

<b>Zeitschrift:</b>	Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz = Matériaux pour la flore cryptogamique suisse = Contributi per lo studio della flora crittogama svizzera
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Naturforschende Gesellschaft
<b>Band:</b>	4 (1912)
<b>Heft:</b>	2
<b>Artikel:</b>	Monographies d'algues en culture pure
<b>Autor:</b>	Chodat, R.
<b>Kapitel:</b>	Cystococcus Naegeli
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-821081">https://doi.org/10.5169/seals-821081</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 20.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

spécificité. On verra que cette spécificité pour n'être pas très marquée existe cependant. Il y a des races habituelles ou même morphologiques qui habitent les espèces de lichen d'un même genre comme *Cladonia*, *Solorina*. Enfin quelles seraient la biologie et la physiologie de ces gonidies? Pourrait-on de cette étude tirer quelques présomptions en faveur de la théorie de la symbiose, du consortium ou du parasitisme? J'explique plus loin que, selon moi, la synthèse expérimentale inéquivoque des lichens est encore à faire. Aucune des expériences tentées jusqu'ici n'a été capable de nous donner l'explication du singulier consortium qu'on appelle lichen. La question est beaucoup plus compliquée qu'on ne l'a pensé au début, dans l'enthousiasme de la découverte de Famintzin-Schwendener-Bornet.

Notre travail est une base sur laquelle un édifice devra être développé et que nous espérons amener à chef. Mais «*vita brevis, ars longa*».

J'ai, seul ou avec l'aide de mes élèves, isolé des gonidies d'espèces de *Cladonia*, *Solorina* et *Verrucaria*, gonidies qui appartiennent aux genres *Cystococcus*, *Coccomyxa* et *Coccobotrys* (nov. gen.).

### ***Cystococcus* Naegeli.**

Ce genre<sup>1)</sup> a été établi en 1848 par Naegeli pour une algue trouvée sur la terre humide et sur les racines des arbres dans les forêts: *Cystococcus humicola* Naeg.

Les cellules, d'après cet auteur, ont un chromatophore découpé en cercle d'un côté. Ce chromatophore possède un pyrénoïde. Les cellules peuvent devenir orangées ou rouges; elles atteignent 16 à 17  $\mu$ ; leurs spores 1,5 à 1,7  $\mu$ . Elles se reproduisent par un cloisonnement interne répété, lequel se marque par des lignes de segmentation bien distinctes et qui constituent une espèce de réseau polygonal. Naegeli n'a pas vu de zoospores. Je ne puis pas suivre en détail toutes les vicissitudes de nomenclature qu'a subies cette algue depuis sa désignation par Naegeli; elle a été tantôt maintenue indépendante tantôt confondue avec les *Protococcus*, ou les *Pleurococcus*, tantôt mal identifiée de telle manière qu'il est à peu près inutile d'essayer de débrouiller l'écheveau compliqué de sa synonymie. Je ne m'en tiendrai qu'aux auteurs modernes qui ont fait de ce genre une étude plus approfondie. Gerneck<sup>2)</sup> a appliqué ce nom générique à une algue qu'il a

<sup>1)</sup> Naegeli, C. Gattungen einzelliger Algen, Zürich (1848), 84, Tab. III, E.

<sup>2)</sup> Gerneck, Zur Kenntnis niederer Chlorophyceen, in Beihefte z. Bot. C. B. XXI (1907), 221.

étudiée en culture impure.<sup>1)</sup> Il essaie à ce propos de faire une révision de nos connaissances sur le genre *Cystococcus*. L'auteur se rend bien compte que la plante qu'il étudie n'est pas le *Chlorococcum infusionum* Menegh., espèce avec laquelle la plante de Naegeli a souvent été confondue. Il donne du genre *Cystococcus* la caractéristique suivante: *Cystococcus* serait caractérisé non pas par un chromatophore en cloche c'est-à-dire échancré; il posséderait au contraire un grand nombre de corpuscules chlorophylliens, périphériques et de la forme habituelle aux plantes supérieures. Il n'y aurait pas de pyrénoïdes. Mais il suffit de comparer cette définition avec celle de Naegeli pour se convaincre que la plante de Gerneck ne peut être le *Cystococcus* de cet auteur. C'est ce qu'a déjà bien vu N. Wille<sup>2)</sup> qui fait de l'algue de Gerneck une espèce du genre *Dictyococcus* (Gerneck) Wille. Ce dernier genre avait été créé par Gerneck lui-même pour une algue unicellulaire qu'il avait nommée *D. varians* Gern. Cette algue aurait des chromatophores polygonaux sans pyrénoïde, produirait de l'amidon et se multiplierait par zoospores (l. c. p. 225).

Treboux<sup>3)</sup> a bien saisi les différences qui séparent du *Chlorococcum infusionum* Menegh. la gonidie de plusieurs lichens. D'accord avec Schwendener il donne à ces algues le nom de *Cystococcus humicola* Naeg.; mais je fais observer que nulle part Naegeli n'attribue à son algue un chromatophore étoilé ou ramifié; nulle part non plus il ne fait mention de zoospores. Faut-il, dès lors, cependant maintenir cette identification? Faut-il faire dire à Naegeli ce qu'il n'a certainement pas voulu dire? Ce n'est pas mon avis. Le *Cystococcus humicola* de Naegeli reste une algue à mieux définir et à isoler de son milieu naturel. Si elle est réellement identique au *Cystococcus* dont parlent les lichenologues cela ne pourrait être qu'en admettant que Naegeli ait mal vu la forme exacte du chromatophore. Ceci n'est pas impossible car Schwendener et même Bornet, pourtant si exacts, ne donnent pas non plus de figures ni de descriptions qui permettraient, à coup sûr, de reconnaître le genre d'algue auquel ils imposent le nom de *Protococcus* (Bornet) ou de *Cystococcus* (Schwendener). Cependant, dans ce cas, nous pouvons identifier avec une plus grande certitude puisqu'il suffit d'examiner les lichens en question pour connaître l'algue gonidie. Or cette dernière, dans les lichens incriminés, a un chroma-

<sup>1)</sup> Gerneck, l. c.: Anfangs waren bakterienfreie Algenreinkulturen vorgesehen. Da aber die Algen auf den Isolierungssubstraten nur durch längere Arbeit von Bakterien zu befreien sind, so beschränkten wir uns darauf, die Bakterien nach Möglichkeit auszuschliessen etc., l. c. 223.

<sup>2)</sup> Wille, in Engler u. Prantl. Nat. Pflzfam. Nachträge (1909), 43, fig. 21, D, E.

<sup>3)</sup> Treboux, Die freilebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola*, Ber. d. d. Bot. Ges. XXX (1912), 69.

tophere étoilé muni d'un gros pyrénoïde. Sans nul doute il est mal aisé de savoir exactement ce qu'est réellement le *C. humicola* Naeg. Puisque des algologues aussi habiles que Bornet<sup>1)</sup> et Schwendener<sup>2)</sup> n'ont pas reconnu, à l'inspection des gonidies du lichen, la forme exacte du chromatophore, on pourrait supposer que Naegeli, à son tour, n'a pas bien vu les contours du chromatophore de son algue; mais ce sont là des présomptions et non pas des certitudes. Parmi les cellules qui pourraient également prétendre, pour cette même raison, au nom de *Cystococcus*, il y aurait encore les cellules isolées du *Pleurococcus vulgaris* Menegh. (non alior. auctorum).<sup>3)</sup> Il y aurait aussi les akinètes des *Schizogonium*.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur la littérature botanique des dernières années pour saisir toute l'incertitude qui règne au sujet de ce genre. Je l'ai déjà dit autre part, la biologie n'est pas essentiellement œuvre de paléographe ou d'archiviste. L'important est de désigner clairement les objets qu'on veut décrire.

Artari a extrait du *Xanthoria parietina* Ach. et du *Gasparina murorum* (*Amphiloma murorum* Hoffm.) les gonidies (?), mais n'en donne aucune description; il a décrit quelques expériences, desquelles il a conclu que les gonidies sont des «peptones-algues». Il a fait à ce sujet une intéressante observation, qu'elles se laissent cultiver dans l'obscurité parfaite et qu'elles verdissent sans lumière. Il appelle l'une de ces algues *Chlorococcum Xanthoriae*; il la ramène donc au genre de Menegh.<sup>4)</sup>

### *Cystococcus Cladoniae* Chod.

De Bary en 1865 ayant attiré l'attention des botanistes sur le problème de la nature des gonidies de lichens en a tiré la conclusion que ces organes verts ne pouvaient être ou que les algues envahies par des champignons Ascomycètes ou des organes de lichen capables de vivre en dehors du lichen d'une manière indépendante.<sup>5)</sup> Baranetzky montra en 1869 qu'en effet les gonidies des lichens<sup>6)</sup> et en particulier

<sup>1)</sup> Bornet, Recherches sur les gonidies de Lichens, Annales des Sciences naturelles. V<sup>e</sup> série, XVII (1 et 20).

<sup>2)</sup> Schwendener, Die Algentypen der Flechten-Gonidien. Basel (1869), 37, Tab. III, 25.

<sup>3)</sup> Artari, Al. Ueber die Entwicklung der grünen Algen, unter Ausschluss der Bedingungen der Kohlensäure-Assimilation, Bull. Nat. Moscou (1899), 1 à 9.

<sup>4)</sup> Chodat, R. Etudes critiques et expérimentales sur le Polymorphisme des Algues, Genève (1909).

<sup>5)</sup> De Bary, Vergleichende Morphologie und Physiologie der Pilze, Leipzig (1884), 99, 203, 229, 240, 425.

<sup>6)</sup> Baranetzky, Beitrag zur Kenntnis des selbständigen Lebens der Flechten-Gonidien, in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. VII (1869), 1.

celles des *Physcia*, *Evernia*, *Cladonia*, sont capables de vivre en dehors du lichen d'une vie indépendante et même de développer, dans ces conditions, des facultés abolies dans le lichen, c'est-à-dire d'émettre des zoospores.

Cependant Famintzin et Baranetzky<sup>1)</sup>, dans un travail fondamental, ont les premiers décrit avec soin une gonidie supposée du

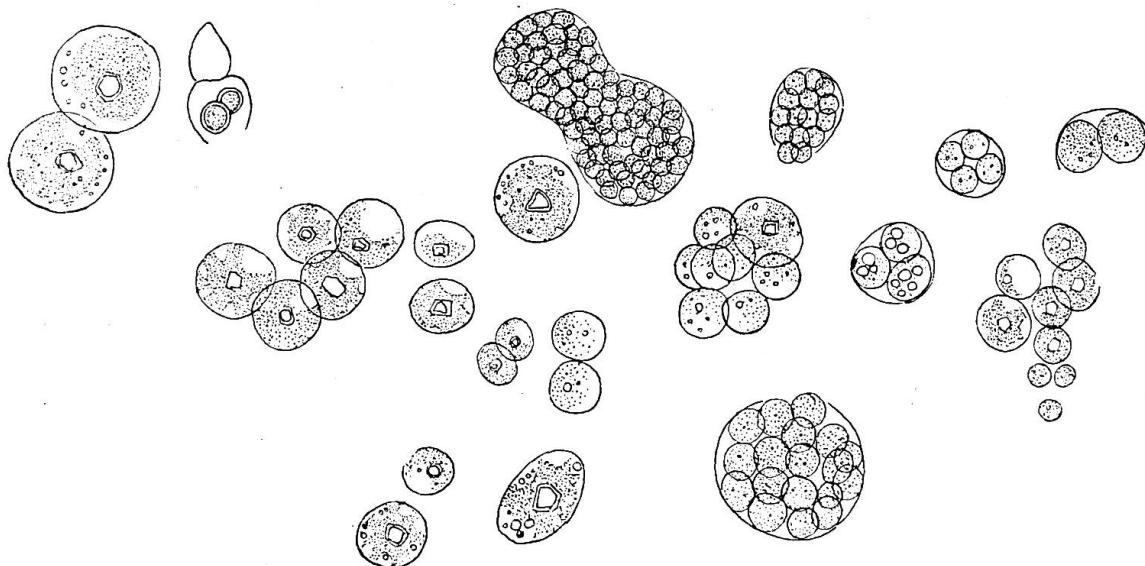


Fig. 160. *Cystococcus Cladoniae* Chod. (gonidies du *Cladonia furcata*. n° 60 de la collection). Culture sur agar-glycose. De droite à gauche: Cellules typiques, à chromatophore étoilé; spores variées; gros méga- et microsporanges. 800  $\times$ .

(*Parmelia parietina*) *Xanthoria parietina* Ach. (*Physcia parietina* L.). Ces auteurs ont identifié cette gonidie au *Cystococcus* de Naegeli; autant qu'on peut en juger par leur courte description ils ont confondu le pyrénoïde avec un vrai noyau. Il est cependant difficile de se faire une idée exacte de la valeur de leurs observations. En effet la planche de leur mémoire montre deux séries de cellules 1<sup>o</sup> fig. 1 à 12, cellules qui produisent des zoospores et 2<sup>o</sup> fig. 13 à 19, cellules qui produisent des autospores. Rien ne prouve que ces deux catégories appartiennent à une seule et même plante. Malgré les soins pris par les auteurs, aucune garantie ne nous est donnée que ces deux catégories de cellules soient des gonidies et qu'il ne se soit pas développé dans leur liquide au cours de leurs expériences un mélange de *Cystococcus* (gonidie) et de *Chlorococcum*.

Il faut cependant reconnaître que les recherches modernes ont confirmé leurs résultats fondamentaux!

<sup>1)</sup> Famintzin und Baranetsky, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Gonidien- und Zoosporen-Bildung bei *Physcia parietina*, in Bot. Zeit. (1867) 189 à 190. — Idem. Zur Entwicklungsgeschichte der Gonidien etc., Mémoires de l'Acad. de St-Pétersbourg, VII, série II (1868).

Famintzin et Baranetsky disent avoir obtenu exactement les mêmes résultats à partir d'espèces des genres *Cladonia* et *Evernia* sans donner cependant d'autres détails. Comme ils ont obtenu des zoospores à partir des gonidies de ces espèces de lichens comme à partir des *Physcia parietina*, ils en concluent qu'il n'est pas sans vraisemblance qu'on les rencontrera chez toutes les plantes lichens appartenant au même groupe.

Woronine<sup>1)</sup> a étudié les gonidies du *Parmelia pulverulenta*. Il a appliqué à cette espèce la méthode de Famintzin et Baranetsky, qui est de cultiver les gonidies de ce lichen dans une atmosphère

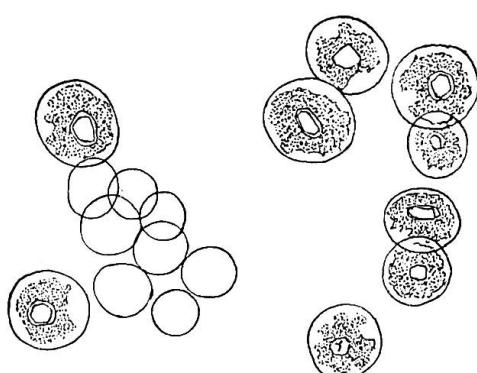


Fig. 161. Gonidies du *Cladonia rangiferina*, examinées dans le lichen.  
800  $\times$ .

humide sous cloche, sur des morceaux de différentes sortes d'écorces et de bois préalablement stérilisé par l'ébullition et humectés ensuite avec de l'eau distillée. Il a en outre cultivé ces gonidies sur les porte-objet, dans des gouttes d'eau parfaitement (?) pures, en ayant soin d'échanger l'eau tous les jours (!). Il a comme ses prédecesseurs obtenu des zoospores et comme eux il attribue l'algue-gonidie au genre *Cystococcus*. Woronine dessine exactement

l'algue et sans le mentionner plus particulièrement dessine un pyrénoïde; les zoospores sont du type de notre *Cystococcus viscosus* Chod.

Bornet<sup>2)</sup> réunit sous le nom de *Protococcus* les genres *Pleurococcus*, *Cystococcus* et *Protococcus*. Il fait remarquer que jusqu'à lui (1873) on n'avait ni donné de bonnes figures des gonidies ni montré les rapports qui existent entre les hyphes et les gonidies. «Au reste, je dois dire que l'observation exacte de rapports de l'hypha avec les gonidies est une des plus difficiles que l'on puisse rencontrer».

Bornet a repris cette étude en partant des *Parmelia parietina* L. (*Physcia parietina* Nym.) et *Biatora*. Il est singulier qu'un si excellent algologue n'ait pas examiné avec plus d'attention les gonidies globuleuses de ces plantes. Il nomme toutes ces cellules globuleuses «*Protococcus*», il ne nous dit pas non plus si elles ont un pyrénoïde ou non, ni quel est leur mode de propagation. A la planche 9, fig. 7, de son Mémoire on voit, il est vrai, les gonidies du *Cladonia furcata*

<sup>1)</sup> Woronine, Mémoire sur les Gonidies du *Parmelia pulverulenta*, dans les Annales des Sciences Naturelles. Ve série, XVI (1872), 317, Tab. XIV.

<sup>2)</sup> Bornet, Ed., Recherches sur les gonidies des Lichens, dans les Annales des Sciences Naturelles, Ve série, 17 (1873).

présenter un globule que l'on peut au besoin reconnaître pour un pyrénoïde. Mais l'auteur n'a pas fait l'histoire de ces gonidies. Nous ne savons ni si elles se multiplient par spores ou par zoospores ni s'il faut les mettre parmi les plantes dont les cellules se cloisonnent ou parmi celles qui ne font que se rajeunir en produisant des spores.

Schwendener<sup>1)</sup> sous le nom de Palmellacées, comprend les *Cystococcus* que l'on rencontre dans un grand nombre de lichens fruticuleux et foliacés; il figure une seule cellule du *Cystococcus humicola* (l. c. Tab. III, fig. 25) avec un gros pyrénoïde et une tache claire latérale. Il ne dit pas d'ailleurs de quel lichen provient cette gonidie, dont il n'a pas suivi l'évolution.

Artari<sup>2)</sup> considère ces gonidies comme appartenant au genre *Chlorococcum* et dit que dans les *Chlorococcum infusionum* qui vivent librement et dans la gonidie du *Xanthoria parietina* nous avons deux races physiologiques dont l'une se distingue de l'autre par le fait que l'algue libre vit mieux sur les milieux inorganiques; elle préférerait l'azote nitrique à l'azote peptone, tandis que la gonidie du *X. parietina* serait, au sens que Beijerinck donne à ce nom, une peptone-algue. En outre le *Cystococcus* libre se multiplierait abondamment par zoospores, (*Chlorococcum infusionum*), tandis que la gonidie n'en fournirait que très difficilement.

Mais Treboux fait remarquer qu'Artari croit à l'existence de deux races physiologiques alors qu'il y a en réalité deux espèces bien distinctes au point de vue morphologique. Il fait remarquer que tandis que le *Cystococcus humicola* Naeg. comme les *Chlorococcum* montrent un chromatophore en cloche muni d'une échancrure latérale, la gonidie du *Xanthoria parietina* possède un chromatophore massif et plus ou moins festonné. Il y a en outre un pyrénoïde au centre de la cellule. Il compare avec raison ce chromatophore à celui du stade *Cystococcus* de *Pleurococcus vulgaris* (Menegh.) Chod. Il en conclut que la gonidie du *Xanthoria parietina* ne doit pas être confondue avec les stades *Cys-*

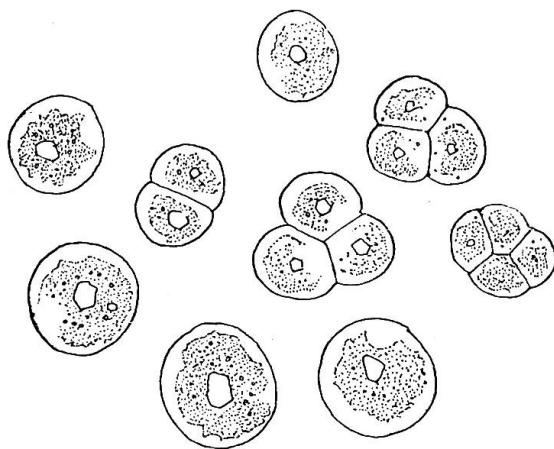


Fig. 162. Gonidies du *Toninia vesicularis* (Salève) examinées dans le lichen.  
800 ×.

<sup>1)</sup> Schwendener, Die Algentypen der Flechten-Gonidien. Basel (1869), 3.

<sup>2)</sup> Artari, Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grüner Algen, in Ber. d. d. Bot. Ges. XX (1902), 173.

*tococcus* d'autres algues ni avec les *Chlorococcum* dont elles différaient par le chromatophore et l'absence du stigma sur les zoospores. Il reconnaît que les *Cystococcus* forment difficilement des zoospores. On est encore ici en présence d'un travail qui ne donne point de détails circonstanciés sur les gonidies étudiées ou qui ne les donne

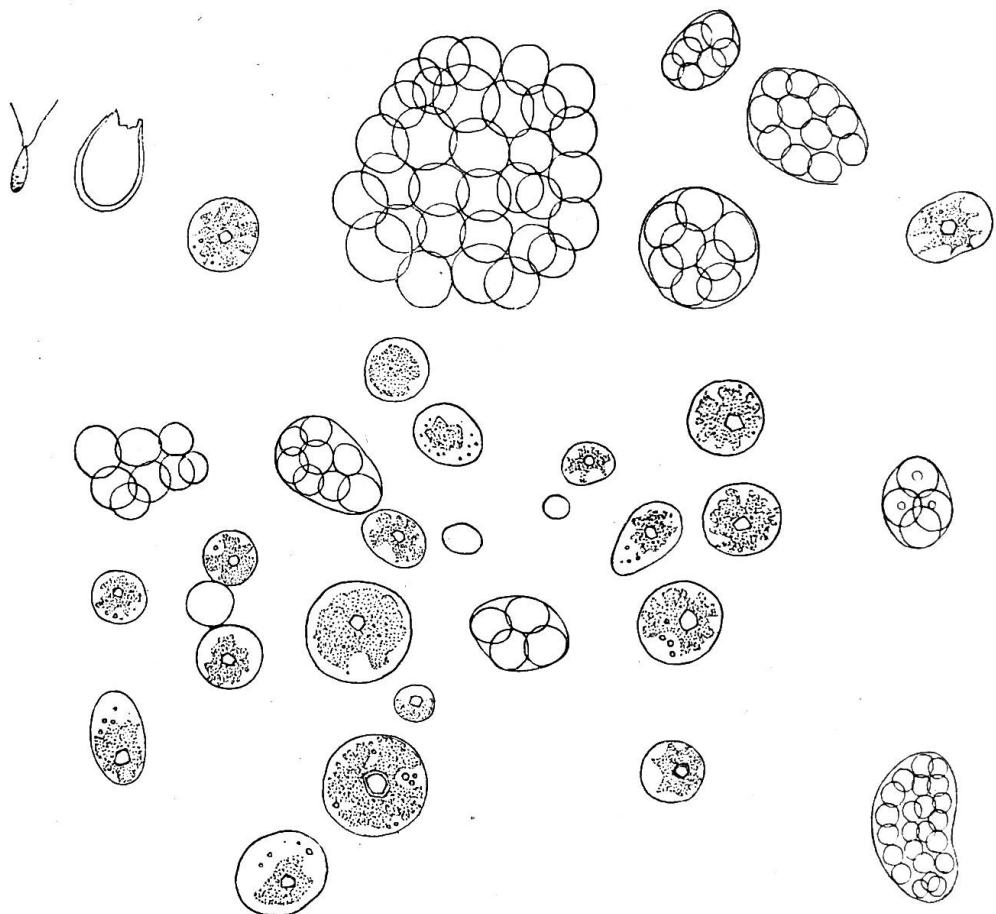


Fig. 163. *Cystococcus Cladoniae* II Chod., gonidies du *Cladonia pyxidata* (var. *pyxidatae* Chod.). Culture sur agar-glycose, cellules, sporanges, zoospore (n° 63 de la Collection). 800  $\times$ .

qu'incomplètement. Néanmoins il faut reconnaître que Treboux a vu juste s'il n'a pas donné de preuves expérimentales à ses affirmations.

Il est vraiment étonnant qu'un sujet si captivant que celui de la nature de la gonidie des lichens n'ait pas suscité de recherches critiques.

Je renonce à discuter les indications de Gaston Bonnier<sup>1)</sup> sur la synthèse des lichens, car on ne voit pas ici non plus que l'auteur se soit assuré de la pureté des gonidies au sens moderne de ce mot

<sup>1)</sup> G. Bonnier, Recherches sur la synthèse des lichens, Ann. d. Sc. nat. Sér. VII, Bot. T. IX (1889). — Id., Bull. de la Soc. bot. de France.

ni quelles sortes de gonidies ont été employées, ni comment l'auteur a procédé pour isoler à l'état de pureté les spores des lichens.

Sans vouloir mettre en doute la réalité des faits énoncés, je ne saurais accepter comme convaincants les résultats obtenus. Il me paraît que tout est à recommencer par des méthodes inéquivoques. En réalité, nous ne sommes informés, pour ce qui est de la synthèse expérimentale des lichens, que des premiers stages du développement et ces expériences ont été faites dans des conditions qui ne peuvent satisfaire le botaniste d'aujourd'hui, lequel exige les preuves de la pureté du matériel de départ. C'est cette preuve qui manque également aux recherches de Famintzin et Baranetski et de Woronine. Rien ne nous prouve en effet que les algues dont ils font la description soient réellement les gonidies des lichens étudiés. Ainsi on ne voit pas dans les dessins de Famintzin et Baranetski le chromatophore étoilé caractéristique pour les gonidies des lichens sur lesquels ils ont expérimenté. Treboux (l. c.) fait remarquer<sup>1)</sup> que chez ces gonidies le chromatophore est plus ou moins étoilé, tandis que le *Chlorococcum* et le *Cystococcus* de Naegeli ont un chromatophore en cloche. D'autre part, la facilité avec laquelle les gonidies supposées de Famintzin et Baranetski produisent des zoospores est étonnante, alors qu'en réalité les gonidies en cultures pures n'en fournissent que difficilement.

Pour obtenir les gonidies de divers lichens, j'ai opéré de la manière suivante: le lichen soigneusement lavé à l'eau stérilisée, même brossé avec de l'eau stérilisée à plusieurs reprises, est broyé dans un mortier de porcelaine, au préalable flambé à l'alcool, après avoir été stérilisé dans un four à verrerie. On obtient ainsi une émulsion dans laquelle sont suspendues les gonidies et les particules du lichen. On se sert de cette émulsion pour faire des dilutions, après avoir examiné au microscope le nombre de germes que contient approximativement une goutte du liquide primitif. Les ensemencements se font dans l'agar-Detmer  $\frac{1}{3}$  sans sucre, refroidi à 30°. Les flacons sont mis au soleil d'hiver et on attend que les algues se développent. Il faut de trois à quatre mois pour obtenir des colonies assez grosses pour être réensemencées. Mais il faut bien insister sur cette cause d'erreur que le plus souvent on obtient de toutes autres algues que les gonidies qu'on désire obtenir. N'oublions pas, en effet, que la nature rugueuse et hygroscopique d'un lichen est une condition propice au développement des algues épiphytes. Chacun sait, pour avoir herborisé dans les taillis, avec quelle facilité beaucoup d'algues unicellulaires s'installent sur les écorces humides, sur les polypores subéreux et subligneux

<sup>1)</sup> Treboux, O. Die freilebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola* in Bezug auf die Flechtenymbiose, Ber. d. d. bot. Ges. 30 (1912), 69.

(*Polyporus versicolor*, *P. hirsutus*, *Lenzites* sp.), sur le bois pourri, sur l'argile humide. On voit moins directement les algues épiphytes des lichens et cependant chaque triage fournit bon nombre d'espèces qui ne sont pas les gonidies cherchées (*Stichococcus*, *Raphidonema*, *Pal-mellococcus*, *Chlorella*, *Pleurastrum*, *Heterococcus*, etc.). D'une manière générale, ces algues épiphytes, dans les triages, se développent plus rapidement que les gonidies. Et comme souvent elles ont aussi la forme arrondie de ces dernières, on pourrait les confondre avec elles. Plus d'un *Chlorella*, comme on le verra dans la suite, pourrait être confondu avec des gonidies par un observateur qui n'aurait pas constamment recours à la comparaison avec la forme, la grosseur et le contenu des cellules des gonidies « *in situ* ».

J'ai, avec l'aide de plusieurs de mes élèves, essayé de nombreux triages et je dois dire que l'obtention des gonidies en culture pure est un travail fastidieux et difficile. Neuf fois sur dix on n'obtient que des organismes étrangers à la symbiose des lichens. Que penser alors des travaux de ceux qui, pour obtenir ces gonidies, se sont bornés à cultiver des fragments de lichen sous des cloches à l'humidité et pour qui tout ceci semble un jeu ? Il est étonnant que le scrupule botanique n'ait pas été mis en éveil par les difficultés du sujet et plus particulièrement qu'on n'ait pas songé à la possibilité de voir des algues épiphytes ou même étrangères envahir les cultures. Je n'ai pour ma part pas réussi, comme ces auteurs, à obtenir des *Chlorococcum* produisant des zoospores avec facilité. On obtient, au contraire, assez rapidement des *Chlorococcum* en partant d'épiphytes ou d'épiphylles des troncs et des écorces. Que faut-il aussi penser des affirmations de ceux qui parlent des gonidies des lichens sans préciser à quelle sorte de gonidies ils font allusion, sans dire comment ces gonidies se comportent en culture pure ? Je renonce à pénétrer dans ce dédale et je préfère ne pas exercer une critique plus sévère à propos de travaux qui, dans l'état actuel de la science, ne peuvent prétendre qu'à une valeur provisoire et n'ont le plus souvent qu'un intérêt historique.

J'ai fait, en partie avec Mademoiselle Korniloff, des triages de gonidies d'espèces *Cladonia*.

*Cladonia rangiferina* (L.) Web.

*Cladonia endiviaefolia* Dicks.

*fimbriata* (L.) Ach.

*pyxidata* (L.) Ach.

*vermicularis* Swartz

*furcata* Ach.

L'examen des gonidies « *in situ* » montre qu'il s'agit de cellules parfaitement arrondies, à contours très nets, à pyrénoïde très distinct

au milieu d'un chromatophore central en plaque plus ou moins découpé sur le bord et qui ne laisse au pourtour de la cellule qu'un léger liseré incolore (fig. 161). La grosseur des cellules varie de 10 à 16  $\mu$ . Il y en a parfois de plus petites. Rien ne parle en faveur de l'idée qu'il pourrait y avoir chez ces lichens énumérés plusieurs genres d'algues ou même plusieurs espèces. Tout marque donc une remarquable uniformité. Les dessins faits à la chambre claire donnent pour plusieurs espèces de lichen les mêmes contours et les mêmes dimensions de gonidies. Le pyrénoïde est gros et si on traite la section du thalle par l'eau iodée il se détache très visiblement du chromatophore. Cependant ici et là les gonidies sont un peu irrégulières, ovales ou légèrement turbinées.

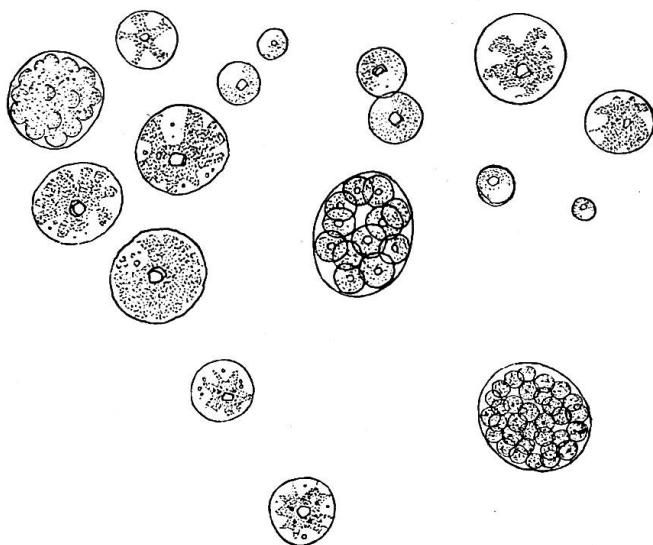


Fig. 164. *Cystococcus Cladoniae pyxidatae* Chod.  
Culture sur agar-glycose-peptone. 800  $\times$ .  
(n° 63 de la Collection.)

#### *Cystococcus Cladoniae furcatae* Chod.

J'ai isolé de ce lichen, en collaboration avec Mademoiselle Korniloff<sup>1)</sup>, une gonidie qui correspond exactement en culture à l'algue observée dans le lichen (fig. 163). De ce dernier j'ai encore isolé plusieurs espèces de Cystosporées, dont aucune ne correspond aux gonidies et qui par conséquent doivent être considérées comme algues épiphytes. Cette gonidie se laisse cultiver très bien sur agar, beaucoup mieux sur agar-glycose. L'addition de peptone favorise beaucoup le développement, elle supporte parfaitement plus de 1% de peptone. L'apparence des cultures est bien différente selon les milieux. Sur agar-glycose les colonies atteignent au bout de deux à trois mois un diamètre de 5 à 6 mm; la surface est granulée, irrégulièrement humide, bosselée, crateriforme (fig. 52, Pl. IX). Sur agar-peptone-glycose, les colonies atteignent dans le même temps 1,5 cm de diamètre; elles y forment des amas, des monticules qui s'élèvent beaucoup au-dessus du substra-

<sup>1)</sup> H. Korniloff, Expériences sur les gonidies des *Cladonia pyxidata* et *Cladonia furcata*, Thèse, Genève (1913).

tum. Leur surface est profondément sillonnée, les nervures en relief à tranches arrondies plus claires que le fond. L'ensemble fait l'impression d'un relief en miniature d'un massif montagneux (fig. 44, Pl. IX). L'apparence est humide. La couleur verte se maintient bien sur agar-glycose.

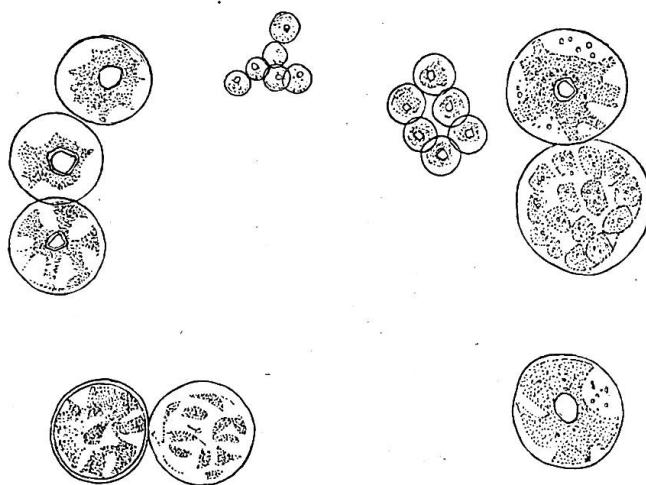


Fig. 165. *Cystococcus Cladoniae pyxidatae* II (n° 106 de la Collection). Culture sur agar-glycose. Cellules isolées, divers aspects du chromatophore étoilé et division de ce dernier avant la production des spores.

800  $\times$ .

Sur agar-peptone-glycose la teinte est plus olivâtre. Sur gélatine sucrée la croissance est plus lente mais au bout d'un mois la liquéfaction de la gélatine commence et continue régulièrement. Sur ce milieu la couleur est vert foncé. Comparée à la gonidie du *Cladonia pyxidata* (fig. 164 et fig. 165) qui lui ressemble beaucoup elle s'en distingue principalement par sa croissance plus vive et

par sa couleur plus verte. Ces différences s'égalisent dans les cultures avec le temps. On ne pourrait donc parler d'espèces proprement dites; cependant les différences réapparaissent à chaque nouvel ensemencement. Si je nomme *Cystococcus Cladoniae* Chod. l'espèce que j'ai isolée du *Cl. furcata*, il faudra nommer l'une *Cystococcus Cladoniae* Chod. var *furcatae* Chod. et l'autre var. *pyxidatae* Chod. (fig. 164—166). Ainsi deux gonidies appartenant à deux lichens voisins diffèrent par des caractères physiologiques de vigueur et de couleur des colonies; il y a donc lieu de chercher si d'autres gonidies du même genre de lichen présenteraient des différences du même ordre ou plus accentuées. Mais avant d'aborder cette question difficile il faut traiter de la morphologie de ces *Cystococcus*. Faisons tout de suite remarquer qu'il ne peut y avoir aucun doute sur ce point que les deux variétés de *Cystococcus* des deux *Cladonia furcata* et *C. pyxidata* ne peuvent être confondues avec le *Chlorococcum infusionum*. Déjà Treboux a judicieusement attiré l'attention sur les différences qu'il y a entre le chromatophore du *Cystococcus* qui forme gonidie chez le lichen *Xanthoria parietina* et le *Chlorococcum infusionum*. Cette même différence existe ici. Le chromatophore du *Cystococcus Cladoniae* occupe la plus grande partie du milieu de la cellule. S'il est échancré sur l'un des côtés, il est cependant incisé sur son pourtour et possède des verru-

cosités ou des projections de sa surface qui lui donnent plus ou moins une apparence étoilée, ce qui n'arrive pas dans le *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Meneghini.

En outre l'apparence des cultures est tout autre. Dans le *C. infusionum* on voit se former, dans les conditions énumérées, de grands disques vert foncé brillants, sans aucune rugosité. Les cellules forment rapidement des zoospores quand on les transporte dans l'eau ce qui est plus rare et certainement plus lent chez les *Cystococcus*. Gerneck (l. c. pg. 231) donne une diagnose tout à fait erronée du genre *Cysto-*

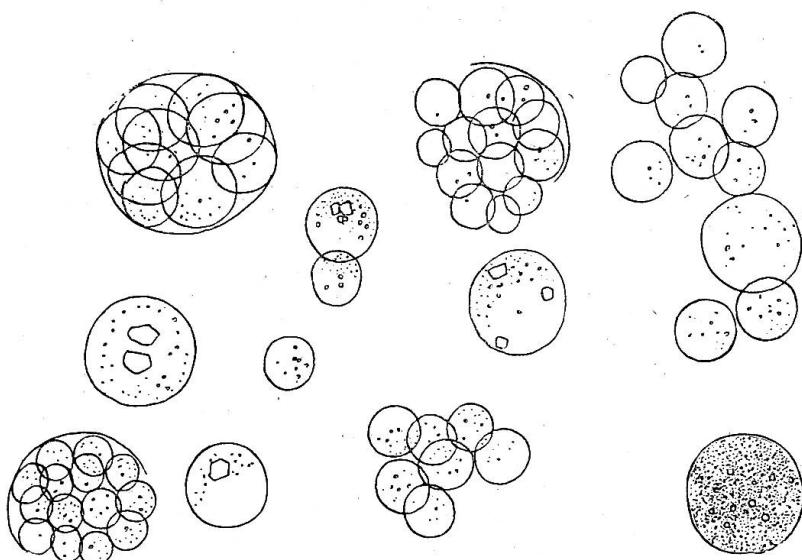


Fig. 166. Gonidies du *Cladonia pyxidata* II (n° 106 de la Collection), formation des sporès, multiplicité des pyrénoïdes; agar-glycose. 800 X.

*coccus* qu'il décrit comme représenté par des cellules sphériques à chromatophores nombreux, lenticulaires comme ceux des plantes supérieures et dépourvus de pyrénoïde. Il n'y aurait jamais d'amidon, la réserve hydrocarbonée serait de l'huile. Il décrit l'union des gamètes biciliés qui s'unissent par la partie postérieure du corps. Tous ces détails ne sauraient convenir au genre *Cystococcus* qui, selon Naegeli, possède toujours un pyrénoïde dans son chromatophore, lequel est échancré d'un côté. Wille a bien reconnu l'erreur de Gerneck et a placé son *Cystococcus humicola* dans le genre *Dictyococcus* Gern. mais la caractéristique de ce genre n'a jamais été faite que par Wille. Si l'on en croit Gerneck il n'y aurait jamais de cloisonnement végétatif. Par ses zoospores le *Cystococcus humicola* Gern. ressemble à mon *Pleurastrum brachynema* Chod.

J'ai déjà indiqué plus haut les raisons qui militent en faveur d'une séparation spécifique de l'espèce de gonidie des lichens de

l'espèce nommée par Naegeli *Cystococcus humicola*, mais je ne saurais oublier que les ouvrages de lichénologie appellent les algues vertes des *Cladonia*, *Pleurococcus*-gonidies. Ainsi Zahlbruckner (Engl. et Prantl. Nat. Pflz. Fam. Nachträge Abt. 1; I. Teil, pg. 143). Je renvoie le lecteur à ce qui est dit plus loin sur *Protococcus viridis* Ag. Le terme de *Pleurococcus* des lichénologues est sans doute pris dans une acception ancienne et très extensive. On pourrait encore discuter de l'opportunité qu'il y a de conserver ces gonidies dans le genre *Cystococcus* Naeg. puisque la présence d'un chromatophore étoilé n'est pas certaine dans le *C. humicola* Naeg. Nous préférions suivre Treboux et appeler les gonidies de *Cladonia*, *Cystococcus*.

Une question qui se pose tout naturellement c'est celle du rôle exact des gonidies dans la symbiose lichénique. La théorie de Schwenndener, dans son essence, est que l'algue assimile le carbone et qu'elle abandonne les réserves hydrocarbonées disponibles aux champignons-lichens. La disposition des gonidies en une couche spéciale qui correspond, dans les lichens foliacés ou fruticuleux, à la couche chlorophyllée palissadique ou autre des feuilles, la présence de la chlorophylle, la manière dont les filaments du mycète s'appliquent contre la gonidie pour la sucer, l'incapacité du champignon proprement dit d'assimiler l'acide carbonique, tout cet ensemble amène à la conviction que dans cette symbiose l'algue fournit au mycète le carbone organique nécessaire à son développement. D'autre part, les recherches de Jumelle semblent montrer que dans les échanges gazeux du lichen (dans la lumière) il y a une quantité plus considérable d'acide carbonique décomposé que d'acide carbonique dégagé, ce qui paraît plausible si l'on se place au point de vue de la symbiose, tandis que selon Bonnier et Mangin le contraire aurait lieu.<sup>1)</sup> Mais pour ce qui est des *Cladonia* la symbiose n'est pas la seule condition biologique possible. On pourrait penser à un saprophytisme plus ou moins accentué. Le champignon lichen pourrait vivre aux dépens des matières organiques de l'humus, de l'écorce des arbres, du bois pourri.

F. Tobler<sup>2)</sup> a essayé de rendre plausible la théorie du saprophytisme. Cependant sa technique paraît trop rudimentaire pour amener à un résultat convaincant. Mais il affirme avoir en culture et en saprophytisme certains lichens (*Xanthoria parietina* Ach., *Diploschistes scruposus* (L.) Norm., *Pertusaria communis* DC., *Parmelia acetabulum* Duby). Il serait parti des spores; mais comme il ne donne

<sup>1)</sup> Jumelle, Recherches physiologiques sur les lichens, Revue générale de Botanique, 4 (1892).

<sup>2)</sup> Tobler, T., Zur Ernährungsphysiologie der Flechten, Ber. d. d. bot. Ges. 29 (1911), 3.

aucun détail de technique, on ne peut s'assurer que les thalles dont il parle n'aient pas été des champignons hyphomycètes quelconques.

Partant des recherches de Treboux<sup>1)</sup> dans lesquelles ce dernier a montré que plusieurs algues peuvent, dans l'obscurité, utiliser des acides organiques comme source de carbone, il suppose qu'il peut en être de même chez les gonidies des lichens. Ces dernières vivraient ainsi en saprophytes sur les hyphes, saprophytes à leur tour.

Une étude critique sur la biologie et la physiologie des gonides des *Cladonia* s'imposait; c'est ce que j'ai entrepris avec l'aide de Mademoiselle Korniloff. Je constate tout d'abord que les gonidies des lichens *Cladonia furcata* Ach. et *Cl. pyxidatae* Ach. croissent avec une extrême lenteur sur les milieux agarisés sans sucre. Au contraire l'addition de glycose accélère excessivement leur vitesse de croissance. Ainsi, tandis que pour *Cystococcus Cladoniae pyxidatae* Chod. sur agar-Detmer 1/3-glycose, en cinq mois, à la lumière, le diamètre des colonies atteint à peine trois millimètres sans sucre, sur le même milieu glycose, au bout de trois semaines, ces colonies ont déjà cinq millimètres et au bout de trois mois elles forment de gros paquets qui s'élèvent au dessus du substratum. L'addition des acides organiques à la dose de 0,25 % (acétate de potassium, tartrate de potassium, citrate de potassium) ne peut remplacer le glycose. Cependant, à l'obscurité, cette nourriture est un peu assimilée puisqu'au bout de trois mois sur tartrate de potassium (*Cystococcus Cladoniae pyxidatae*) la colonie avait atteint 2 mm. A la lumière, le développement n'est presque pas plus fort que sans addition d'acide organique. Ainsi pour ces gonidies les acides organiques sont une très mauvaise source de carbone.

On pourrait se demander si ces gonidies seraient des peptone-algues. Nous avons fait, en lumière et dans l'obscurité, des expériences à partir de combinaisons azotées organiques en comparaison avec des combinaisons inorganiques. Sans nourriture hydrocarbonée les algues végètent pauvrement sur tous les milieux. Nous avons expérimenté en ajoutant l'azote en raison de 0,5% de nitrate de potassium à une solution agarisée contenant la solution Detmer, au 1/3, sans azote. Soit nitrate de potassium 0,5 — nitrite de potassium 0,42 — glycocolle 0,37 — peptone 0,56. Ainsi l'azote organique n'arrive pas à lui seul à exciter au développement rapide et les combinaisons azotées organiques à fournir le carbone nécessaire.

Tout au contraire ces mêmes sources d'azote en combinaison avec le glycose soit pour le glycocolle soit pour la peptone, aux

<sup>1)</sup> Treboux, Organische Säuren als Kohlenstoff-Quelle bei Algen, Ber. d. Bot. Ges. XXIII (1905), 432.

mêmes concentrations d'azote, produisent un développement rapide. La colonie s'élève en monticule ridé et rugueux au-dessus du substratum. Les deux races se comportent sensiblement de même. Mais dans l'obscurité le développement est de moitié moins fort. Cette différence est surtout sensible dans la race extraite du *Cl. pyxidata* mais ce qui est bien significatif c'est que, toutes choses égales d'ailleurs, le nitrate de potassium en lumière ne provoque qu'un développement insignifiant atteignant à peine le quart de celui des cultures sur glycocolle ou peptone ; on voit ainsi clairement que les gonidies assimilent d'autant mieux l'azote que ce dernier est en combinaison dans des corps voisins des peptides. Le glycocolle et la peptone sont à peu près équivalents.

La conclusion est donc que, dans ces conditions de culture, les gonidies se comportent réellement comme des algues saprophytes. Il est vrai que la majorité de nos algues en culture pure font de même. Mais c'est sans doute que la plupart sont réellement saprophytes de préférence. Font exception : *Protococcus viridis* Ag., *Dictyosphaerium pulchellum* Ehrb., *Oscillatoria amphibia*.

Tout ceci parle en faveur de l'idée que les gonidies des *Cladonia* sont, au moins partiellement, des saprophytes. Faut-il admettre dès lors que les *Cladonia* par leur mycelium pourraient utiliser l'humus sur lequel ces lichens vivent ou les vieux troncs desquels ils tireraient une partie de leur nourriture et que, dans le consortium, les algues trouveraient des matières hydrocarbonées et des peptides à assimiler ?

Nous avons vu que la croissance n'est active en milieu agarisé qu'en présence du glycose. Il était intéressant de comparer la valeur nutritive de divers sucres, dans la lumière et dans l'obscurité. Toujours le glycose l'emporte sur le galactose, mais ce dernier vaut le double du saccharose, qui l'emporte à son tour sur le maltose. Dans l'obscurité, sur tous ces milieux, la croissance est beaucoup plus faible, surtout pour les sucres assimilables, glycose et galactose ; sur ces milieux la différence peut aller du simple au triple. Il y a encore une notable différence pour ce qui est du saccharose, tandis que le maltose étant très peu assimilé, il n'y a presque pas de différence entre les deux séries d'essais (lumière et obscurité). Il y a là un fait très intéressant, savoir que dans la lumière l'absorption des sucres et leur incorporation se font avec une beaucoup plus grande rapidité. On pourrait objecter à cette conclusion que la différence proviendrait de ce que, à la lumière, il y aurait, en plus, assimilation de l'acide carbonique. Mais cette objection n'est pas valable.<sup>1)</sup> Il suffit de comparer la crois-

<sup>1)</sup> Charpentier (Ann. de l'Institut Pasteur, 17 (1903), 369) a montré pour une algue verte (*Cystococcus* sp. non Naeg. non auct.) qu'en présence du glycose la photosynthèse est abolie ou ne joue qu'un rôle insignifiant. Nous avons nous-même fait faire des recherches analogues.

sance des colonies sans sucre et avec sucre pour reconnaître que l'appoint fourni par la photosynthèse, à partir de l'acide carbonique, est minime. On peut aussi s'en convaincre en comparant l'accroissement des colonies sur maltose, sucre peu assimilé, avec celui des colonies sur glycose. Ainsi tout converge vers cette solution que, dans les *Cladonia*, les gonidies sont capables non seulement de prendre l'azote sous une forme organique de préférence, mais que, dans la mesure du possible, le carbone, lui aussi, est pris de préférence à une source hydrocarbonée organique, plus particulièrement au glycose et au galactose.

Ce caractère de saprophyte préférentiel se traduit aussi dans la manière dont ces gonidies se comportent vis-à-vis de la gélatine. Celle-ci est fortement liquéfiée. La croissance sur ce milieu est aussi plus intense dans la lumière que dans l'obscurité. Il faut ajouter à ceci la différence déjà citée entre les mono- et les di-saccharides. Dans la mesure où le sucre est assimilable, la différence est que, sur ce milieu, la croissance est intense, plus intense que sur l'agar aux mêmes concentrations de sucre. L'addition de peptone de 0,2 à 1 % ne modifie guère la vitesse de croissance; la gélatine à elle seule est une source d'azote suffisante. Ici encore la couleur reste plus verte dans la lumière que dans l'obscurité. Dans l'obscurité, les colonies sont petites, pâles, atteignent à peine le tiers du diamètre de celles qui ont crû à la lumière. Tout au contraire, le nitrite de potassium en lumière empêche le développement, tandis que dans l'obscurité la colonie se développe un peu. Il est donc probable que, dans la lumière, il se forme des acides organiques qui dégagent l'acide nitreux. Nous avons alors comparé la valeur nutritive des nitrates, des nitrites et du chlorure d'ammonium à la dose de 0,1 — 0,2 — 0,5 % pour 2 % de glycose additionné au Detmer 1/3 sans azote. Le résultat est que, à toute dose, le nitrite de potassium, dans la lumière, est un poison qui, de bonne heure, pour les concentrations fortes (0,42 %), plus tard pour les concentrations plus faibles, tue la colonie. Dans l'obscurité, les colonies s'accroissent peu, mais elles se maintiennent vivantes.

Le chlorure d'ammonium l'emporte de beaucoup comme source d'azote comparée au nitrate et au nitrite.

Si, maintenant, je compare les résultats obtenus (voir plus loin) à partir des trois catégories de gonidies que j'ai étudiées, celles d'un lichen saxicole, le *Verrucaria nigrescens* Ach., d'un lichen terricole foliacé comme les *Solorina crocea* Ach. et *S. saccata* Ach., et d'un lichen éclectique, mais plutôt terricole et fruticuleux comme *Cladonia pyxidata* Ach. ou *C. furcata* Ach., on verra que chaque type a sa physiologie propre.

1<sup>o</sup> La gonidie des *Verrucaria*, le *Coccobotrys Verrucariae* ne peut se développer dans l'obscurité ou s'y développe très mal, ce que

peuvent cependant faire les gonidies des *Solorina* quand on leur fournit des substances hydrocarbonées. Ceci semble en rapport avec la biologie du lichen *Verrucaria*, lequel est exposé sur son rocher à la lumière directe.

2<sup>o</sup> Le *Coccobotrys Verrucariae* se décolore rapidement dans la lumière si on lui fournit une réserve sucrée (glycose 2 %), ce qui n'arrive que très tardivement chez *Cystococcus Cladoniae* et chez les *Coccomyxa Solorinae* et cependant, chez les deux derniers, l'assimilation du glycose se fait avec intensité, ce qui est exprimé par les luxuriantes cultures sur agar-glycose comparées à ce qu'elles sont sur agar nutritif sans glycose. On voit clairement par ceci que la gonidie des *Verrucaria*, tout en étant disposée au saprophytisme, en souffre rapidement, qu'elle est construite pour supporter une alimentation moins riche. Ceci correspond bien à son mode de développement sur les rochers et dans la pierre. Pour les deux autres qui, par leur biologie dans un lichen d'humus comme le *Solorina* ou de terre de bruyère ou de terre acide, sont habituellement mises en contact avec un substratum plus riche en matières organiques, le résultat des expériences montre que la nourriture hydrocarbonée et l'azote organique leur conviennent particulièrement.

Il y a dès lors tout un programme d'études à entreprendre sur la physiologie des lichens. Considérés pendant longtemps comme des êtres résultant d'une symbiose mutualiste, l'algue fournissant le carbone et le mycète des sels et l'eau, on les a aussi plus tard supposés constituer une symbiose imparfaite, dans laquelle l'algue fournirait peu de chose et vivrait plus ou moins en saprophyte sur un saprophyte proprement dit. Malheureusement, les raisons données par M. Tobler à l'appui de cette théorie ne sont pas suffisantes. Ce sont des suggestions qui n'ont pas été vérifiées à propos de cultures contrôlables. On peut cependant, de ces observations, retenir ceci, c'est que lui-même et divers auteurs ont réussi à cultiver de petits thalles de lichen en saprophytisme. Je laisse de côté comme inutile la discussion sur les essais de synthèses supposées qui, fussent-elles prouvées, ne signifieraient rien pour la résolution des problèmes précis qui doivent être soulevés. La question précise est en effet de savoir si, dans le consortium du lichen, l'algue assimile normalement ou si, dans ce consortium, elle trouve seulement un asile; si elle s'y comporte comme les algues épiphyttes ou épiphytes dont il a déjà été question, c'est-à-dire en saprophyte facultatif et même préférentiel. Mais tout cela est affaire non de raisonnement, mais d'expérimentation. Si tel était le cas, il faudrait alors se demander quel pourrait être le rôle de l'algue dans le lichen, dans le consortium! On pourrait supposer que le lichen

saprophyte fonctionnerait, à la façon d'une éponge par sa capillarité et aussi par son pouvoir osmotique, pour absorber les extraits d'humus ou d'écorce; il aurait le pouvoir d'en élaborer une partie. Mais l'algue, la gonidie, par sa chlorophylle, dans la lumière, serait capable d'élaborer, à partir de ces sèves brutes, des matières utilisables par le mycète. Il faudrait examiner aussi la rapidité de croissance du lichen. On trouverait sans doute que la lenteur de croissance bien connue de ces plantes est en rapport avec la nutrition mauvaise et peu abondante. Voici quelques considérations qui feraient douter du pouvoir intense d'assimilation des gonidies en ce qui concerne l'anhydride carbonique. Sont-elles réellement capables non seulement de s'assurer ainsi la nourriture hydrocarbonée nécessaire, mais aussi de transmettre l'excès du sucre fabriqué au mycète incolore?

Les gonidies des lichens cultivées sur des milieux inorganiques se multiplient très lentement; elles assimilent donc très peu; elles ne foisonnent qu'en présence de matières hydrocarbonées assimilables, glycose, galactose, glycose-peptone. Pour comprendre que, dans le consortium, les gonidies auraient un effet nutritif important, il faudrait supposer, ce qui n'est pas encore prouvé, qu'en consortium, sous l'excitation du mycète-lichen les gonidies, élaboreraient par photosynthèse, des substances hydrocarbonées en excès et abandonneraient la majeure partie de ces réserves au mycélium incolore, lequel, vis-à-vis de la plante verte, se comporterait comme un parasite. Ce serait la théorie classique de la symbiose. Mais elle n'est pas plus prouvée que la théorie qui admet, en dehors de la photosynthèse, la participation des cellules vertes à l'élaboration des matières absorbées par le mycète en raison de son saprophytisme sur le substratum.

Cette théorie de l'intervention des gonidies comme cellules saprophytes peut trouver aussi un appui dans le fait qu'elles présentent un caractère nettement saprophyte sur milieux agarisés. Les algues non saprophytes, comme le *Protococcus viridis* Ag. (*Pleurococcus Naegelei* Chod.), le *Monodus ovalis* Chod., le *Dictyosphaerium pulchellum* Ehrb., l'*Oscillatoria amphibia*, sont à peine avantagées par l'addition des sucres. Même l'*Oscillatoria amphibia*, ne peut se développer si on lui offre du glycose. Ce n'est donc pas un caractère général des algues en culture pure de préférer la nourriture organique hydrocarbonée à l'acide carbonique.

Sachant que les gonidies des lichens ont une préférence si marquée pour une nourriture organique et que, sur les milieux purement minéraux leur croissance est si lente, il y a lieu de prouver qu'en symbiose ou en consortium elles peuvent assimiler en excès l'acide carbonique au profit du mycète-lichen; la théorie qui fait des lichens

des plantes autophytes à système assimilateur, comparable aux appareils chlorophyllés des plantes supérieures demande à être vérifiée par des expériences décisives!

Comme on le voit, il y a là des problèmes intéressants à résoudre; il me suffit pour le moment d'avoir montré sur quelle faible base expérimentale repose toute la théorie physiologique de la symbiose mutualiste des lichens. N'oublions pas en effet que les lichens ont des rhizoïdes et que leur biologie serait bien incompréhensible sans la supposition qu'au moyen des rhizoïdes la sève brute minérale est absorbée à leur profit. Faut-il dès lors supposer que cette sève ne contiendrait que des sels minéraux et que le mycète renoncerait à se comporter comme ceux de sa race, c'est-à-dire comme un champignon? Cela est peu probable. Tout ce qu'on peut dire c'est que le système des rhizoïdes étant peu développé, la croissance du lichen ne peut être que lente. J'essayerai dans un avenir que j'espère peu éloigné de résoudre expérimentalement cette intéressante question.

Les gonidies du *Cl. furcata* Ach. (n° 60) et du *Cl. pyxidata* Ach. (n° 63) paraissent identiques sous le microscope. Leurs cellules sur milieux sucrés et sur milieux sucre et peptone sont en moyenne plus grandes que dans les lichens auxquels elles appartiennent. Soit sur les milieux sucrés, soit sur les milieux glycose et peptone le chromatophore reste visible et garde la même apparence que dans le lichen (fig. 163—166). Grâce à la production abondante des spores il y a dans les cultures des cellules de dimension très variée. Il se forme parfois même d'immenses sporanges, surtout sur les milieux sucrés (fig. 166). Le nombre des spores varie de 2 à 32 et s'élève même beaucoup plus haut. Le plus souvent ces spores sont uniformes mais on trouve aussi des sporanges à spores très inégales. Je n'ai cependant jamais rencontré de vrai cloisonnement. La position des spores dans le sporange et leur persistance en tétraèdre plus ou moins persistant comme cela a lieu dans le *Cystococcus maximus* Chod. ne se rencontre qu'excessivement rarement. Les zoosporanges sont caractérisés par la disparition des pyrénoïdes au cours de leur maturation et par les granulations fines de leur contenu. Les zoospores, très petites, sont pâles et très fragiles. Je n'ai pas trouvé de gamètes.

Comme il a été dit plus haut, je n'ai pas su trouver de différence morphologique essentielle entre les gonidies du *Cladonia pyxidata* et celles du *Cladonia furcata*. (Fig. 163 et fig. 144—166.) Peut-être celles du *C. pyxidata* se montrent-elles un peu plus irrégulières. Dans le lichen il s'en faut de beaucoup que les gonidies soient toutes sphériques. Leur dimension varie aussi beaucoup. On conçoit dès lors qu'il soit difficile de décrire les différences morphologiques

qui sépareraient les deux races, s'il en est d'essentielles. En effet l'amplitude de variation est si grande qu'on ne sait comment saisir un caractère différentiel.

J'ai obtenu aussi (n° 129 de la Collection) une seconde gonidie du *Cl. fimbriata* Ach., mais comme je n'ai pu encore la cultiver d'une manière comparative avec la suivante; je ne saurais dire si elle constitue ou non une race spéciale. D'autre part j'ai réussi par un nouveau triage à isoler des gonidies du *Cladonia pyxidata* provenant d'une autre localité (n° 106). Ici les cellules sont plus irrégulièrement arrondies que dans le n° 63 (fig. 165—166). Il y a probablement plusieurs espèces élémentaires de gonidies de ce type!

***Cystococcus irregularis* Chod. (nov. spec.).**

Cette espèce isolée de *Cladonia fimbriata* Ach. (n° 105 de la Collection) se marque particulièrement par l'irrégularité des cellules lesquelles sont moins uniformément arrondies. Il y a dans des cultures beaucoup de cellules pyriformes, ellipsoïdes. Le chromatophore étoilé est assez irrégulier. La multiplication s'y fait par spores de grandeur variable peu nombreuses ou très nombreuses; les dimensions observées sont 1,5—15  $\mu$ . (fig. 167).

Les colonies sur agar-glycose, au bout de trois mois sont comme des peaux ridées, chagrinées, d'un vert peu foncé. Comparées à celles du *Cystococcus Cladoniae* Chod., dans le même temps et dans les mêmes conditions, elles en diffèrent très nettement par le fait que tandis que les autres forment des monticules profondément sillonnés à grosses nervures, celles-ci sont en peaux qui s'étendent latéralement et dont le centre seulement se plisse et se ride irrégulièrement. Leur couleur est aussi moins foncée. Il s'agit certainement d'un type bien distinct.

Ces *Cystococcus* semblent donc constituer des races ou espèces assez nombreuses. Il y a beaucoup de lichens qui portent des gonidies de ce type. Ainsi par exemple les *Toninia* que j'ai examinés plus particulièrement (fig. 162). A mesure qu'on avancera on trouvera de nouvelles espèces de *Cystococcus*. Une question intéressante serait de savoir si à chaque différence dans la gonidie correspond une autre symbiose, un autre consortium; si par exemple les *Cystococcus* des

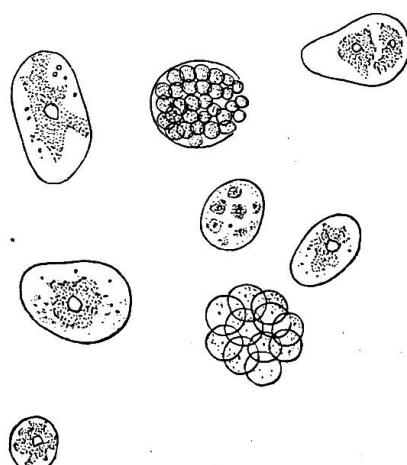


Fig. 167. *Cystococcus irregularis* (gonidie du *Cladonia fimbriata*). Voir la grande irrégularité des cellules isolées; groupe de spores. 800  $\times$ .

*Cladonia* pourraient être gonidies de *Toninia* et vice versa. Quoi qu'en disent les traités de botanique, ce point n'est pas résolu. J'ai déjà obtenu deux races distinctes extraites du *Cl. pyxidata*. On verra plus loin qu'il est d'autres *Cystococcus* qui vivent en épiphytes. Peut-être les gonidies de certains lichens occasionnellement épiphytes sur d'autres lichens sont triées lorsqu'on cherche à obtenir les gonidies spécifiques de ces derniers, ainsi *Cystococcus cohaerens* Chod., *C. maximus* Chod. dont il va être question ci-après. Rappelons d'ailleurs toute l'incertitude qui règne dans la systématique des espèces de lichens et plus particulièrement des espèces de *Cladonia*

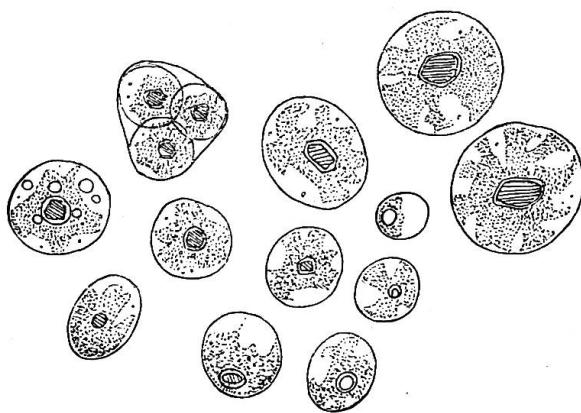


Fig. 168. *Cystococcus cohaerens* Chod. Cellules isolées. Culture sur agar-glycose. 1500—1800  $\times$ .

dont le polymorphisme est excessif. Il y a là, au point de vue expérimental, tout un programme à exécuter.

#### *Cystococcus cohaerens* Chod. (nov. spec.).

Cette espèce (n° 103 de la Collection) a été isolée par moi à partir d'un triage qui avait pour but d'obtenir les gonidies du lichen *Verrucaria myriocarpa* Hepp., dont les cellules vertes appartiennent au genre *Coccobotrys* Chod. Elle diffère des deux *Cystococcus Cladoniae* I et II

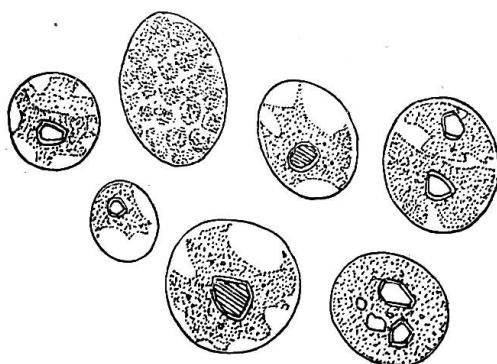


Fig. 169. *Cystococcus cohaerens* Chod. Comme fig. 168.

par ses cellules en moyenne plus petites et surtout par le fait que les cellules mères restent singulièrement cohérentes même après l'émission des spores. Sur le milieu agar-glycose la culture s'étend en formant une peau épaisse qu'il est difficile de briser au moyen du fil de platine (fig. 51, Pl. IX). Le chromatophore est en plaque centrale, échancrée d'un côté, découpée au bord par

des incisions profondes. Le pyrénoïde est gros ; il y a parfois plusieurs pyrénoïdes. Les dimensions sont pour les plus grosses cellules 8/8, 10/10, 4/4, 2/2  $\mu$  (fig. 168—170).

Les zoospores qui se forment nombreuses dans de grosses cellules (zoosporanges) arrondies sont pâles, en forme de spatule, élargies en arrière et aplatis de telle façon que vues de face elles paraissent oblongues ovales, apiculées et, de profil, linéaires un peu courbées. Le chromatophore de couleur pâle est situé en arrière; il est en forme de petite plaque; les deux cils sont égaux (fig. 170). Comparé au *Cystococcus Cladoniae pyxidatae* (n° 106 de la Collection) le *Cystococcus cohaerens* Chod. en diffère essentiellement par la compacité des cultures, qui forment sur agar-glycose des croûtes lesquelles s'étendent se festonnant et relevant un peu les bords de leur thalle, qui est déprimé et brillant, tandis que dans l'autre espèce les colonies sont irrégulières, dressées, granuleuses non brillantes et les cellules sporanges non cohérentes.

Au microscope, au bout du même temps et sur le même milieu, les cellules du *C. cohaerens* Chod. sont en moyenne deux fois plus petites que celles du *C. Cladoniae pyxidatae* (106) soit que ses sporanges se vident plus facilement soit que sur ce milieu les spores se forment plus rapidement.

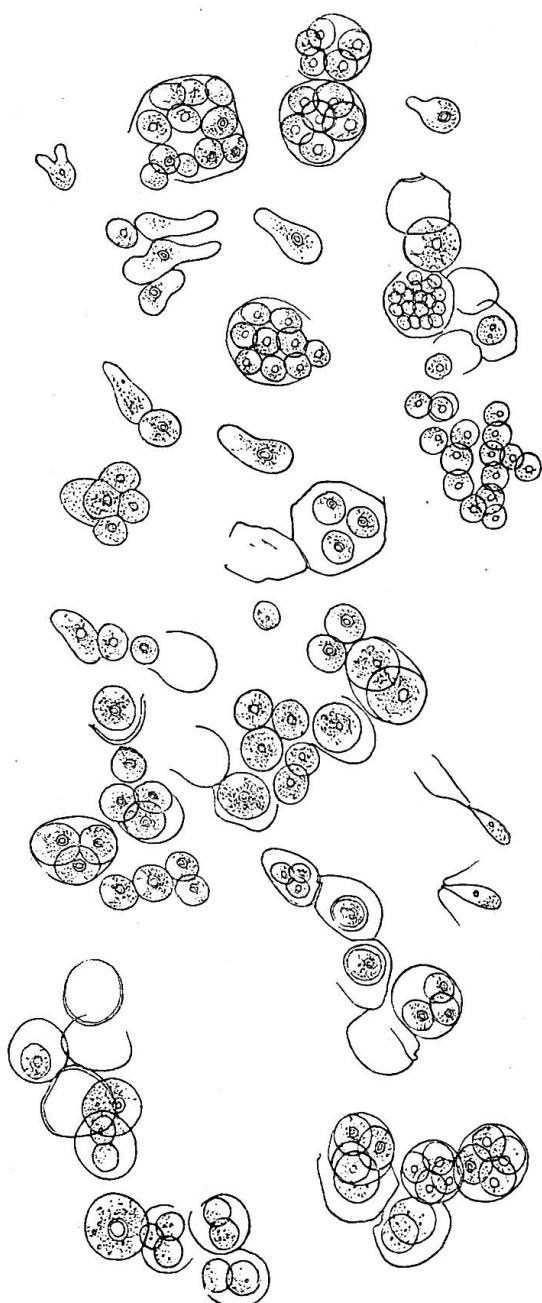


Fig. 170. *Cystococcus cohaerens* Chod.  
On voit les cellules qui restent plus ou moins unies par les membranes; spores variées; petits groupes pleurococcoïdes; cellules munies d'un processus, commencement de filament!

800 ×,

#### *Cystococcus maximus* Chod. (nov. spec.).

Isolé d'un triage de gonidies du *Verrucaria purpurascens* DC. ce *Cystococcus* qui est accidentellement épiphyte sur ce lichen se fait

remarquer par la grosseur de ses cellules, par la formation abondante de groupes botryoïdes de cellules du type décrit précédemment pour le *Pleurococcus vulgaris* (fig. 171 et 172). L'étude détaillée de cette forme isolée récemment sera faite ultérieurement; elle produit assez facilement des zoospores. Les colonies sur agar-glycose atteignent au bout de trois

mois 8 mm au plus de diamètre. Elles ne forment pas comme celles du *C. Cladoniae* Chod. des monticules profondément et grossièrement vidés, ni des peaux ridées, comme le *C. cohaerens* Chod. ou le *C. irregularis* Chod., mais des boutons un peu irréguliers qui s'élèvent au-dessus du substratum, à éclat humide et à surface chagrinée; ainsi chaque espèce a sa morphologie coloniale, sociale particulière. Mais comme l'examen des gonidies «in situ» indique pour le *Verrucaria purpurascens* DC. des cel-

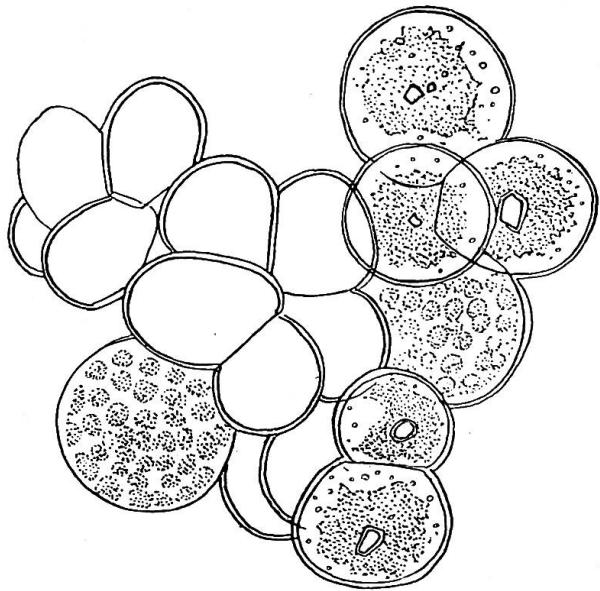


Fig. 171. *Cystococcus maximus* Chod. Groupes pleurococcoïdes. Culture sur agar-glycose. 800  $\times$ .

lules qui appartiennent certainement au genre *Coccobotrys*, il faut supposer que ce *Cystococcus* ou bien vit en épiphyte ou bien est échappé d'une symbiose lichénique à déterminer. Dimensions: 22/22, 22/25, 26/26  $\mu$ ; groupes pleurococcoïdes: 30/35, 30/30  $\mu$  etc.

### Chlorococcum Fries.<sup>1)</sup>

Ce genre a été compris bien différemment par les divers algologues. Je l'ai retenu dans le sens que lui a donné Artari dans son Mémoire intitulé «Untersuchungen über die Entwicklung und Systematik einiger Protococcoiden».

Cet auteur a en particulier décrit sous le nom de *Chlorococcum infusionum* Menegh., une plante déjà étudiée par Famintzin<sup>2)</sup>. C'est un genre de Cystosporées à zoospores biciliées, qui ne diffère du genre *Cystococcus* que par son chromatophore qui n'est pas en étoile mais qui, dans des cellules arrondies, forme une espèce de cloche. Artari

<sup>1)</sup> Fries, E. *Systema orbis vegetabilis*, Pars I. Lund (1825), 356.

<sup>2)</sup> Famintzin, *Die anorganischen Salze, Mélanges biologiques*, St-Petersbourg. 7 (1871).