthagène dans le sud de l'Espagne. Ils poussent sur des collines

peu élevées au bord de la mer dans un sol découvert, rocailleux, très sec, où il n'y a pas trace d'humus. Letubercule, à l'état de repos pendant la plus grande partie de l'année, donne ses premières racines vers le milieu de septembre. La végétation se continue sans temps d'arrêt pendant tout l'hiver. Les fleurs apparaissent en février-mars pour se flétrir en avril. C'est à ce moment que les racines disparaissent. Sur les côtes françaises de la Méditerranée qui sont beaucoup moins sèches une 2<sup>e</sup> végétation se produit à la fin de l'été; la plante fleurit une 2<sup>e</sup> fois en octobre-novembre.

Les racines de l'*Arum arisarum* atteignent au plus une largeur de 1 mm. et une longueur de 15 cm.; elles ne sont jamais ramifiées mais toujours plus ou moins courbées et comme déformées et présentent sur presque toute leur longueur les caractères extérieurs déjà signalés permettant de reconnaître l'infection; de fait les nombreuses racines que j'ai examinées renfermaient toutes des endophytes en abondance.

L'écorce de la racine composée de 12 à 13 rangées de cellules débute par une assise externe dont quelques cellules se prolongent en poils absorbants; les membranes de ces cellules sont légèrement épaissies et cutinisées et intimement soudées à celles de l'assise suivante, également épaissies; ces deux assises sans méats entre elles forment l'enveloppe protectrice de la racine. Il leur fait suite des cellules à parois très minces, à section d'abord polygonale, puis plus ou moins arrondie; leur largeur croît jusqu'au milieu de l'écorce pour décroître de nouveau en se rapprochant de l'endoderme. Les méats entre ces cellules, d'abord très petits, augmentent aussi pour diminuer ensuite de la même façon.

Toutes les racines que j'ai examinées poussant à l'état sauvage se sont montrées pourvues d'endophytes, en général très abondants, présents dans toutes les racines et sur toute la longueur de la racine. On pourrait donc en conclure que la plante est toujours nécessairement infestée. Il n'en est pas ainsi comme le prouvent les expériences rapportées au chapitre IV.

La distribution de l'endophyte dans la racine et ses particularités morphologiques sont à peu près les mêmes que pour l'*Arum maculatum*: d'une façon générale le champignon y est plus abondant et l'infection pénètre beaucoup plus avant; on trouve des filaments jusque dans les méats qui avoisinent l'endoderme. Cette

derrière assise est d'ailleurs, comme c'est le cas pour toutes les mycorhizes, toujours respectée.

Les filaments des méats donnent peu d'expansions membranées entre les cellules; en revanche les vésicules sont beaucoup plus abondantes. Déjà fréquentes sur des coupes de racines récoltées en novembre elles sont beaucoup plus nombreuses dans celles examinées en avril peu avant leur disparition. Ces vésicules, le plus souvent terminales, sont toutes logées dans des méats qu'elles ont élargis au moment de leur formation. Elles sont en général ovales, mesurant de 40 à 50  $\mu$ . de large sur 50 à 60  $\mu$ . de long. Beaucoup sont vides et leurs parois sont affaissées.

Enfin, comme dans l'*Arum maculatum*, les filaments des méats envoient dans les cellules des rameaux qui se terminent par des arbuscules très touffus. Sur une coupe longitudinale on remarque que ces arbuscules sont logés dans des cellules courtes tandis que les cellules allongées n'en contiennent pas. Il est peu probable que le champignon fasse une sorte de choix entre cellules longues et courtes qui ne présentent d'ailleurs d'autre différence apparente que celle de leur longueur. Une hypothèse plus admissible est que le champignon, se développant dans les portions de la racine n'ayant pas encore atteint leur taille définitive, entrave le développement des cellules où il forme des arbuscules. Comme d'autre part le mycélium à partir du point de pénétration s'étale dans la racine pour y former des plages d'infection limitées et n'embrassant jamais tout le pourtour de la racine, le côté infesté subit une elongation moindre qui provoque une courbure. Cette particularité explique l'aspect contourné des racines qui n'est certainement pas dû uniquement aux irrégularités du sol, mais pour une bonne part, à la présence du champignon. En fait c'est sur le côté concave des courbures que les cellules courtes, renfermant des arbuscules, sont les plus nombreuses.

Un autre fait digne de remarque est la précocité de l'infection des racines de l'*Arum Arisarum* et la rapidité du développement du mycélium. Cela, joint à la généralité de l'infection, fait croire avec assez de vraisemblance que l'endophyte doit être fort abondant dans les stations naturelles de l'*Arum Arisarum*. Le fait est d'autant plus remarquable que ces stations sont totalement dépourvues d'humus, et que l'on considère généralement l'humus comme le milieu le plus favorable aux endophytes vivant librement dans le sol.

En résumé, l'endophyte de l'*Arum Arisarum* ressemble beaucoup à celui de l'*Arum maculatum* et les principales différences signalées (absence presque complète d'expansions lamellaires, abondance des vésicules) ne sont que des différences quantitatives.

*Ruscus aculeatus*. — Le *Ruscus aculeatus* vit de préférence dans les bois touffus et ombreux où s'accumule l'humus. Il abonde sous les hautes futaies de Fontainebleau où ont été recueillis la plupart des exemplaires examinés. La partie souterraine forme une griffe analogue à celle de l'Asperge, mais beaucoup plus dissécinée. Sur le rhizome s'insèrent de grosses racines ayant 5 à 6 mm. de diamètre où s'accumulent les réserves de la plante. Elles ne sont jamais infestées. Elles portent quelques radicelles beaucoup plus étroites (1 mm.), parfois fort longues (40 cm.) qui sont plus ou moins rameuses et dont le mode de ramification est assez singulier: fréquemment une radicelle cesse de s'accroître en longueur et produit très près de son extrémité une radicelle tout aussi grosse que celle qui lui a donné naissance. En certaines régions, ces ramifications sont assez rapprochées les unes des autres et l'on a ainsi une série de segments qui ont l'aspect d'une ramification en symmode et rappellent, quoique moins nombreux et plus allongés, les sortes de tubercules successifs décrits par Janse (97) pour les *Podocarpus*, les *Celtis* et d'autres plantes.

Ces radicelles sont fréquemment infestées mais je n'ai jamais pu établir de relation immédiate entre la présence de l'endophyte et cette ramification singulière. J'ai trouvé des radicelles ramifiées ainsi sans champignons<sup>1</sup>. J'ajoute enfin qu'ici comme pour les plantes déjà étudiées ces radicelles présentent des courbures dont la concavité correspond aux points les plus abondamment pourvus d'endophytes.

Extérieurement les grosses racines aussi bien que les radicelles sont tantôt couvertes de poils radicaux longs et serrés, tantôt glabres; les poils tombent par plaques irrégulières, sans qu'on puisse attribuer cette chute à l'infection; les régions de la surface

1. Je dois dire aussi, bien que Janse paraisse rattacher la formation des racines singulières du *Podocarpus* à l'infection, que j'ai eu l'occasion de détacher des racines de *Podocarpus* provenant du Muséum qui étaient abondamment pourvues de tubercules mais totalement privées d'endophytes (voy. chapitre III).

des radicelles correspondant aux parties munies d'endophytes sont tantôt nues, tantôt abondamment poilues; d'ailleurs il en est de même pour les grosses racines qui ne sont jamais infestées.

Au point de vue anatomique je ne décrirai que les radicelles, qui sont seules infestées. Leur écorce est formée de 15 à 20 rangées de cellules. La première, l'assise pilifère, quand elle n'a pas été exfoliée, se montre formée de cellules courtes, prolongées toutes en poils radicaux relativement longs. La seconde assise, l'assise subéreuse, présente une structure fréquente

chez les Liliacées et bon nombre de Dicotylédones (Fig. 2 et Pl. I, fig. 7 et 8). Elle est formée de cellules longues et courtes alternant assez régulièrement; les cellules longues ont leur membrane fortifiée de cadres d'épaississement analogues à ceux de l'endoderme. On les met facilement en évidence en traitant les coupes longitudinales par la potasse. Ces cellules longues sont généralement vides, dépourvues de noyau et de protoplasme. Les cellules courtes, au contraire, ont toujours un protoplasme abondant et un noyau bien développé, de taille beaucoup plus grande que celle des noyaux des cellules corticales voisines. La membrane de ces cellules est plus mince que celle des autres cellules de l'écorce subéreuse; toutefois, du côté externe, en-dessous de la membrane proprement dite, se trouve un bourrelet épais, étalé en forme de calotte sur la surface interne de la membrane; ce bourrelet se colore fortement par la plupart des colorants (bleu coton, brun Bismark, fuchsine). Ces cellules spéciales sur lesquelles nous aurons à revenir ont reçu de Janse (97) le nom de *cellules de passage*.

A l'assise subéreuse font suite, jusqu'à l'endoderme, les cellules du parenchyme cortical, toutes à parois minces et allongées dans le sens longitudinal. Les 3 ou 4 premières assises sont formées de

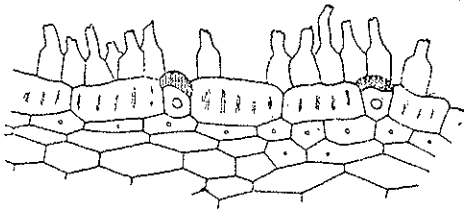


Fig. 2. — *Ruscus aculeatus*. Coupe longit. L'assise pilifère est en partie exfoliée; l'assise subéreuse présente des cellules longues à épaississements subérisés et des cellules de passage pourvues d'épaississements en calotte et d'un gros noyau.

cellules petites, étroitement serrées, sans méats entre elles; les suivantes, à section transversale circulaire, sont de taille plus grande et laissent entre elles des méats triangulaires relativement étroits.

L'infection absente dans les grosses racines de *Ruscus*, n'est pas constante dans les petites racines. On rencontre des radicelles qui sont totalement dépourvues d'endophytes, et dans celles où ils existent, les plages infestées formées autour d'un point de pénétration restent le plus souvent isolées et ne confluent pas avec les voisines; les points de pénétration sont en effet peu nombreux et assez éloignés les uns des autres en général. Le fait est d'autant plus remarquable que le champignon a tout le temps de pénétrer dans les radicelles. Celles-ci poussent en effet très lentement et vivent plusieurs années sans modifier leur structure. D'un autre côté on constate que l'infection n'est pas très précoce, car il n'y a jamais d'endophytes dans les racines très jeunes, même dans celles qui ont déjà atteint une longueur de 2 à 3 cm. On peut donc en conclure que le champignon ne prend jamais un grand développement dans l'humus et qu'il y est relativement rare.

Le filament qui pénétrera dans la plante rampe fréquemment à la surface de la racine entre les poils radicaux quand ils existent. Il est cutinisé et sa paroi prend fortement les colorants des membranes azotées. Il pénètre dans une cellule de l'assise pilifère à la base d'un poil et prend une direction longitudinale, traversant ainsi parfois un grand nombre de cellules de cette première assise, jusqu'à ce qu'il arrive en face d'une cellule de passage (Pl. I, fig. 9). Dans ce parcours quelquefois il se ramifie en deux filaments simples, souvent aussi il donne par cloisonnement et multiplication de ses filaments une sorte de pseudoparenchyme de teinte brune qui remplit la cellule. En tout cas, il en part toujours un filament qui vient s'allonger au dessus d'une cellule de passage. Le filament traverse aussitôt la membrane de cette cellule et la calotte épaissie sous-jacente, en s'étranglant fortement (Pl. I, fig. 7 et 9). Arrivé dans la cellule de passage il s'y enroule sur lui-même plusieurs fois et passe dans une cellule plus profonde où il s'enroule encore. Fréquemment, tout le long de son parcours dans la cellule de passage, le filament présente une sorte de gaine hyaline ne prenant pas les matières colorantes, qui se distingue ainsi du reste du protoplasme

coloré dans lequel tout est plongé. Il semble que le filament ait repoussé devant lui, sans la rompre, la membrane ectoplasmiqne périphérique. Le manchon hyalin qui enveloppe le filament correspondrait simplement à l'espace annulaire vide séparant la membrane de l'hyphé du protoplasme cellulaire légèrement contracté par le fixateur. Nous retrouverons cette particularité dans un assez grand nombre de plantes (Voy. Pl. III, fig. 32).

Dans les cellules situées sous l'assise subéreuse, quelquefois même dans la cellule de passage, le filament se ramifie et les hyphes qui en résultent pénètrent dans des assises de plus en plus profondes, en même temps qu'elles s'étalent en largeur. Dans ces cellules, où le mycélium est interne, sa membrane fortement cutinisée est épaissie et sa largeur est assez grande (7 à 8  $\mu$ ). Il diminue d'épaisseur et sa membrane s'amincit à mesure qu'il pénètre plus avant. Arrivé dans la zone à méats, il s'y engage et s'allonge beaucoup dans le sens longitudinal.

Dans les méats, les filaments, qui ont 6 à 7  $\mu$  de large, ressemblent beaucoup à ceux déjà décrits pour l'*Arum* : ils ont des expansions lamellaires pénétrant et digérant la couche moyenne des cellules ; certains se terminent par des vésicules, d'autres très rares. Par ses ramifications allongées dans les méats radiaux le filament pénètre profondément dans l'intérieur de l'écorce et gagne parfois la 1<sup>re</sup> assise de cellules comblées à partir de la surface.

Enfin chaque filament se termine dans l'intérieur des cellules bordant les méats mais ici les terminaisons sont de deux sortes : on observe encore, bien qu'assez rarement, des arbuscules bien nets et bien développés, mais le plus souvent on remarque dans les cellules où les hyphes viennent se terminer des organes tout différents. Les filaments courts, de 4 à 5  $\mu$  de large, allant directement du filament intercellulaire dans une cellule, donnent quelques ramifications simples comme dans le cas des arbuscules et aboutissent à une masse plus ou moins globuleuse. Parfois cette masse a une apparence floconneuse, sans contours bien définis. (Pl. I, fig. 8 et 10). On n'y distingue plus les fines ramifications des arbuscules mais uniquement, dans les préparations colorées, des granulations foncées très petites sur le fond uniformément teinté en clair. D'autres fois ces masses sont plus arrêtées de contour, ont un aspect grumeleux et prennent fortement les colorants. Chaque filament

ramifié se termine par une de ces masses et l'aspect général est celui d'une petite grappe dont les grains parfois bien distincts confluent souvent entre eux. Ces formations singulières répondent assez bien aux organes que Jause (97) a appelé des *sporangiotes* et Petri (93) des *prosporoides*. Je leur conserverai dans la suite le nom de sporangiotes, sans vouloir, non plus que Jause, y attacher l'idée qu'ils pourraient être des organes reproducteurs de l'endophyte. On sait que Jause en a trouvé dans le plus grand nombre des plantes à mycorrhizes qu'il a étudiées à Java. Bien qu'absents dans les deux espèces d'*Arum* étudiées plus haut ils sont aussi très-fréquents dans les plantes de nos pays. J'aurai à y revenir longuement.

Si nous résumons maintenant ce que nous savons du *Ruscus aculeatus* nous voyons que l'endophyte qui l'habite présente le même mode de distribution générale que celui de l'*Arum* :

Le mycélium, *intracellulaire* dans les premières assises sans méats de la racine, devient *intercellulaire* dans les méats, pour se terminer dans l'intérieur des cellules plus profondes en donnant des *arbuscules* et des *sporangiotes*. Les différences les plus importantes qu'il présente sont constituées par son mode de pénétration au travers des cellules de passage, sa faculté d'*enroulement en spirale* dans les premières cellules qu'il traverse, la *rareté des vésicules* et des *arbuscules* et enfin la *formation de nombreux sporangiotes*.

En réalité ces dernières différences sont d'ordre secondaire et il y a lieu de rapprocher des *Arum* les *Ruscus* au point de vue de leurs endophytes. Comme je le montrerai plus loin en faisant l'étude détaillée des différents organes du champignon, les sporangiotes dérivent des arbuscules ; d'autre part le mode de pénétration diffèrent dans l'*Arum* et le *Ruscus* tient évidemment à la structure anatomique différente des deux plantes. Rien n'empêche donc de les considérer dès maintenant comme faisant partie d'une même série de plantes à mycorrhizes caractérisées par un type d'endophyte, bien défini au point de vue morphologique et que j'appellerai pour simplifier le type *Arum*.

ÉTUDE RAPIDE DE QUELQUES PLANTES INFESTÉES SE RATTACHANT  
AU TYPE ARUM

J'ai décrit le type d'infection des *Arum* et du *Ruscus* avec détails car c'est celui qui est de beaucoup le plus fréquent parmi les plantes de nos pays. Je l'ai retrouvé dans un très grand nombre d'entre elles appartenant aux familles les plus diverses des Angiospermes et même des Cryptogames vasculaires.

A. — MONOCOTYLÉDONES. — Parmi les Monocotylédones de nos pays, qui nous ont fourni les deux exemples bien typiques déjà décrits, c'est surtout dans les Liliacées que le type *Arum* est fréquent. Toutefois il est à remarquer dès maintenant qu'on rencontre dans cette famille d'autres types bien différents tels que ceux du *Paris* et du *Colchicum* que j'étudierai plus loin.

Parmi les Liliacées j'ai examiné plus particulièrement certains Ails (*Allium sativum*, *A. Cepa*, *A. sphaerocephalum*, *A. ursinum*). Ces plantes sont particulièrement favorables pour l'étude histologique du mycélium. Les filaments y sont toujours très-gros, assez bien isolés les uns des autres pour ne se superposer que rarement. D'autre part leur croissance très rapide permet d'observer l'endophyte avec son complet développement avant que la cutinisation de la membrane ne soit trop avancée. Une des grandes difficultés de l'étude cytologique des endophytes provient en effet de ce fait que les colorants du noyau se fixent fortement sur les membranes cutinisées et masquent ainsi le contenu des hyphes généralement coloré d'une façon moins intense.

L'Ail cultivé (*Allium sativum*) et l'Oignon (*A. Cepa*), sont fréquemment infestés et souvent de très bonne heure, ce qui semble indiquer que leurs endophytes sont abondants même dans les terres cultivées. Le mycélium dans les racines a la forme et le mode de distribution de celui du *Ruscus*. Dans les racines âgées, les vésicules abondent ainsi que les sporangioles; en revanche, on ne trouve d'arbuscules nets que dans les racines d'infection récente.

L'*Allium sphaerocephalum* est particulièrement intéressant. Un très grand nombre d'exemplaires, récoltés en Auvergne sur des roches de basalte dont les anfractuosités retenaient un peu de terre, se

sont montrés tous très abondamment infestés. La structure de la racine est la suivante, fréquente chez les Liliacées (Pl. III, fig. 27 et 28) : assise pilifère mince, sans prolongements en poils absorbants; assise subéreuse à cellules de passage nombreuses, puis 8 à 10 couches de cellules à parois très minces, à section transversale arrondie, allongées dans le sens longitudinal. Ces cellules laissent entre elles des méats de grande dimension, surtout dans la zone moyenne de l'écorce. Le filament accolé étroitement à la surface de la racine par sa membrane brune et fortement cutinisée, pénètre dans les cellules de l'assise pilifère et y forme souvent un pseudo-parenchyme très cloisonné de couleur brune (Pl. I, fig. 14); un rameau isolé, détaché du pseudo-parenchyme, s'engage dans une cellule de passage, y fait un ou deux tours de spire et pénètre bientôt dans les méats. De très bonne heure des branches latérales deviennent intracellulaires et se résolvent en arbuscules ou sporangioles. On en trouve parfois dès la 1<sup>re</sup> assise du parenchyme cortical au-dessous de l'assise subéreuse. Dans les méats, très grands relativement, le champignon s'accole étroitement aux parois des cellules-hôtes et envoie des expansions membraneuses dans la lamelle moyenne. On rencontre aussi, mais rarement, quelques vésicules terminales logées dans les méats.

Mais la particularité la plus intéressante est qu'on trouve ici côte à côte des cellules renfermant les unes des sporangioles, les autres des arbuscules. Bien plus, il n'est pas rare de rencontrer ensemble, dans la même cellule de la plante, les deux organes rattachés tous deux à un rameau du filament intercellulaire (Pl. IV, fig. 45, 46, 47). Dans certains arbuscules les sporangioles se sont formés au milieu même des touffes filamenteuses ramifiées. Dans les préparations colorées à la diamant-fuschine et au vert-lumière il est très facile de distinguer les deux organes; les arbuscules en effet se colorent en vert tandis que les sporangioles fixent fortement la fuschine.

Cependant ce sont les sporangioles qui dominent; ils ont ici des dimensions et des aspects très variés: ils sont souvent très petits (1  $\mu$  1/2 de diamètre) et ont alors des contours très nets; d'autres fois ils atteignent 40 ou 50  $\mu$ . Mais alors ils résultent de la fusion de plusieurs d'entre eux; dans ce cas leurs contours sont beaucoup moins bien définis; de plus, tandis que les sporangioles à contours

bien limités se colorent en rouge foncé par l'hématoxyline ou la diamant-fuschine, les sporangioles nuageux prennent le vert comme le font les arbuscules.

L'*Allium ursinum* a deux sortes de racines : les unes, au nombre de 6 à 7, naissent au printemps sur le petit bulbe axial de la plante et sortent au travers de la gaine renflée, seul reste de la dernière feuille de l'année précédente. Les racines, assez grosses dans leur premier tiers (3 mm. d'épaisseur), vont ensuite s'effilant jusqu'à leur extrémité. Elles ne se ramifient pas, sauf cependant en automne dans leur région distale qui émet quelques fines radicelles de 1<sup>er</sup> et de 2<sup>e</sup> ordre. Ces grosses racines, qui vivent de un à deux ans, sont des organes de réserve, et en outre, comme l'a montré Rimbach (97), servent, grâce à une contraction de leurs tissus, à faire pénétrer le bulbe issu de germination à une profondeur convenable, puis à l'y maintenir lorsque sa croissance par segments annuels superposés tend à le rapprocher de la surface du sol. A côté de ces grosses racines sortent en automne de fines radicelles (1/2 mm. d'épaisseur) qui s'étalent en tous sens en se ramifiant alors que les précédentes se rapprochent généralement de la verticale. A aucun moment elles ne se renflent en organes de réserve et semblent plutôt spécialisées dans un rôle d'absorption.

Les deux sortes de racines, tout au moins quand elles ont atteint leur taille définitive, sont dépourvues de poils radicaux. Toutefois sur les premières racines qui se forment au moment de la germination de la graine les poils absorbants sont très abondants.

Il n'y aucune différence à faire au point de vue de l'infection entre les grosses racines de réserve ainsi que leurs fines ramifications et les racines à rôle purement nutritif. Les unes et les autres sont également intestées. L'anatomie générale et la distribution de l'endophyte dans les tissus est la même que dans *Allium sphaerocephalum*. J'ai constaté également la présence des arbuscules et des sporangioles dans les cellules voisines d'une même coupe ou dans la même cellule, et aussi les différences de colorations signalées plus haut entre arbuscules et sporangioles d'une part, entre sporangioles nets et sporangioles floconneux d'autre part. Il est intéressant de retrouver ces particularités morphologiques et cytologiques dans deux types d'*Allium* aussi distincts par leur forme et leur biologie.

Ajoutons que l'*Allium ursinum* se montre constamment intesté. Les grosses racines, ainsi que les fines racines nutritives, hébergent des endophytes, sinon dans toute leur longueur, au moins dans une certaine partie : jamais il ne m'est arrivé de trouver une racine entière sans champignons. Ce fait s'explique par le mode de vie de la plante-hôte qui est vivace et pousse en colonies dans des sols compacts, de nature argileuse qui sont toujours les mêmes et ont pu s'infester largement des endophytes vivant à l'état libre. A en juger par le nombre de points d'infection, souvent très rapprochés sur une même racine, la forme libre de l'endophyte doit être très-abondante dans les stations d'*Allium ursinum*.

En dehors des *Allium* j'ai étudié encore un très grand nombre d'autres Liliacées sur lesquelles je n'insisterai pas autrement car elles reproduisent le type d'infection et de distribution d'endophyte déjà décrit. Il n'est guère d'individus du sous-groupe des Lilioidées qui ne m'aient montré des endophytes semblables aux précédents ; ils sont très fréquents dans *Endymion nutans*, *Sclila bifolia*, *Sc. autumnalis*, *Ornithogallum umbellatum*, *O. piperadicum*, *Phalangium ramosum*, *Muscari comosum*, *M. racemosum*, *M. linguatum*.

Dans les *Ornithogallum* et les *Phalangium* l'infection est particulièrement abondante. Dans *Endymion nutans* et *Muscari racemosum*, surtout dans les individus qui poussent dans les sols un peu marécageux, il n'est pas rare de rencontrer deux formes de champignons dans la même racine. L'un est nettement l'endophyte ordinaire des Liliacées ; l'autre appartient certainement à un champignon différent ; le mycélium de ce dernier pénètre peu profondément, occupe 3 ou 4 rangées de cellules et se ramifie abondamment à leur intérieur, mais d'une façon irrégulière qui ne rappelle en rien celle des arbuscules des vrais endophytes. Les hyphes très fines (3  $\mu$  d'épaisseur au maximum) présentent parfois, surtout dans les poils radicaux où elles se logent volontiers (ce qui n'arrive pas pour les autres endophytes), de légers renflements intercalaires atteignant 6  $\mu$  de largeur et disposés en files plus ou moins régulières. Je n'ai jamais vu d'organes reproducteurs. Cette forme paraît se développer de préférence dans les sols humides car je l'ai retrouvée également dans les *Hyltrocotyle* et les *Sanicula* vivant au bord de l'eau et dont je parlerai plus loin.

Je citerai encore parmi les Liliacées à endophyte du type *Arum* :



le *Ruscus racemosus* et l'*Asparagus officinalis* très voisins du *Ruscus aculeatus* précédemment décrit, le *Maianthemum bifolium*, divers *Polygonatum*, le *Convallaria majalis*, des *Yucca*, des *Aloe* et des *Agave*.

La plupart des autres Monocotylédones infestées que j'ai étudiées se rapportent au type *Arum*, à l'exception des Orchidées et du *Tamus communis*, sur lesquels je reviendrai.

B. — DICOTYLÉDONES. — Parmi les endophytes des Dicotylédones c'est aussi le type *Arum* qui domine. Seulement il faut tenir compte ici de la différence de structure des racines. Tandis que la plupart des Monocotylédones infestées ont des racines simples, peu ou pas ramifiées et rarement très-fines, les Dicotylédones au contraire les ont très-chevelues, à ramifications ténues. De bonne heure la structure se complique de formations secondaires; les membranes se modifient, se durcissent et constituent pour le champignon un obstacle infranchissable. De plus, l'écorce, dont les tissus sont seuls habités par le champignon, s'exfolie très tôt: il est très rare de rencontrer des endophytes dans les racines principales, surtout dans celles qui ont déjà plus d'une année d'existence. En revanche ils abondent dans les radicules de formation récente qui ont gardé la structure primaire dans l'écorce. C'est donc toujours de ces racines qu'il s'agira dans les exemples suivants. Parmi les Dicotylédones dont je vais parler la plupart ont déjà été signalées comme infestées par Schlicht (97) ou Stahl (00), mais bien peu ont été étudiées. Leurs endophytes présentent cependant tout en se rattachant au type *Arum* des caractères particuliers qu'il y a intérêt à connaître.

Les plantes de la famille des Labiées sont fréquemment infestées. Parmi elles j'ai étudié surtout *Stachys Betonica*, *Teucrium Scorodonia*, deux espèces abondantes dans les sous-bois et dans les sols pourvus d'humus, et le *Glechoma hederacea*, remarquable par son ubiquité.

Les fines radicules du *Stachys Betonica*, seules infestées, ont une assise pilière à cellules brunes, vides et affaissées, montrant encore les traces de quelques poils radicaux. L'assise subéreuse est nettement caractérisée par la présence de cellules longues et courtes alternant avec une régularité presque parfaite. Les cellules courtes, très-étroites relativement, ont un contenu protoplasmique abondant et présentent sous la face externe une calotte épaisse prenant fortement les colorants, en particulier le bleu coton. Au-delà le parenchyme cortical jusqu'à l'endoderme est formé de 8 à 10 assises

de cellules à parois minces laissant entre elles de nombreux méats.

Les cellules de l'assise subéreuse présentent ici une particularité déjà signalée par Janse (97) pour le *Lecanorchis javanica* et par Penzig (01) pour l'*Epirrhizanthes cylindrica*, mais que je n'ai rencontrée jusqu'à présent que dans le *Stachys Betonica* pour les plantes de nos pays. On trouve à leur intérieur, partant le plus souvent de la face externe, quelquefois de la face interne des cellules, des épaississements en forme de boudins allongés laissant en leur centre une fine cavité (fig. 3). Ces boudins, isolés le plus souvent, parfois groupés en bouquets, sont rarement ramifiés. Quelquefois ils vont d'une paroi à l'autre comme des sortes de piliers destinés à soutenir la cellule. A

leur base la substance qui les forme s'étale en lame à la surface de la cellule qu'elle épaissit. Ces formations fréquentes dans les cellules longues de l'assise subéreuse, sont beaucoup plus rares dans les cellules courtes.



Fig. 3. — *Stachys Betonica*. Coupe longitudinale: assise pilière mince, sans prolongements en poils absorbants; assise subéreuse avec piliers à différents stades.

Le mycélium rampant à la surface des racines est brun et fortement cutinisé. Il pénètre par une cellule de passage en s'enroulant et à travers une ou deux cellules de parenchyme gagne les méats. Son épaisseur est relativement faible ( $4\ \mu$  au maximum) et diminue rapidement. Les rameaux latéraux pénètrent dans les cellules de la plante de très bonne heure, parfois dans les cellules de la première assise de parenchyme; ils sont très fins et donnent naissance à des sporangioles très petits en grappillons plus ou moins serrés; dans quelques cellules on reconnaît au milieu des sporangioles des arbuscules altérés.

En somme on retrouve ici les principaux caractères du type *Arum* avec cette particularité que le mycélium est beaucoup plus étroit. Il en est de même pour le *Teucrium Scorodonia*.

Dans le *Glechoma hederacea* l'endophyte qui reproduit les caractères précédents a au contraire des dimensions ordinaires.

La finesse du mycélium s'accroît encore dans le *Vincetoxicum officinale*. Comme les précédents il possède une assise subéreuse à

cellules longues et courtes, ces dernières à épaississements en calotte alternant régulièrement avec les premières. L'endophyte est généralement abondant à la surface des racines où il présente un mycélium brun, fréquemment cloisonné, anastomosé en réseau à mailles très grandes. Ses dimensions transversales sont déjà très-réduites ( $2 \mu$   $1/2$ ). Il pénètre en s'enroulant par les cellules de passage et atteint rapidement les méats. Son diamètre moyen est de  $1 \mu$   $1/2$ , le maximum ne dépassant pas  $2 \mu$   $1/2$ . Il est parmi les plus fins que j'ai rencontrés; malgré cela il se renfle parfois en grosses vésicules ( $40 \times 80 \mu$ ) mais alors les parois en sont excessivement minces. Ces filaments portent de nombreux rameaux latéraux formant dans les cellules des sporangioles très fins.

Avec le *Palmonaria officinalis* nous retrouvons un endophyte de dimensions comparables à celui du *Ruscus* dont il reproduit la plupart des particularités. On ne le rencontre que dans les radicles les plus fines ( $1/3$  ou  $1/2$  mm.) où il est très abondant et très allongé dans les méats. Il y forme des expansions lamellaires et des vésicules terminales. Dans l'intérieur des cellules il donne de nombreux sporangioles de grande taille.

Dans le *Bellis perennis* ce sont aussi les plus fines radicales qui sont seules infestées. En section transversale on remarque une assise pilifère dont quelques cellules sont prolongées en poils, une assise subéreuse sans cellules de passage bien nettes; ces deux assises sont étroitement unies. Par contre, les assises suivantes au nombre de 7 à 8 jusqu'à l'endoderme laissent entre elles de larges méats. Le filament mycélien s'allonge dans les méats où on peut compter parfois 5 ou 6 filaments côte à côte, portant quelques vésicules terminales. Leurs branches latérales redevenant de suite intracellulaires et forment des arbuscules très touffus formés d'hyphes très ramifiées et très fines. Aussi, sauf quelques exceptions, l'endophyte pénètre très peu dans l'intérieur du parenchyme cortical. Remarquons que le *Bellis*, de même que les *Arum*, ne renferme pas de sporangioles nets, à contours bien définis, mais uniquement des arbuscules et des sporangioles floconneux.

Il en est de même de l'*Orobus tuberosus*. Cette espèce primaire, outre les tubercules radicaux si connus dans les Légumineuses, possède des mycorhizes d'une façon constante. Ici les fines racines, qui seules renferment l'endophyte, n'ont pas de cellules de

passage différenciées dans l'assise subéreuse. Le mycélium assez gros pénètre au travers des 2 ou 3 assises de cellules les plus externes en s'étranglant au passage des membranes et gagne rapidement les méats, quelquefois aussitôt après avoir quitté la deuxième assise cellulaire. Il s'y allonge beaucoup, formant souvent des vésicules arrondies. Des ramifications latérales, issues des filaments des méats, pénètrent à l'intérieur des cellules limitrophes et s'y résolvent en arbuscules très touffus. Je n'ai pas vu de sporangioles nettement formées mais parfois j'ai rencontré des arbuscules assez compacts, à rameaux peu distincts et confluent comme dans les sporangioles floconneux.

Parmi les Rosacées j'ai étudié le *Fragaria vesca* qu'on cultive en grand dans les environs de Paris. Il s'agit donc ici, comme dans le cas de l'ail et de l'oignon, d'une plante de culture intensive venant dans des terrains sans humus mais fortement fumés. Les racines les plus fines, les seules infestées, le sont assez rarement. Sous l'assise pilifère dont quelques cellules sont prolongées en poils se trouve une assise subéreuse sans cellules de passage. Le parenchyme sous-jacent comprend un nombre variable d'assises de cellules de petite taille. L'endophyte pénètre en s'enroulant dans les cellules des premières assises, envoie ses rameaux dans un nombre de cellules de plus en plus grand à mesure qu'il avance, puis gagne les méats et enfin se résout à l'intérieur des cellules en sporangioles peu compacts.

Les Renonculacées forment au point de vue des mycorhizes un groupe qu'il importe d'étudier de près car il renferme comme les Liliacées des représentants appartenant à plusieurs types d'infection, ainsi que les termes de passage entre les deux. Ainsi les *Ranunculus* se rangent dans la série de l'*Arum* mais ont aussi des caractères nouveaux que nous retrouverons dans la série du *Paris quadrifolia*.

Schlicht (88) a déjà décrit l'endophyte du *Ranunculus acris*. D'après le dessin qu'il en donne on peut voir que cet endophyte se rapproche du type *Arum* avec filaments dans les méats et terminaux dans les cellules. Les cellules infestées par les dernières ramifications du mycélium sont parmi les plus profondes de l'écorce et situées contre l'endoderme. Dans ces cellules Schlicht signale seulement des pelotons mycéliens enroulés; toutefois,

l'aspect de son dessin semble indiquer que ces cellules renferment des arbuscules. C'est d'ailleurs ce que j'ai constaté directement sur divers *Ranunculus* : *Ran. Flammula*, *Ran. Chærophyllus Ran. auricomus*.

Le *Ranunculus Flammula* qui pousse dans les endroits marécageux, sur le bord des mares, parfois même dans l'eau lorsqu'elle est peu profonde, a des racines très fréquemment infestées. Les plus grosses racines, fixées sur une souche commune très courte, renferment de l'amidon, sont rarement infestées et d'une façon peu abondante. Elles portent de fines radicelles ayant  $1/3$  ou  $1/2$  mm. d'épaisseur qui au contraire sont presque toujours largement pourvues d'endophytes. Une coupe transversale de ces radicelles montre qu'elles ont une assise pilifère dont aucune des cellules épaissies et cutinisées extérieurement ne se prolonge en poil absorbant. Au-dessous l'assise subéreuse est formée de cellules à section transversale polygonale, fortement unies entre elles par des plissements analogues à ceux de l'endoderme et allongées dans le sens longitudinal. Quelques-unes cependant sont beaucoup plus courtes que leurs voisines et peuvent être considérées comme des cellules de passage bien qu'elles n'aient pas d'épaississement interne en forme de calotte. Les assises suivantes au nombre de 6 à 8 jusqu'à l'endoderme constituent le parenchyme cortical proprement dit. La première de ces assises est formée de cellules arrondies régulièrement et rattachées étroitement à l'assise subéreuse. Les suivantes constituent un tissu lacuneux à cellules peu adhérentes entre elles, laissant place pour de nombreux méats ou même des lacunes relativement larges comme on en rencontre fréquemment dans les plantes semi-aquatiques. La membrane de ces cellules reste toujours très mince. Enfin les deux assises qui précèdent l'endoderme sont continues et formées de cellules très adhérentes entre elles mais peu allongées dans le sens longitudinal.

A la surface des racines rampent des filaments à membrane épaisse et brune, à cloisons transversales fréquentes. Ils pénètrent à l'intérieur d'une cellule de l'assise pilifère en conservant leur teinte brune et y forment souvent un pseudo-parenchyme qui occupe une partie de la cellule. Un filament détaché de la masse s'allonge parfois dans 2 ou 3 cellules de la même assise, puis gagne

une cellule de la couche subéreuse, généralement une des cellules de passage. Dans cette nouvelle cellule il s'enroule une ou deux fois et atteint la 3<sup>e</sup> assise où il s'enroule également et se ramifie. Les filaments arrivent alors dans les régions du tissu lacuneux. Là ils deviennent extracellulaires, forment quelques expansions lamellaires et surtout portent de nombreuses vésicules de forme variée. Parfois ils traversent une cellule de cette région sans s'y arrêter et gagnent rapidement le voisinage de l'avant-dernière assise le long de laquelle ils s'allongent. Dans cette région les filaments sont en général dépourvus de cloisons transversales ; toutefois certains d'entre eux, ceux qui ont les parois les plus minces et qui sont vides, en possèdent mais elles manquent dans ceux qui ont un contenu protoplasmique abondant et de nombreux noyaux. En tout cas, les uns et les autres possèdent des ramifications latérales qui pénètrent à l'intérieur des deux dernières assises du parenchyme cortical. Dans certaines cellules, surtout dans celles de l'avant-dernière assise, ces branches latérales se ramifient à plusieurs reprises, s'enchevêtrent plus ou moins et donnent souvent des vésicules internes, puis pénètrent de là dans une cellule voisine sans se modifier autrement.

Dans d'autres cellules, surtout dans celles de la dernière assise, l'hyphé qui est devenue interne change d'aspect ; son diamètre augmente brusquement, en même temps que sa membrane devient très-fine ; son contenu protoplasmique, très peu abondant, est vacuolaire. Ces hyphes parcourent la cellule en se ramifiant abondamment, mais sans aucune règle ; elles s'élargissent en lames en certains endroits, en d'autres s'étranglent ; enfin, elles se soudent les unes aux autres sans que la membrane de séparation disparaisse, de sorte que parfois elles offrent l'aspect d'un pseudo-parenchyme cloisonné. Le tout est fortement enchevêtré au milieu du protoplasme de la cellule-hôte, et il est difficile de voir très nettement la structure de cet échveau compliqué. Cependant, des coupes fines au travers de pelotons moins compacts que les autres m'ont permis de m'assurer que, finalement, les hyphes se résolvent en branches très fines analogues à celles des arbuscules.

En résumé, le *Ranunculus Flammula* appartient au type *Aranum*, avec cette différence que les arbuscules n'ont pas la structure simple déjà vue et qu'ils sont localisés dans les deux assises qui

précèdent l'endoderme. Dans aucune cellule je n'ai vu de formations analogues aux sporangioles, mais très souvent des arbuscules allés.

Les caractères de l'endophyte du *Ramunculus Cheroxyllus* sont en gros les mêmes que ceux du *Ramunculus Flammula* (Pl. II, fig. 13) : même mode de pénétration, même parcours d'abord intracellulaire, puis intercellulaire avec des vésicules, même localisation d'une part des cellules à pelotons lâches et à vésicules internes, et d'autre part des cellules à pelotons serrés avec anastomose des hyphes et résolution en arbuscules complexes.

Dans le *Ramunculus anticomus* les choses se passent de même, sauf que l'endophyte pénètre moins profondément dans l'écorce et donne des arbuscules avant d'avoir atteint les deux dernières assises corticales.

C. CRYPTOGAMES VASCULAIRES. — Cette étude de quelques espèces infestées prises parmi les familles les plus variées des Angiospermes montre combien le type d'endophyte de l'*Arum* est largement répandu. Je n'en ai pas trouvé d'exemples parmi les Gymnospermes mais parmi les Cryptogames on le rencontre souvent dans les Filicinaées.

La plupart des auteurs qui ont étudié ces plantes au point de vue des mycorrhizes, Jansé (97), Grevillius (95), Russow (72), Kuhn (89), ont signalé la présence de filaments dans les méats et de sporangioles internes. Les dessins qu'ils donnent ne laissent aucun doute à cet égard et la distribution des endophytes ainsi que toutes leurs particularités morphologiques les rapprochent de ceux que j'ai décrits jusqu'à présent.

Je m'en suis assuré d'ailleurs en étudiant les mycorrhizes d'*Argiopteris Durvilleana* provenant du Muséum d'histoire naturelle. Les racines relativement grosses (2 mm.) renferment un endophyte, toujours présent, parfois très-abondant (Pl. I, fig. 13). Il pénètre au travers des cellules des premières assises, mais de très bonne heure il se loge dans les méats qu'il suit souvent sur une très grande longueur. Par les méats de direction radiale il gagne les couches profondes et là prend un grand développement. Dans le même méat les filaments se pressent parfois en grand nombre (jusqu'à 8) de dimensions très-variables (de 2 à 8  $\mu$ ). Quelquefois quand il est seul le filament s'élargit brusquement en forme de

cylindre relativement très gros (25  $\mu$  de diamètre). Parfois aussi il donne une vésicule arrondie. Latéralement ces filaments intercellulaires envoient des ramifications qui pénètrent dans les cellules voisines et s'y résolvent de suite en arbuscules très touffus.

## § 2. — Série du *Paris quadrifolia*

Bien que les formes d'endophytes que j'ai rattachées au type *Arum* soient de beaucoup les plus répandues et habitent une série de plantes qui se rangent dans un très grand ombre de familles d'Angiospermes et de Cryptogames vasculaires, elles ne sont pas les seules et les exemples suivants vont nous en montrer de nouvelles, plus complexes sinon plus communes, mais tout aussi nettement caractérisées par leurs propriétés morphologiques et leur distribution dans les racines.

*Paris quadrifolia*. — Schlicht (88) a déjà décrit avec beaucoup de soin et d'exactitude l'endophyte du *Paris quadrifolia*. Si je reprends cette étude c'est pour compléter et préciser certains points laissés dans l'ombre par cet auteur et surtout parce que les mycorrhizes du *Paris* me semblent représenter un type très bien défini de toute une nouvelle série d'endophytes différents de ceux que nous avons vus jusqu'à présent.

Les échantillons étudiés ont été récoltés à des moments différents de l'année dans les bois des environs de Paris et dans les Alpes du Dauphiné. Les racines du *Paris quadrifolia* ne se développent bien que dans les bois et les taillis où la terre est compacte et argileuse. Rarement elles s'allongent dans la couche d'humus superficielle. Ces exigences spéciales de la plante expliquent la rareté relative de ses stations.

Les racines, abondantes sur les nœuds du rhizome souterrain, plus rares dans les entre-nœuds, vivent plusieurs années et ne se détruisent qu'aux endroits les plus éloignés du point végétatif du rhizome. Longues parfois de 20 cm., larges de 0,5 à 0,7 mm., elles ne se ramifient que rarement et toujours en donnant des racelles aussi grosses que la racine mère. Elles présentent aux points infestés les renflements irréguliers, les courbures, l'opacité

et la turgescence spéciales que j'ai déjà signalés pour les racines d'*Arum* et de Liliacées

J'ai trouvé les racines de *Paris* constamment infestées, mais non pas uniformément. Les jeunes racines sont souvent dépourvues d'endophytes et sur une racine adulte on peut trouver certaines places sans champignons, ainsi que l'a signalé Schlicht; mais les racines un peu âgées sont toujours infestées sur toute leur longueur jusqu'au voisinage immédiat du point végétatif.

Au point de vue anatomique, la structure est la même d'un bout à l'autre de la racine. L'écorce comprend de 6 à 8 assises de cellules, non compris l'endoderme (Pl. II, fig. 16 et 17). C'est d'abord l'assise pilifère formée de cellules cutinisées, très rarement prolongées en poils, le plus souvent affaissées et peu adhérentes entre elles. Elles sont aussi faiblement rattachées à l'assise subéreuse sous-jacente et laissent place au-dessous d'elles pour des méats parfois très allongés. L'assise subéreuse est formée de cellules longues et courtes; ces dernières, légèrement épaissies sur leur face externe, sont des cellules de passage. Au-dessous viennent deux assises de grosses cellules presque isodiamétriques, à membrane très-fine. Ces deux assises sont peu adhérentes l'une à l'autre; il en résulte la formation de longs méats quadrangulaires et parfois de véritables lacunes dans l'intervalle. Au delà on rencontre 2 à 4 rangées de cellules à membrane cellulosique épaissie, fortement unies entre elles et à l'assise précédente, formant une gaine de collenchyme qui entoure l'endoderme à épaississements subérifiés.

L'infection est toujours limitée aux quatre premières assises. Le mycélium rampant à la surface est légèrement brun et cutinisé. Ou bien il pénètre directement à travers une cellule de la 1<sup>re</sup> assise dans une cellule de passage située au-dessous, ou bien profitant des interstices entre 2 cellules pilifères il gagne les méats situés entre les 2 premières assises, s'y allonge parfois beaucoup jusqu'à ce qu'il rencontre une cellule de passage. Dans les deux cas il traverse cette dernière sans s'y enrouler et au travers des membranes se loge dans une des grosses cellules de la 3<sup>e</sup> assise. Là, le mycélium forme un peloton serré d'hyphes restant toujours néanmoins distinctes et d'un diamètre variant de 6 à 8  $\mu$ . De la masse partent 2 ou 3 filaments, chacun d'eux allant former dans les cellules adjacentes de

la même assise de nouveaux pelotons d'hyphes, d'où s'échappent d'autres filaments isolés qui étendent l'infection de proche en proche dans cette troisième assise. Dans la troisième assise on ne rencontre donc que des pelotons d'hyphes assez grosses. Souvent le peloton est très lâche et alors de place en place le filament se renfle en vésicules de forme variée, terminales ou intercalaires (Pl. III, fig. 32).

Les filaments et les vésicules dont la paroi propre est très-mince sont recouverts d'une gaine hyaline, d'épaisseur variable allant de 1  $\mu$  1/2 à 6  $\mu$ , ne prenant pas les colorants. Cette gaine s'interrompt chaque fois que le filament traverse une membrane et s'étale à la surface même de la membrane traversée (Pl. III fig. 32). Il s'agit donc soit d'un produit spécial sécrété par la cellule-hôte à la surface du champignon et de sa propre membrane, soit d'une apparence résultant de la fixation, ainsi que cela a déjà été expliqué pour le *Rhusus aculeatus*.

La 4<sup>e</sup> assise de cellules de la racine présente une localisation de l'endophyte tout aussi nette que la précédente. De cette dernière partent en effet des filaments qui traversent normalement la membrane de séparation et donnent aussitôt une masse indistincte d'aspect granuleux, prenant fortement les colorants. Généralement il est fort difficile de se rendre compte de la structure de ces corps singuliers à cause de l'intensité de la coloration et de l'enchevêtrement des organes qui les forment. J'ai pu toutefois m'assurer sur certains de ces corps plus dissociés qu'ils étaient formés d'un enchevêtrement de filaments qui se ramifient un très grand nombre de fois en diminuant rapidement d'épaisseur. Il s'agit encore ici d'organes analogues aux arbuscules et aux sporangioles mais de structure plus complexe et en voie d'altération. Le filament qui pénètre dans la cellule ne donne pas de suite un arbuscule ou un sporangiole comme c'est le cas des endophytes du type *Arum*. Il se ramifie plusieurs fois et enchevêtre ses branches comme s'il devait former un peloton sans que le diamètre des hyphes diminue sensiblement. C'est seulement sur ces branches secondaires que se forment les ramifications fines et pressées de l'arbuscule ou des sporangioles. Le tout, intriqué dans le protoplasma de la cellule, constitue une masse compacte et embrouillée de filaments gros et ténus où il est impossible de rapporter chaque arbuscule simple

ou sporangiole à la branche qui lui a donné naissance. A cet organe complexe que nous rencontrerons fréquemment dans la suite je donnerai le nom d'*arbuscule composé*. Sa principale caractéristique est qu'il n'est pas terminal sur l'hyphé qui lui a donné naissance. Celle-ci peut donc continuer à croître et aller infester de nouvelles cellules.

Nous pouvons maintenant résumer les caractères principaux de l'endophyte du *Paris quadrifolia*, caractères que nous retrouverons dans toute une série de mycorrhizes que j'appellerai la série de type *Paris*. Ces caractères sont : l'absence de mycélium et de vesicules intercellulaires, la vie constamment intracellulaire de l'endophyte, la localisation très nette de ses différents organes dans des assises bien déterminées, la présence d'arbuscules composés et la croissance indépendante des hyphes dominant ces arbuscules.

**COLCHICUM AUTOMNALE.** — Le *Paris quadrifolia* s'écarte beaucoup du type ordinaire des Liliacées infestées vus précédemment. Le *Colchicum autumnale* est encore plus singulier. C'est la seule plante d'ailleurs où j'ai vu un endophyte prendre cette allure spéciale et présenter de semblables particularités. De son côté Jausse (97) a rencontré seulement dans le *Disporum*, autre Liliacée, un endophyte semblable. Cette analogie n'est pas sans intérêt si on remarque que le *Colchicum* et le *Disporum* sont placés très loin l'un de l'autre dans la classification des Liliacées<sup>1</sup>. Elle montre bien que les affinités des plantes hôtes entre elles n'ont qu'une influence très faible sur les ressemblances des endophytes entre eux.

Les racines du *Colchicum*, formées en grand nombre à la base du bulbe souterrain, sont minces (1/2 mm.), rarement ramifiées, dépourvues de poils radicaux et de même épaisseur et structure dans toute leur longueur. Elles diffèrent donc par l'aspect extérieur de celles du *Disporum* qui sont charnues, fréquemment ramifiées, d'une épaisseur minima de 1 mm. 1/2.

En revanche la structure est la même (Pl. II, fig. 20 et 21) : l'assise pilifère est constituée par des cellules allongées dans le sens longitudinal, non prolongées en poils, cutinisées sur leur face externe : au dessous, l'assise subéreuse fortement unie à la

1. Certains auteurs font même des Colchiques et des plantes voisines une famille distincte des Liliacées, la famille des Colchicacees.

prédécente comprend une rangée de cellules à parois très-minces, souvent complètement épaissies sur elles-mêmes, alternant avec les précédentes. En section transversale, ces cellules à l'état normal et non épaissies, sont hexagonales ; elles sont très allongées suivant l'axe de la racine. La 3<sup>e</sup> assise présente de même des cellules allongées longitudinalement, à section transversale plus ou moins hexagonale alternant aussi avec les précédentes auxquelles elles sont étroitement unies. Parfois, et uniquement dans les cas où il n'y a pas d'infection, elles ont aux angles les épaississements caractéristiques des cellules de collenchyme. La 4<sup>e</sup> et la 5<sup>e</sup> assises sont fort remarquables : elles sont formées de cellules très grandes à parois minces, hexagonales en section transversale et allongées dans le sens radial ; les cellules de ces 2 rangées alternent entre elles, celles de la rangée extérieure étant les plus grandes. Au-delà jusqu'à l'endoderme, on compte 3 à 4 assises de cellules, de nouveau allongées dans le sens de l'axe de la racine et arrondies en section transversale ; elles laissent entre elles des méats et parfois d'assez grandes lacunes comme il arrive dans le parenchyme des racines aquatiques.

Seules les 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> couches de cellules allongées radialement sont infestées ; l'endophyte ne pénètre jamais au-delà. Le filament mycélien libre rampe à la surface des racines puis brusquement s'incurve et une hyphé de fort diamètre traverse directement les 3 premières assises en s'étranglant ; elle perce ensuite une des grosses cellules de l'assise 4 et gagne une des cellules plus petites de la 5<sup>e</sup> assise. Là, le filament se ramifie et forme un peloton serré ; il en part des hyphes qui traversent normalement les parois et vont infester toutes les cellules de cette 5<sup>e</sup> assise de proche en proche, si bien que celle-ci se trouve souvent entièrement remplie de champignons. Dans chaque cellule se forme, intriqué dans les hyphes du peloton, ce que j'ai appelé un arbuscule composé.

Mais la particularité la plus intéressante de cette plante, qui en fait un cas à part et qui ne se retrouve que dans le *Disporum*, c'est que, de cette cinquième assise, de nombreux filaments reviennent en arrière pour infester les grosses cellules de la quatrième. Généralement, deux hyphes issues de deux cellules différentes de l'assise 5 pénètrent dans une même cellule de l'assise 4. L'hyphé, de fort diamètre, qui a traversé la paroi, s'avance vers le centre de la

grosse cellule. Celle-ci renferme un protoplasme pariétal avec bandes allant d'une paroi à l'autre. Le filament envahisseur repousse devant lui ce protoplasme sans rompre la gaine ectoplasmique, car il est constamment entouré de granulations protoplasmiques dans lesquelles est inclus le noyau de la cellule; de la sorte, ce dernier est toujours appliqué contre le filament. De très bonne heure, à l'extrémité de l'hyphe, la membrane paraît se dédoubler, formant ainsi une petite vésicule claire. Celle-ci grandit peu à peu, devient sphérique ou réniforme et atteint parfois de grandes dimensions (80 à 100  $\mu$ ). Hyaline et bien gonflée au début, cette vésicule devient souvent opaque. Sa membrane paraît se dédoubler et former plusieurs sacs concentriques. Finalement, elle s'affaisse et se plisse comme un ballon dégonflé. On ne rencontre jamais autre chose dans les grandes cellules de l'assise 4 que ces vésicules à tous les stades de développement et les filaments qui leur ont donné naissance. On trouvera les principaux stades de cette évolution dans la Pl. II, fig. 20, 21, 22 et 23.

Une autre particularité de cet endophyte signalée par Janse dans le *Disporum*, c'est qu'au moment de traverser une membrane il produit de petites ramifications courtes et grosses en forme de doigts de gant disposés en verticilles et retroussés en arrière. Il s'en produit notamment aux points où le filament venu du dehors traverse la paroi qui sépare la 4<sup>e</sup> de la 5<sup>e</sup> assise et aussi quand un filament de l'assise 5 va pénétrer dans une cellule de l'assise 4 pour y former les vésicules de nature spéciale dont j'ai parlé plus haut (Pl. II, fig. 20, 21 et 23).

Au point de vue de la répartition générale de cet endophyte dans la plante j'ai toujours constaté sa présence dans quelques-unes des racines d'un même pied de Colchique. Mais il peut arriver qu'un assez grand nombre d'entre elles soient indemnes d'infection; d'ailleurs celles qui sont atteintes ne le sont pas dans toute leur longueur. Ce fait, et aussi la rareté des points d'infection, montrent que la forme libre de l'endophyte, quoique assez fréquente, ne prend pas un grand développement à la profondeur à laquelle poussent les racines du *Colchicum*. Il est d'ailleurs très facile ici de constater l'infection sans qu'il soit nécessaire de faire des coupes. Après un séjour un peu prolongé dans l'alcool à 70° les cellules de la 5<sup>e</sup> assise bourrées de mycélium deviennent opaques et forment

une gaine sombre qui s'aperçoit nettement au travers de la racine.

L'endophyte du *Colchicum autumnale* malgré ses particularités doit cependant être rapproché de celui du *Paris* à cause de sa vie entièrement intracellulaire, de la présence des arbuscules composés et de la localisation des différents organes du champignon dans des assises cellulaires bien définies. Il n'est pas sans intérêt non plus de faire remarquer que les deux plantes qui ont des endophytes très voisins présentent la même particularité anatomique d'avoir sous le système protecteur extérieur, des assises de cellules infestées, à parois minces, isodiamétriques, et non orientées dans le sens de la longueur comme dans la plupart des racines.

**PARNASSIA PALUSTRIS.** — On retrouve aussi dans le *Parnassia palustris* une structure analogue et un endophyte très voisin de celui de *Paris*. Les racines principales sont rarement infestées mais les fines ramifications de 1/2 mm. de diamètre le sont toujours et très abondamment.

La structure de l'écorce des fines racines est la suivante :

1<sup>o</sup> Assise pilifère à cellules allongées longitudinalement, cutinisées sur leur face externe, non prolongées en poils; 2<sup>o</sup> assise subéreuse à cellules longues et courtes, ces dernières véritables cellules de passage, légèrement épaissies sur leurs deux faces tangentielles; 3<sup>o</sup> assise de cellules allongées longitudinalement; 4<sup>o</sup> et 5<sup>o</sup> deux assises de cellules courtes, de grande taille, à peu près isodiamétriques et à parois minces; 6<sup>o</sup> endoderme dont les cellules sont allongées et étroites, fortement épaissies. Toutes ces cellules de l'écorce sont étroitement unies sans aucun méat entre elles (Pl. II, fig. 24).

Le filament, assez gros (6-7  $\mu$ ) passe directement en s'étranglant au travers de l'assise pilifère et d'une cellule de passage jusque dans la 3<sup>e</sup> assise. Là il se ramifie et s'étend beaucoup dans le sens longitudinal; souvent 5 ou 6 filaments ayant conservé leur épaisseur courent parallèlement à l'intérieur des cellules allongées de cette assise. Très fréquemment, ils forment des vésicules arrondies situées tantôt à l'extrémité des filaments, tantôt intercalées dans leur longueur (Pl. I, fig. 12). Ces vésicules, comme celles du *Paris*, auxquelles elles ressemblent beaucoup, résultent de simples renfle-

ments du mycélium. Il m'est arrivé de rencontrer des vésicules logées à la fois dans deux cellules contiguës et élargies simplement en leur milieu au passage de la membrane (fig. 4). Il est bien évident que dans ce cas, le filament, après avoir traversé la membrane, s'est gonflé ensuite en vésicule à cet endroit. Ces vésicules sont parfois très grosses ( $50 \times 70 \mu$ ), et alors elles disloquent la cellule qui les contient en comprimant toutes les cellules corticales voisines ; certaines s'étendent ainsi de l'assise subéreuse à l'endoderme. La plupart sont entourées d'une gaine hyaline très épaisse (4 à 5  $\mu$ ), ressemblant beaucoup à celle des vésicules du *Paris*.

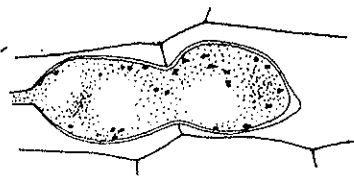


Fig. 4. *Pernassia pulchris*. Vésicule terminale occupant deux cellules et élargie au passage de la membrane.

Dès la 3<sup>e</sup> assise, des ramifications latérales gagnent les cellules courtes des 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> assises. Là, elles donnent soit simplement des pelotons de gros filaments, soit des arbuscules composés. Quelques cellules, où les masses enchevêtrées sont moins denses, montrent nettement des arbuscules isolés et des sporangioles détachées et justifient ainsi l'assimilation que j'ai faite à propos du *Paris* des arbuscules composés et des arbuscules simples.

Donc, encore ici, on peut reconnaître les caractères de l'endophyte du *Paris* : mycélium uniquement intracellulaire, localisation étroite des filaments allongés et des vésicules d'une part, des arbuscules composés d'autre part.

(A suture).

## DE L'INFLUENCE DES ENDOPHYTES

### SUR LA TUBÉRISATION DES SOLANUM

par M. Henri JUMELLE

Les recherches récentes de M. Noël Bernard (1) tendent à nous faire envisager sous un jour tout nouveau et inattendu le mode de formation de certains tubercules.

La tubérisation, chez le *Solanum tuberosum*, par exemple, serait la conséquence d'une infection des racines par un champignon endophyte.

Quel est, du reste, ce Champignon ? On ne saurait le dire actuellement.

M. N. Bernard pensait, tout d'abord, que c'était un *Fusarium*, le *F. Solaniz*. Plus récemment, il a reconnu, ainsi que M. Gallaud, que le véritable endophyte doit être une espèce tout autre, encore indéterminée.

En tous cas, ce serait un mycélium qui, par sa présence dans les racines, provoquerait une modification de nutrition qui aboutirait à la production de renflements, avec accumulation de substances de réserve, aux extrémités des rhizomes.

M. Bernard fait remarquer, à ce propos, qu'ainsi s'expliquerait ce fait connu que, jadis surtout, les semis de pommes de terre donnaient des pieds dépourvus de tubercules. « Ce n'est qu'à partir du moment où les endophytes ont été acclimatés, aussi bien que les plantes elles-mêmes, qu'on a obtenu des semis le résultat qu'on en attendait, et que la tubérisation a paru héréditaire. »

Pour bien établir cette théorie, en l'appuyant sur l'expérience, M. Noël Bernard a cultivé des pommes de terre dont il a fait deux lots : dans l'un, les tubercules étaient plantés tels quels ; dans l'autre, ils étaient infestés, au moment de l'ensemencement, avec un mycélium paraissant celui de l'endophyte.

(1) Noël Bernard : *Etudes sur la tubérisation* (Revue Générale de Botanique, 1902).



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 Psilotum triquetrum.* Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. IV.  
 1900. STRAHL. — *Der Sinn der Mykorrhizenbildung.* Jahrb. f. wis. Bot. XXXIV.  
 1893. THOMAS. — *The genus Corallorhiza.* 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. natuw. Zeitschr.  
 1903. Id. — *Mykorrhizenbildung der Kiefer auf Hochmoor.* Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstwirthsch.  
 1870. VAN TIEGHEM. — *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires.* Ann. Sc. Nat. Bot. Série 5. XIII.  
 1891. WAAGE. — *Ueber haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen.* Ber. d. deut. bot. Ges.  
 1886. WAHRLICH. — *Beiträge zur Kenntniss der Orchideenwurzelspile.* Bot. Zeitung. XLIV.  
 1891. ZORFF. — *Ueber die Wurzelbräume 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 donnant 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 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 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. — *Arum maculatum*.

19. — Noyau cellulaire traversé par un filamen 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 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. — *Orrhithogalum umbellatum*.

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

Fig. 45-47. — *Allium sphaerocephalum*

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 contiguës ; celui de droite commence à s'alléger.

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, 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 lenticelles et aussi la maturité plus précoce. Le goût du *Solanum* violet m'a paru sensiblement supérieur à celui de la « Géante bleue ».

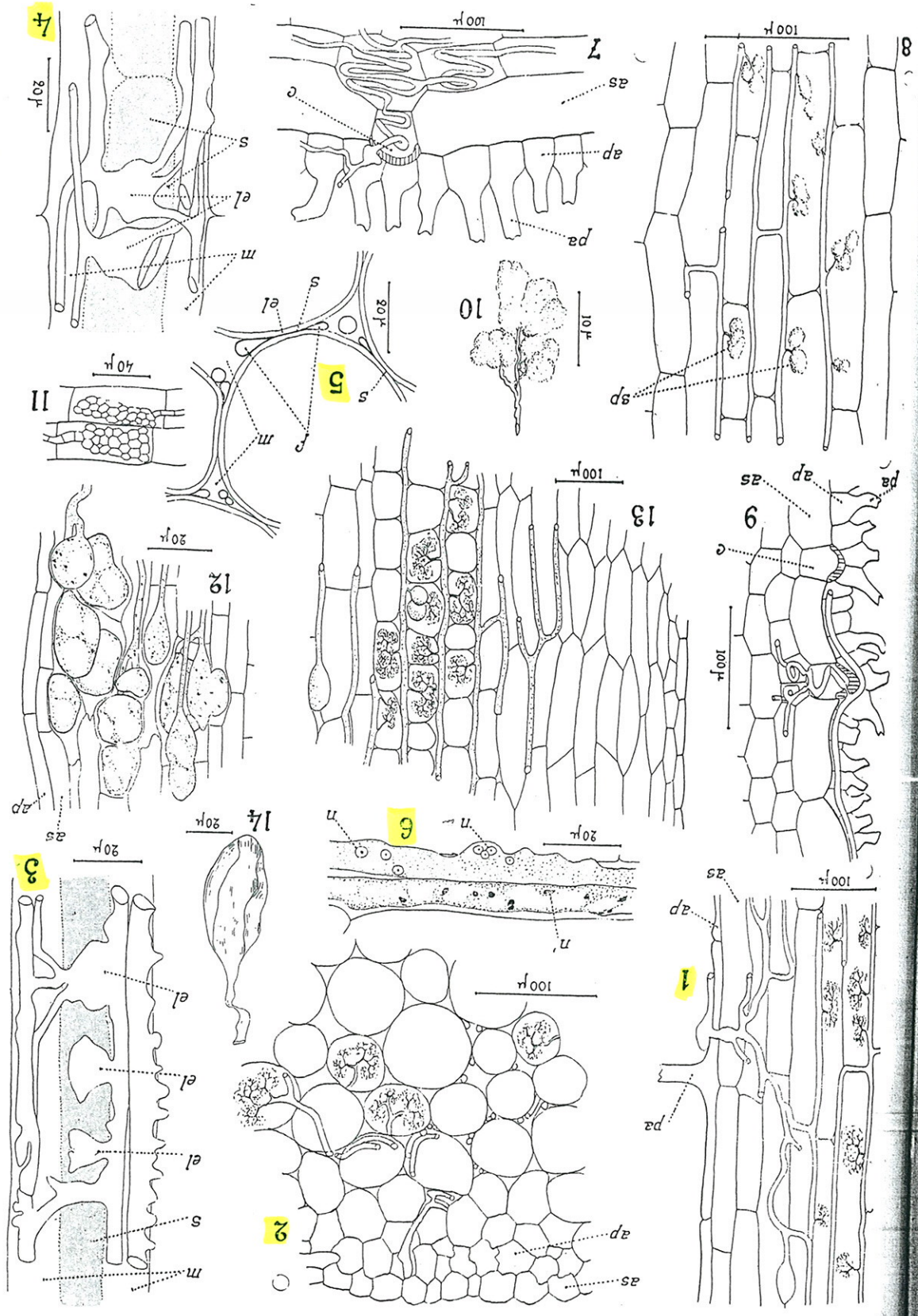
(4) M. T. Masters: Vegetable Teratology. Londres, 1869, p. 420, fig. 201, et O. Penzig. Pflanzenferatologie, Bd. II. Gênes, 1891, p. 172.



Is. Gulland del.

Imp. Le Bigot.

Berlin sc.

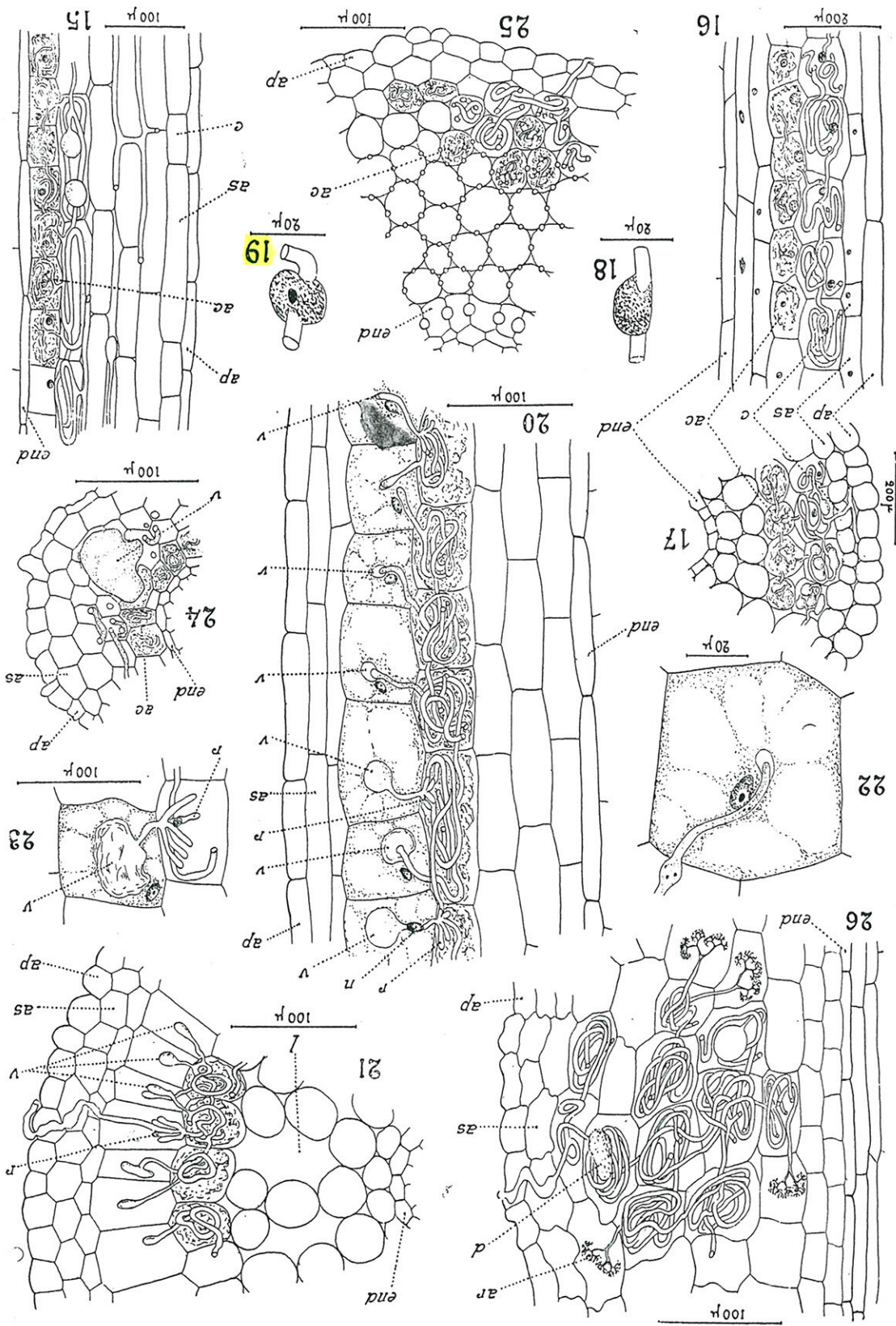




Is. Gallaud del.

Imp. Le Bigot.

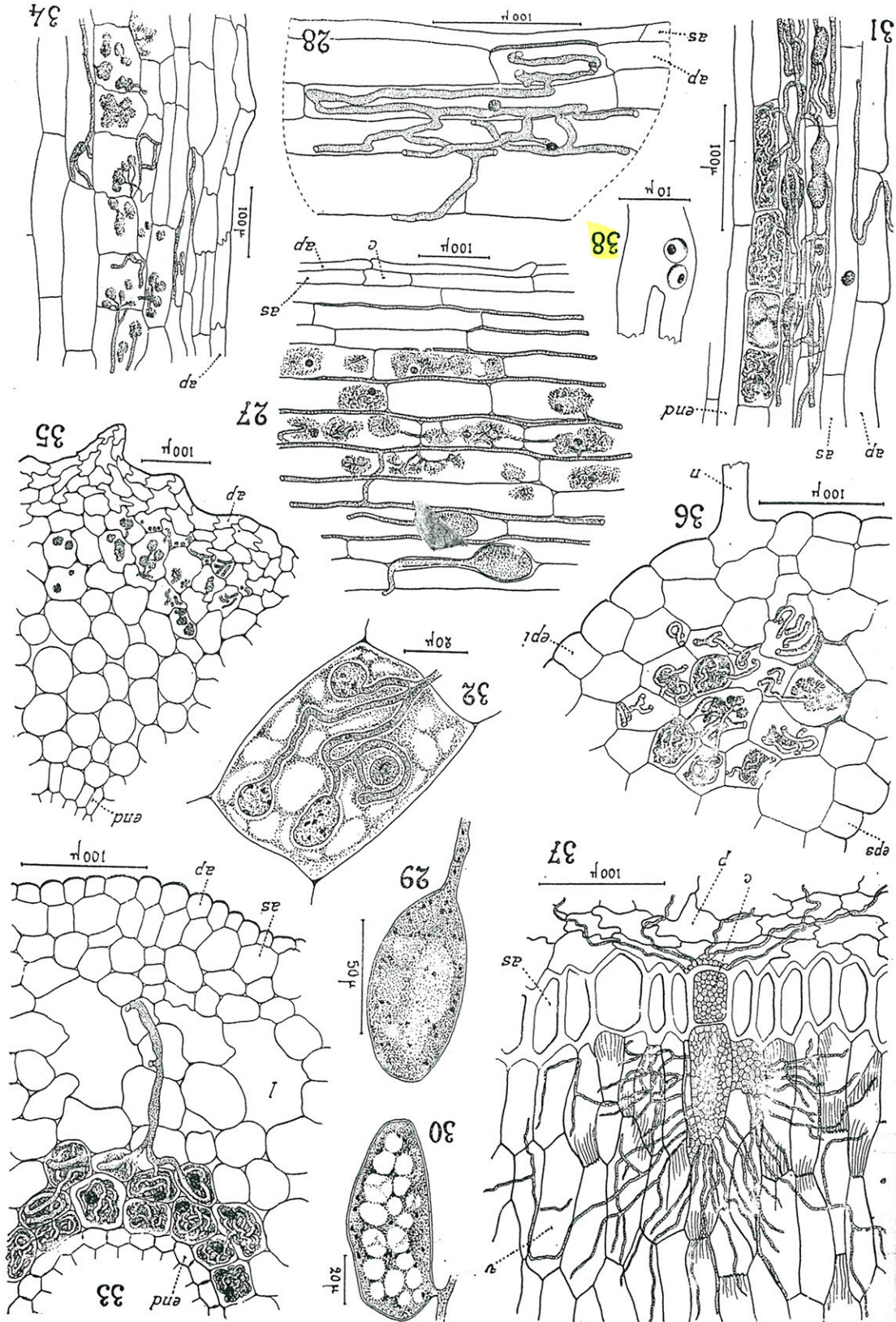
Berlin sc.



*Mycorrhizae endotrophes.*







Is. Gallaud del.

Imp. Le Bigot.

J. Poinsolet sc.

*Mycorrhizae endotrophes.*



Is. Gallaud del.

Imp. Le Bigot.

J. Poinsolet sc.

