

Zeitschrift: Bulletin de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 21 (1929-1930)
Heft: 1

Artikel: Recherches expérimentales sur les gonidies des lichens appartenant aux genres Parmelia et Cladonia
Autor: Jaag, Otto
Kapitel: III^{me} partie
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099557>

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: 17.04.2026

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

III^{me} PARTIE

§ 1. NOUVELLE SÉRIE D'INOCULATIONS

Quoiqu'un grand nombre des problèmes les plus intéressants eussent pu être abordés avec les gonidies dont il a été question dans la deuxième partie de ce travail, il m'a semblé préférable de trier les gonidies de quelques autres espèces du genre *Parmelia* ; j'ai pu examiner ainsi leur spécificité, de même que les ressemblances qui existent soit entre elles, soit dans leurs rapports avec les gonidies des deux groupes précédemment décrits. Les problèmes suivants se sont posés :

1. D'autres gonidies provenant de différentes espèces du genre *Parmelia* sont-elles identiques entre elles ou représentent-elles, au contraire, des espèces, sous-espèces ou variétés spécifiques ?

2. Entrent-elles par leurs caractères dans le groupe formé par les deux gonidies de *Parmelia* no 349 et n° 350, que j'avais établi auparavant, ou y a-t-il, au contraire, parmi elles de nouveaux types, qui sortent des deux groupes précités ?

3. Les gonidies provenant d'un même thalle lichénique sont-elles identiques entre elles ?

C'est dans le but d'aborder ces questions que j'ai réalisé, au début de janvier 1928, une nouvelle série d'inoculations de gonidies. Tandis que d'entre deux mille gonidies que j'avais inoculées, durant l'été de l'année précédente, aucune ne s'était développée, ce nouveau triage au contraire fut couronné de succès. Parmi le millier de germes uniques que j'avais transportés par la méthode du micromanipulateur dans des milieux nutritifs artificiels, 177 donnaient des cultures absolument pures. Ces gonidies avaient été ensemencées en partie dans un milieu de Detmer 1/3 agarisé et en partie dans un même milieu additionné de 2% de glucose. Les deux sortes de milieux ont donné des cultures, à savoir : le milieu sans sucre, 44 colonies, le milieu sucré, 133 colonies.

Ces gonidies provenaient des lichens suivants :

1. *Parmelia caperata* L. récolté sur un Frêne à Saint-Cergue (canton de Vaud), altitude 1450 m.

32 colonies, dont 30 en milieu sucré, 2 en milieu minéral.

2. *Parmelia caperata* L. récolté sur un cerisier dans le Lieblosental à Beringen (canton de Schaffhouse), altitude 410 m.

8 colonies dont toutes en milieu sucré.

3. *Parmelia saxatilis* L. récolté sur un hêtre au-dessous du sommet de la Dôle (canton de Vaud), altitude 1540 m.

72 colonies dont 61 sur milieu sucré, 11 en milieu minéral.

4. *Parmelia sulcata* Tayl. récolté sur un sapin au-dessous du sommet de la Dôle (canton de Vaud), altitude 1540 m.

21 colonies dont 20 en milieu sucré, 1 en milieu minéral.

5. *Parmelia saxatilis* L. récolté sur un chêne au bois de la Bâtie, Genève, altitude 420 m.

18 colonies dont 9 en milieu sucré, 9 en milieu minéral.

6. *Parmelia scortea* récolté sur un poirier au pied du Biberich à Beringen (canton de Schaffhouse), altitude 410 m.

29 colonies, dont 21 en milieu sucré, 8 en milieu minéral.

7. *Parmelia acetabulum* (Neck.) récolté sur un sapin à la Dôle (canton de Vaud), altitude 1500 m.

12 colonies dont 3 en milieu sucré, 9 en milieu minéral.

8. *Parmelia acetabulum* (Neck.) récolté sur un maronnier au bois de la Bâtie, Genève, altitude 420 m.

14 colonies dont 10 en milieu sucré, 4 en milieu minéral.

J'ai repiqué toutes les nouvelles colonies dans les milieux habituels à savoir 1/3 Detmer agarisé et 1/3 Detmer agarisé additionné de 2% de glucose. J'aiensemencé en même temps les mêmes milieux nutritifs avec différentes gonidies de *Cladonia* et anciennes gonidies de *Parmelia*. Puis j'ai exposé ces cultures dans la salle de physiologie à la lumière diffuse.

Cette série de cultures me donna déjà une réponse affirmative concernant les trois questions que je m'étais posées au début.

1. *Spécificité des nouvelles gonidies.* — Sans consulter les étiquettes collées sur chaque flacon, il n'était pas difficile de reconnaître, au premier coup d'œil, les flacons appartenant à des gonidies de même provenance. Mais les groupes de cultures des gonidies provenant de différents thalles présentaient des aspects différents. En groupant les colonies d'après leur ressemblance, on obtenait autant de groupes que de thalles, qui avaient fourni les gonidies. La nouvelle série confirma donc entièrement le résultat, que j'avais obtenu auparavant, à savoir que chaque espèce lichénique possède sa

gonidie spécifique, mais de plus, que la spécificité des gonidies ne s'arrête pas à l'espèce, mais que les individus d'une même espèce peuvent contenir des gonidies spécifiques selon la région où elles ont été récoltées.

2. *Groupes de gonidies de Cladonia et de Parmelia.* — Toutes les nouvelles gonidies, bien que spécifiques entre elles, formaient avec les deux anciennes gonidies de *Parmelia*, un groupe qui s'opposait nettement au groupe des gonidies de *Cladonia*. Les colonies de ces dernières manifestaient une croissance plus rapide que les colonies des premières et la couleur des gonidies du groupe de *Parmelia* était plus foncée que celle des gonidies de *Cladonia*. Il existe dès lors une spécificité d'ordre supérieur entre les gonidies des deux genres *Parmelia* et *Cladonia*.

3. *Les gonidies provenant d'un même thalle.* — En examinant les cultures de nombreuses gonidies retirées d'un même thalle, aucune différence ne pouvait être constatée entre elles. Elles étaient identiques par la forme, la grandeur et la couleur des colonies. En étendant cet examen aux gonidies provenant d'autres thalles, le résultat a été partout le même. Les gonidies d'un même thalle sont donc pratiquement identiques.

Ces trois constatations renfermaient tout un programme de travail. Il s'agissait dès lors de vérifier la justesse des conclusions au moyen d'autres expériences et surtout d'approfondir nos connaissances sur la spécificité des nouvelles gonidies d'une part entre elles et, d'autre part, par rapport aux gonidies anciennes.

Les prochaines pages rendent compte des expériences que j'ai faites dans cette intention.

§ 2. ETUDE CONCERNANT L'IDENTITÉ DES GONIDIES DANS UN THALLE DE LICHEN

Il résulte des toutes premières expériences que j'ai faites, ainsi que de celles décrites dans le chapitre précédent, que les gonidies provenant d'un même thalle sont identiques. Il s'agit maintenant de vérifier au moyen de nouvelles expériences si cette identité se maintiendra et si elle continuera à se manifester dans des conditions de vie variées.

J'ai repiqué toutes ces colonies dans les milieux suivants :

- A. Solution de Detmer 1/3 additionnée de 2% de glucose.
- B. Solution de Detmer 1/3 solidifiée par l'agar-agar.

C. Solution de Detmer 1/3 solidifiée et additionnée de 2% de glucose.

Les deux premières séries furent exposées à la lumière diffuse dans le laboratoire de physiologie. La troisième série fut exposée en plus dans le frigidaire à une température constante de 5°.

En plus de ces cultures j'ai inoculé simultanément dans le même flacon du matériel provenant de cinq gonidies différentes mais retirées d'un même thalle et j'ai fait ces cultures avec toutes mes gonidies. Après les avoir poursuivies durant sept mois j'ai obtenu le résultat suivant : dans tous les cas de l'expérience, toutes les gonidies provenant d'un même thalle sont identiques ; je n'ai pas pu déceler la moindre différence entre elles, ni par l'inspection macroscopique des colonies, ni par l'inspection microscopique des cellules.

H. WARÉN est arrivé au même résultat avec ses gonidies, il dit en effet :

« Es mag hier noch gang kurz hinzugefügt werden, dass verschiedene Gonidien-Individuen von demselben Flechten-Exemplare sich identisch erwiesen (z. B. bei *Xanthoria parietina*) ».

Les photographies n° 1-7 Planche III montrent plusieurs colonies, chacune dérivée d'une gonidie différente mais qui proviennent d'une même thalle de lichen.

Le matériel d'inoculation dont je me suis servi dans mes expériences provenait toujours de cultures développées en milieu de 1/3 Detmer additionné de 2% de glucose. Ayant constaté la facilité avec laquelle toutes les gonidies se développent en milieu sucré, je me suis posé cette question : Les gonidies peuvent-elles s'adapter en peu de temps, à une vie en saprophyte, alors qu'en sortant du lichen elles avaient encore la faculté d'assimiler le carbone par photosynthèse. Les colonies qui résultaient des nouvelles inoculations du printemps 1928, et en particulier celles obtenues en milieu non sucré, se prêtaient particulièrement bien à cette étude.

J'ai repiqué ces cultures sur de nouveaux milieux également dépourvus de sucre et je les ai poursuivies durant 8 mois. Le résultat fut le suivant : le développement en milieu dépourvu de sucre fut très lent. Les gonidies cultivées dès leur isolement et pendant plusieurs générations en milieu dépourvu de sucre se comportent d'une manière égale à celles qui ont été inoculées dans ce milieu après avoir végété pendant plusieurs générations dans des solutions sucrées.

§ 3. LE DÉVELOPPEMENT DES GONIDIES EN FONCTION DE LA TEMPERATURE

Vu les divers succès et insuccès que j'avais obtenus au cours de mes triages et expériences, il n'y a pas de doute que les gonidies se développent plus péniblement en été qu'en hiver. J'ai constaté ce fait accidentellement sans avoir posé le problème. Ces observations n'auraient donc pas suffi pour en tirer des conclusions capables de projeter de la lumière sur le problème de la physiologie des gonidies. Et pourtant, le phénomène me parut d'une trop grande importance pour ne pas être étudié de plus près.

Plusieurs facteurs pouvaient être soupçonnés d'avoir empêché le développement des gonidies en été :

1. La lumière plus intense qu'en hiver.
2. La température plus élevée.
3. Un repos dans la croissance dû à la saison.

PAULSON and HASTINGS (26) avaient déjà observé dans la nature que la multiplication des gonidies dans le thalle du lichen a lieu surtout au printemps. Ces auteurs disent en effet :

« Lichens are probably of their most active period of growth in the south eastern part of this country during the early month of the year, for it has been found by us that the process of multiplication of the algal cells is exceedingly active during that season of the year so much is this the case that in growing portions of the thallus the number of gonidia undergoing change is so great, that full rised cells in a vegetative strate are comparatively few. — We regard the formation of daughter cells as a perfectly natural process taking place abundantly at a definite period of the year. — The great activity in the formation of spores at a certain definite season of the year leads as to the conclusion that the formation of spores corresponds to the similar process that takes place when isolated gonidia are cultivated upon agar-glucose ».

Le problème est donc le suivant : trouver par des expériences menées avec méthode les façons de se comporter des gonidies vis-à-vis de la chaleur, de la lumière et de l'humidité.

J'aiensemencé le même jour des milieux en vue de toute une série d'expériences. Cela ne m'empêchait pas de suivre le développement séparé de chacune des cultures, mais de les comparer les

unes aux autres et celà sous les meilleures conditions. Voici la série des expériences que je commençais le 29 mai 1928.

A. *Cultures exposées dans l'étuve à une température constante de 29° C.* (Laboratoire de Microbiologie de l'Institut de botanique).

a. en milieu liquide

α solution de Detmer $\frac{1}{3}$; 1. à la lumière diffuse.

β solution de Detmer $\frac{1}{3}$

additionné de glucose 2 % 1. à la lumière diffuse

2. à l'obscurité.

b. en milieu solidifié par l'agar-agar (1,3 %).

α Detmer $\frac{1}{3}$ 1. à la lumière diffuse.

β Detmer $\frac{1}{3}$ additionné de 1. à la lumière diffuse

Glucose 2 % 2. à l'obscurité..

B. *Cultures exposées dans l'étuve à une température constante de 23° C.* (Laboratoire annexe de Microbiologie).

a. en milieu liquide.

α Detmer $\frac{1}{3}$ additionné de glucose 2% à l'obscurité.

b. en milieu solidifié par l'agar-agar (1,3%).

α Detmer $\frac{1}{3}$ avec glucose 2%, à l'obscurité.

C. *Cultures exposées dans le frigidaire à une température constante de 5° C.*

Toutes les solutions de Detmer $\frac{1}{3}$ étaient solidifiées par l'agar et additionnées de 2% de glucose :

1. à la lumière diffuse.

2. à l'obscurité.

D. *Cultures exposées dans le frigidaire à une température constante de 1° C.*

Tous les milieux étaient solidifiés par l'agar et additionnées de 2% de glucose ; ils étaient dans la lumière diffuse.

Les résultats que j'ai notés le 25 octobre donc après 21 semaines sont les suivants :

1. *A la température constante de 29°* : Il n'y avait dans aucun des flacons le moindre indice d'un développement. Dans les milieux solidifiés, la faible quantité de matériel que j'avais inoculé était encore visible au sommet de la piqûre, elle était entièrement déco-

lorée. Le résultat était le même dans les milieux solidifiés et liquides soit à l'obscurité soit à la lumière diffuse.

2. *A la température constante de 23°* : le résultat ne fut pas meilleur que dans la série précédente : point de développement ; point de différence entre les cultures liquides et en milieu solidifié. La matière verte inoculée au début de l'expérience avait pris une teinte grise et n'était pas entièrement décolorée.

3. *Dans le frigidaire à une température constante de 5°* : le développement fut vigoureux et rapide. La gonidie n° 358 seule fit exception à cette règle. Mais ce n'est pas du tout surprenant : dans toutes les expériences que j'avais entreprises auparavant je n'avais pu maintenir cette espèce qu'avec peine. Cette gonidie manifestait, dès le début, une croissance extrêmement lente et, dans la plupart des expériences, je ne pouvais l'utiliser faute de matériel d'inoculation. Les autres gonidies, sans exception, manifestaient une bonne croissance dès les premiers jours et les cultures exposées dans le frigidaire étaient les plus vigoureuses que j'aie jamais obtenues. Même le n° 356 qui toujours allait de pair avec le n° 358, dans les autres expériences et qui, lui aussi, était caractérisé par une croissance si lente, cette gonidie formait dans le frigidaire des colonies considérables atteignant un diamètre moyen de 10 mm. Cette espèce ne changeait cependant pas de nature. Elle conservait sa croissance lente et après 9 mois encore elle possédait les colonies les plus petites.

Une différence de couleur entre les diverses espèces n'était guère visible. Toutes les cultures étaient d'une teinte vert foncé et d'un aspect frais et humide. La morphologie coloniale si caractéristique pour les différentes gonidies était peu nette, du moins pendant les trois premières semaines. Mais à partir de la quatrième semaine les formes caractéristiques des colonies apparurent avec une netteté remarquable. Les formes les plus faciles à reconnaître étaient les n° 355 puis 353, 379, 351 et enfin 358. Ce n'est que plus tard que les n°s 349, 350, 354, 352 atteignaient leur morphologie nette. Dans toutes les séries de milieux j'avais inoculé isolément les différentes gonidies dans les flacons (3 cultures parallèles pour chacune). Mais dans cette série-ci, j'avais, en plus, ensemencé en même temps trois grands flacons simultanément avec toutes les gonidies que j'avais à ma disposition. Après 7 mois, j'ai noté le résultat suivant : toutes les gonidies donnaient des colonies d'une teinte vert-fonce

et d'un aspect frais et humide analogues aux cultures correspondantes, ensemencées isolément dans des flacons. Mais la morphologie coloniale était indistincte, de sorte qu'il était difficile de reconnaître les différentes formes par leur aspect macroscopique. Cependant la masse de cellules formées (c'est-à-dire la grandeur des colonies) était très différente. Dans chacun des flacons trois colonies étaient plus grandes que les autres. Celles-ci représentaient les gonidies n^{os} 60, 104 et 105 appartenant toutes au genre *Cladonia*; les autres colonies, toutes plus petites, étaient les gonidies du genre *Parmelia*. (Planche VI, fig. 2.)

4. *Dans le frigidaire à une température constante de 1° C.* — Un développement avait lieu dans tous les flacons; cependant la croissance avait été très lente, à tel point que les colonies après 7 mois encore étaient si petites, qu'il n'était pas possible de distinguer les différentes espèces de gonidies les unes des autres. Les dimensions que les colonies avaient atteintes après 5 mois étaient de 2-5 mm. comme diamètre moyen. Mais ici également toutes les colonies étaient d'un beau vert foncé et d'un aspect frais et humide; la gonidie n^o 358 seule ne s'était pas développée. Durant 7 mois j'ai surveillé soigneusement le frigidaire de sorte que la température restait constante. Mais plus tard je ne m'en occupai plus, tout en y laissant les cultures. Il arriva alors de nombreuses fois que la température descendit au-dessous de 0°. Tous les milieux furent alors gelés et la paroi inférieure des flacons fut couverte de cristaux de glace. Mais tous ces changements de température n'empêchaient point le développement des gonidies. Celles-ci supportaient sans dommage cette alternance de gel et de dégel et elles conservaient leur couleur et leur aspect bien portant. En examinant les gonidies sous le microscope je les ai vues se multiplier par autospores et par zoospores. Inoculées sur de nouveaux milieux elles se développaient aussi bien que les cultures qui n'avaient pas été exposées à cette basse température.

J'examinai toutes les colonies cultivées dans le frigidaire; en voici le résultat :

Quant à l'aspect de ces cellules on peut distinguer celles du genre *Cladonia* de celles du genre *Parmelia*. Les premières se présentent sous une forme plus ou moins ovale, les autres sous une forme sphérique. Le chromatophore des premières est moins nettement contourné que celui des dernières et la couleur est d'un

vert moins vif dans les gonidies du genre *Cladonia* que dans celles du genre *Parmelia*. Mais à part cela il n'est pas possible de différencier les gonidies.

Les divers éléments contenus dans les cellules (noyau, nucléole, chromatophore, pyrénolide) sont en général bien visibles dans les cultures développées dans le frigidaire. Dans les cultures exposées à la température constante de 1 degré, j'ai remarqué par contre que le chromatophore peut avoir la forme la plus variée; il peut se présenter sous une forme étoilée, trapézoïde, triangulaire, circulaire, il est souvent de forme irrégulière. Les contours sont très nets. Le plus souvent le pourtour du chromatophore n'atteint pas la membrane cellulaire, ce dernier n'occupe au contraire fréquemment qu'une partie de la cellule; il se trouve alors entouré d'une masse plus ou moins hyaline granuleuse.

J'ai constaté dans les cultures exposées dans le frigidaire la multiplication par autospores et par zoospores. Ces deux modes ont été rencontrés un grand nombre de fois dans toutes les cultures obtenues à la température constante de 5°. La formation de zoospores par contre est moins fréquente dans les autres cultures étant exposées à la température constante de 1° C. J'en ai rencontré cependant à plusieurs reprises. Elles étaient de grande taille. Quelques-unes, de forme presque sphérique et munies de deux cils, atteignaient 10 μ en diamètre.

Je reviendrai dans un chapitre spécial sur la multiplication des gonidies.

Conclusions de ce chapitre

Il résulte de ces expériences que la température joue un très grand rôle dans le développement des gonidies étudiées. Celles-ci prospèrent mieux à une basse température qu'à une température élevée. Quelles que soient les conditions d'intensité lumineuse de l'état solide ou liquide du milieu, à partir de la température constante de 23° C., les gonidies ne se développent pas. Les séries parallèles que j'ai exposées dans les étuves à température constante de 29° C montrent nettement que ce manque de croissance n'est pas dû à un manque d'eau (la moitié des cultures étaient en effet en milieu liquide), ni à un manque ou un excès de lumière. Or c'est réellement la température qui a empêché le développement.

Les cultures à basses températures montrent en outre que les gonidies supportent sans dommage le gel, et le dégel et que le froid peut bien ralentir la croissance mais qu'il ne peut pas l'arrêter. J'aurai l'occasion de revenir plus bas sur ce point.

Ces expériences m'ont en même temps donné des renseignements d'ordre pratique pour la culture et la conservation des gonidies en milieu artificiel. La température de 5° s'est montré avantageuse à la conservation de ces cultures. C'est surtout pendant la saison chaude de l'été qu'on risquerait moins de les perdre. Aussi les cultures durent bien plus longtemps à une température basse qu'à la température ordinaire des laboratoires.

Les cultures que j'ai exposées au froid n'ont pas donné le moindre indice de dégénérescence jusqu'à présent (10 mois). Or il est plus que probable qu'elles se conserveront à l'état vivant encore bien des mois. La culture au froid aurait donc encore cet avantage de nécessiter des repiquages moins fréquents que si les cultures sont exposées aux variations de la température.

§ 4. CULTURES COMPARATIVES EN DEUX MILIEUX NUTRITIFS DIFFÉRENTS

Cette série de cultures comprenait plusieurs expériences simultanées. Les milieux nutritifs que j'ai employés étaient de deux sortes.

1. Le milieu composé de la solution habituelle de Detmer additionnée de 10% de glucose.

2. Un milieu que j'ai préparé selon la formule suivante également additionnée de 10% de glucose.

H ₂ O	1000
NH ₄ Cl	0,650
Ca Cl ₂	0,675 des hydraté
Mg SO ₄	0,25
KH ₂ PO ₄	0,25
KCl	0,25
Fe Cl ₃ (1%)	1 goutte

J'aiensemencé les deux solutions de toutes les gonidies qui étaient à ma disposition à l'exception des n^{os} 355 et 356, dont la croissance extrêmement lente ne m'a pas fourni suffisamment

de matériel d'inoculation. La première série de milieux fut destinée à la recherche de la spécificité entre les gonidies. Il était en effet intéressant de savoir, si les nouvelles gonidies supportaient d'une part la solution minérale concentrée, et d'autre part la forte teneur en glucose ; cette série pouvait en plus déceler un comportement différent des gonidies.

La deuxième série des cultures représentait un essai préliminaire pour toute une étude que j'avais l'intention d'entreprendre et concernant les cultures en milieu alcalin. J'ai démontré plus haut que la solution de Detmer ne se prête pas à un ajustement à réaction alcaline. Il se forme un précipité des hydrates de métaux, notamment de $Mg(OH)_2$, $Ca(OH)_2$, $Mg(NH_4)PO_4 \cdot 6H_2O$, et de ce fait le milieu nutritif se trouve modifié. L'hydrate de Magnésium, pratiquement insoluble dans l'eau, était susceptible le premier de former un précipité. Pour obtenir un milieu nutritif de réaction alcaline, une solution d'autre composition devait donc être préparée ; j'en ai préparé une selon la formule indiquée plus haut. Dans cette solution, l'hydrate de Magnésium est soluble grâce à la présence du chlorure d'ammonium. La solution contenait en outre tous les éléments nécessaires à la vie des algues et elle correspondait exactement à la solution de Detmer par la teneur en azote, calcium, magnésium, potassium, acide phosphorique, sulfate et chlorure de fer. Elle n'en différait que par la plus forte concentration en ions de chlore. Cette différence ne pouvait être que d'un intérêt secondaire. L'azote qui s'y trouvait sous forme d'un sel d'ammoniaque, et non sous celle d'un nitrate, pouvait par contre être d'une haute importance pour le développement des gonidies. J'ai supposé que cette solution permettait une plus forte alcalinisation que la solution de Detmer.

Mais avant d'aborder l'étude des gonidies en milieu alcalin, j'ai voulu expérimenter la valeur de cette solution telle qu'elle, et la comparer avec le milieu nutritif habituel. C'est pourquoi j'aiensemencé les deux séries de milieux en même temps et je les ai soumises aux mêmes conditions.

J'ai poursuivi le développement dans les deux séries durant un mois et demi et j'ai noté le résultat au bout de quatre intervalles de temps. Le tableau n° 7 représente les différents résultats.

Considérons tout d'abord le résultat que la série en milieu habituels nous a fourni : on voit au bout de deux semaines, que les

	14·V·1928		24·V·1928		29·V·1928		14·VI·1928	
	Solution ordinaire	Solution modifiée	Solution ordinaire	Solution modifiée	Solution ordinaire	Solution modifiée	Solution ordinaire	Solution modifiée
349	●	●	●	●	●	●	●	●
350	●	●	●	●	●	●	●	●
351	●	●	●	●	●	●	●	●
353	●	●	●	●	●	●	●	●
354	●	●	●	●	●	●	●	●
352	●	●	●	●	●	●	●	●
63	●	●	●	●	●	●	●	●
104	●	●	●	●	●	●	●	●
105	●	●	●	●	●	●	●	●

Tableau 7. — Cultures en deux solutions nutritives différentes. Dans la solution (Detmer) modifiée, les gonidies du genre *Parmelia* (No 349-352) prennent une teinte brune (hachures plus denses) ou jaune (hachures moins denses) ; les gonidies du genre *Cladonia* (No 63-105) conservent la teinte verte.

nouvelles gonidies se développent avec une vitesse inégale. Les gonidies n° 354 et 352 sont les plus vigoureuses. Les n°s 349, 351 et 353 sont les moins avancées parmi les gonidies de *Parmelia*.

Ces gonidies ont dès lors manifesté une certaine spécificité. Comparés aux gonidies de *Cladonia*, les gonidies de *Parmelia* produisaient des cultures d'une teinte légèrement plus foncée ; mais sauf cette différence et la plus grande vigueur des n°s 354 et 352, je n'ai pas constaté d'autres différences. La deuxième lecture que

j'ai faite dix jours plus tard m'a révélé un résultat légèrement modifié. Les cultures de gonidies du groupe *Parmelia* ont été plus uniformes. Entre temps les gonidies du groupe *Cladonia* s'étaient plus rapidement développées que les autres, de sorte que les plus faibles colonies étaient plus vigoureuses que les plus vigoureuses du genre *Parmelia*. Cet état s'est maintenu jusqu'à la fin de l'expérience : Les gonidies n° 351 et 353 ont donné des cultures moins denses que les autres espèces du genre *Parmelia* ; et ces dernières n'atteignaient guère que l'intensité du développement des gonidies de *Cladonia*. Le 14 mai (c. a. d. un mois après l'ensemencement) toutes les cultures avaient une couleur vert foncé, les gonidies de *Parmelia* étaient légèrement plus foncées que celles de *Cladonia*.

L'autre série de cultures, obtenue dans le milieu nutritif modifié, a donné un résultat tout à fait différent. Au début, les gonidies n° 349, 350, 354 et 352 se comportaient de la même manière que dans l'autre milieu ; les deux dernières étaient en avance sur les deux premières en ce qui concerne la vigueur des cultures ; il semblait donc que l'azote leur convenait aussi bien sous la forme d'un sel d'ammonium que sous la forme d'un nitrate. Les gonidies n° 351 et 353 étaient d'un aspect tout autre ; tandis qu'en solution de Detmer sucré leurs cultures étaient les moins denses, dans le milieu modifié elles l'étaient le plus, chaque gonidie avait étéensemencée dans trois flacons contenant le même milieu, et tous les flacons témoins présentaient le même résultat ; il ne peut dès lors pas s'agir d'un simple accident mais d'une spécificité réelle. Ces deux dernières gonidies semblent donc mieux assimiler l'azote sous la forme de sel d'ammonium. Les gonidies de *Cladonia* ne manifestaient aucune préférence pour le milieu modifié ; dans ce dernier, leurs cultures étaient plutôt légèrement moins denses que dans le milieu habituel ; toutes leurs cultures dans le premier milieu étaient par conséquent moins vigoureuses que les cultures de l'autre groupe de gonidies. La notation que j'ai faite dix jours plus tard donna le même résultat pour les groupes des *Parmelia*. Elle montrait seulement des différences plus accentuées entre les différentes gonidies. Les cultures des n°s 351 et 353 l'emportaient en effet de beaucoup sur les autres.

Entre temps, le groupe des *Cladonia* avait non seulement égalisé la vigueur de ses cultures avec celles du milieu habituel, mais dans tous ses flacons, l'intensité du développement était plus forte

que celle des gonidies n^{os} 349, 354 et 352 (gonidies du genre *Parmelia*).

En examinant les cultures le 29 mai (6 semaines après l'ensemencement) j'ai constaté un phénomène tout à fait imprévu : dans le milieu modifié, toutes les cultures du groupe *Parmelia* avaient pris une teinte jaune-verdâtre. La nuance de la teinte ne variait que peu entre les cultures des différentes espèces ; on distinguait au premier coup d'œil les flacons qui contenaient l'une ou l'autre solution nutritive : dans la solution de Detmer toutes les cultures sans exception avaient entièrement conservé la teinte verte foncée. Les gonidies du groupe de *Cladonia* ne subissaient par contre, aucun changement dans leur coloration ; du moins dans le milieu modifié, la teinte était en effet légèrement plus claire que dans le milieu habituel, mais leurs cultures se distinguaient nettement de celles du groupe de *Parmelia*.

Dans la suite, la teinte des gonidies de *Parmelia* passa par différentes nuances : brune, jaune d'or, jaune et finalement les cultures se décoloraient entièrement. En effet, le 14 juin (dix semaines et demie après l'ensemencement, les cellules formaient un dépôt pâle au fond du flacon. Les cultures dans le milieu de Detmer au contraire étaient encore d'une couleur vert vif, donnant l'impression d'être à leur point maximum de multiplication. Quant aux cultures des gonidies de *Cladonia* qui se trouvaient dans la solution modifiée, la teinte avait pâli. Mais elles étaient vertes, leur développement semblait avoir cessé, et les cultures n'avaient plus la même vigueur que celles en milieu de Detmer. Ces gonidies souffraient donc également, mais leur réaction fut retardée en comparaison avec celle des gonidies de *Parmelia*. J'ai hâte d'ajouter que ces phénomènes se produisaient d'une façon égale dans tous les flacons témoins ; aucune espèce de gonidies faisait exception.

Cette expérience posa toute une série de problèmes : avant tout, il était intéressant de connaître la cause du changement de la couleur des cultures. Connaissant cette cause, on pourrait très probablement saisir la différence fondamentale d'ordre physiologique qui existe entre les deux groupes de gonidies. Il n'y a pas de doute que ce phénomène soit voisin ou identique au changement de la teinte que j'ai tant de fois constaté dans les cultures exposées à la lumière électrique continue. Puisque le phénomène s'est produit dans cette série de cultures exposées à la lumière diffuse, il

est plus que probable qu'il s'agit là d'un phénomène de nutrition. Cette expérience a confirmé l'opinion que l'azote joue un grand rôle dans le phénomène. On est ainsi tout de suite amené à expliquer le phénomène par un déséquilibre défavorable entre l'azote compris dans la solution et le carbone. D'une manière générale, au début de l'expérience, le développement des cultures était le plus rapide dans le milieu modifié.

L'azote y aurait été, par conséquent, épuisé (le déséquilibre amené dans cette sorte de milieu plus rapidement que dans l'autre milieu nutritif). Il faut cependant dire que ce n'est pas précisément la carotène qui se forme (dans la théorie de M. CHODAT, le déséquilibre entre l'azote et le carbone produit chez certaines algues un excès de carotène). On constate plutôt la destruction ou le manque de néoformation de la chlorophylle. On pourrait, dès lors, aussi bien supposer l'épuisement d'un élément nutritif, du fer par exemple. Après avoir constaté la disparition de la couleur verte, j'ai ajouté dans quelques flacons une solution de nitrate de calcium, dans l'intention de ramener cette couleur. Mais la couleur n'est pas revenue.

Il se peut que mon intervention ait été trop tardive. On voit que le problème est compliqué et que mes expériences ne suffisent pas à le résoudre.

Si l'épuisement de l'azote (déséquilibre) constitue l'explication juste, il en résulte alors que les gonidies de *Parmelia* sont plus nitrophiles que les gonidies de *Cladonia*. C'est en réalité plus que probable. En tout cas, cela correspondrait tout à fait à leur exposition dans la nature. Les *Cladonia* croissent sur les pierres ensoleillées délavées, de véritables « Magerkeitszeiger », tandis que les lichens du genre *Parmelia* vivent sur les troncs d'arbres où ruissellent des eaux contenant des matières en décomposition, excréments d'oiseaux, etc., eau riche en azote.

Je renvoie le lecteur à une expérience ultérieure que j'ai faite, et selon laquelle les gonidies de *Cladonia* ont en effet donné des colonies considérables dans un milieu dépourvu d'azote. Sur le même milieu, les gonidies de *Parmelia* ont entièrement refusé de se développer. Mais il y a encore une nouvelle complication : il s'agissait là des cultures d'été exposées à la température ordinaire du laboratoire et, à cette température, les gonidies de *Cladonia* peuvent se multiplier, tandis que les gonidies de *Parmelia* ne le peuvent pas.

§ 5. CULTURES SUR GÉLATINE

Cette série d'expériences a été faite dans des milieux solidifiés par la gélatine. KORNILOFF (19) a déjà fait des expériences semblables avec les gonidies provenant du genre *Cladonia*. Il était donc intéressant de vérifier si les gonidies du genre *Parmelia* se comportaient d'une manière analogue ou s'il y avait, au contraire, une fois de plus un comportement spécifique.

J'aiensemencé toute la série de mes gonidies de *Parmelia*, ainsi que celles du genre *Cladonia* dans un milieu minéral de Detmer 1/3 solidifié par la gélatine à raison de 10%. Dans une autre série de la même composition, j'ai ajouté 2% de glucose. J'ai alorsensemencé six flacons par espèce de gonidies et par sorte de milieu. La moitié de ces cultures fut exposée dans la salle de physiologie à la lumière diffuse. L'autre moitié fut transportée dans le frigidaire et exposée à une température constante de 5° C.

La première série ne donna pas de résultat. Durant l'été 1928, la température de la salle de physiologie ne descendit pour ainsi dire jamais au-dessous de 28°. Or, la gélatine fondit et mes gonidies se noyèrent dans le milieu devenu liquide et ne se développèrent point. Dans le frigidaire, les résultats n'étaient pas beaucoup plus favorables. Les gonidies du genre *Cladonia* se développaient cependant très lentement, de sorte que les colonies de la gonidie n° 104, qui manifestait la croissance la plus rapide, n'atteignit guère 3 mm. de diamètre. Le résultat que j'ai obtenu avec les gonidies du genre *Parmelia* fut tout à fait négatif : aucun flacon ne donnait la moindre colonie ; la minime quantité de gonidies inoculées fut encore perceptible au sommet de chaque piqure.

Ce résultat fut tout à fait contraire à ce que Mlle KORNILOFF avait trouvé pour les *Cystococcus Cladoniae pyxidatae* et *Cystococcus Cladoniae furcatae*. Elle dit : « Si nous comparons le développement de nos algues sur les milieux identiques quant à la nature des sucres et à leur concentration, sur des milieux qui ont été solidifiés au moyen d'agar-agar ou de la gélatine, nous pouvons constater que le développement est généralement le meilleur et plus rapide sur les milieux gélatinisés, et ceci se manifeste dans les cultures des deux algues ; ce fait est sans doute en relation avec la forte teneur en azote de la gélatine. » « En outre, nous avons constaté que ces algues avaient le pouvoir de liquéfier la gélatine. »

En novembre 1928, j'ai transporté les cultures du frigidaire dans le laboratoire de physiologie (température d'environ 20° C). Le groupe des gonidies de *Cladonia* se mit aussitôt à croître et à liquéfier la gélatine. Le groupe des gonidies de *Parmelia*, au contraire, ne manifestait aucune vitalité. Les matières inoculées (au mois d'août) étaient mortes. Il y a là, par conséquent, un nouvel indice de spécificité : les gonidies de *Cladonia* supportent mieux des conditions défavorables, que ne le peuvent les gonidies de l'autre genre.

Le 15 janvier 1929, j'ai réensemencé les mêmes milieux. Le résultat fut le suivant : à partir de la deuxième semaine, j'ai constaté le développement dans tous les milieux. Les colonies augmentèrent de volume, en même temps qu'elles liquéfiaient la gélatine. Les gonidies de *Cladonia* manifestaient une fois de plus leur croissance plus rapide, phénomène qui fut accompagné d'une liquéfaction plus forte de gélatine.

Toutes les gonidies ont liquéfié le milieu nutritif, qu'il contienne ou non du sucre.

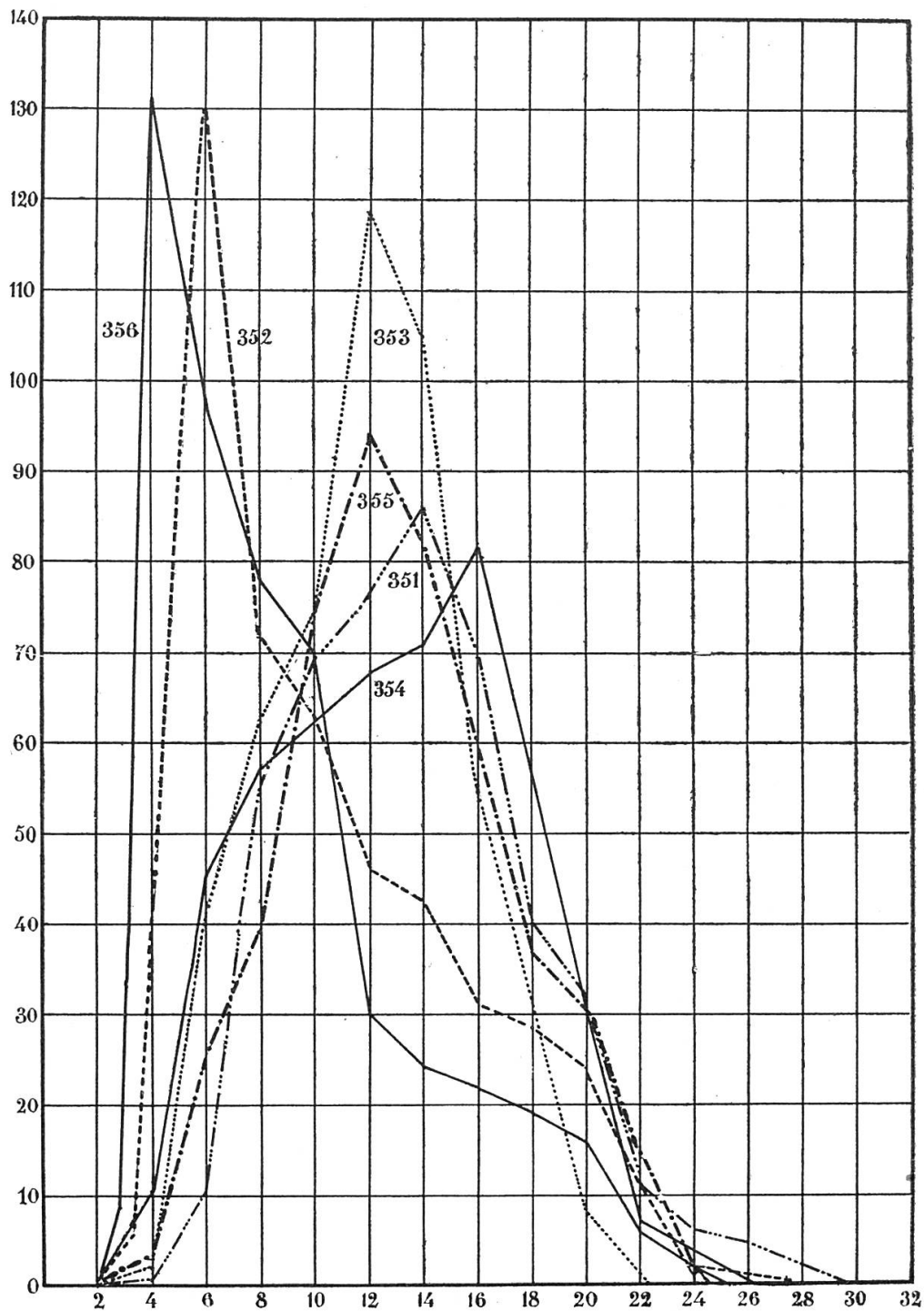
§ 6. ÉTUDE BIOMÉTRIQUE

La méthode de la biométrie nous permet de mettre en évidence des caractères imperceptibles par l'étude microscopique ou macroscopique d'un matériel. Elle peut nous indiquer, par exemple, les dimensions du type dans une lignée pure, c'est-à-dire les dimensions représentées par la majorité des cellules. Cette méthode nous donne, en plus, les dimensions limites, produits de fluctuations et dus à des causes diverses.

La biométrie nous permet aussi de trouver les lignées pures dans un matériel mélangé, et de saisir exactement l'écart par lequel, pour un caractère donné, les différentes lignées diffèrent les unes des autres. Les génétistes nous apprennent qu'une courbe de variation unimodale est souvent l'expression d'une lignée pure.

J'ai fait la biométrie de mes gonidies provenant du genre *Parmelia* et j'ai trouvé qu'elles donnent toutes un polygone de variation différent les uns des autres.

Pour faire cette étude, j'ai choisi des cultures ayant été ensemencées le même jour dans le même milieu nutritif et exposées aux mêmes conditions dans le frigidaire à une température constante



Graphique 1. — Courbes de variation de cinq espèces de gonidies du genre *Parmelia*. Les chiffres indiqués sur l'abscisse représentent le diamètre des cellules en millièmes de millimètre.

- No 351 — *Cystococcus Chodati* (*Parmeliae*) Jaag.
 No 352 — " *scaphusensis* (*Parmeliae*) Jaag.
 No 353 — " *juratensis* (*Parmeliae*) Jaag.
 No 354 — " *genevensis* (*Parmeliae*) Jaag.
 No 355 — " *beringensis* (*Parmeliae*) Jaag.
 No 356 — " *lemanensis* (*Parmeliae*) Jaag.

de 5°. Au cours de cette étude, j'ai constaté que les cultures passent d'une part par des stades de multiplication active et, d'autre part, par des stades de croissance. Il est évident qu'en déterminant les dimensions de toutes les cellules qu'on rencontre dans le champ microscopique sans qu'on fasse un choix quelconque, on obtient des courbes de variation différentes selon l'état dans lequel la culture se trouve. Pour les cultures qui sont à l'état de croissance, on obtient une juste image des dimensions caractéristiques pour une lignée pure. Les autres cellules, qui sont à l'état de la multiplication active, donnent par contre un polygone de variation tout différent. Le nombre des cellules jeunes et de dimensions petites, est dans ce cas un multiple du nombre des cellules d'âge et de dimensions moyens. Les cellules adultes sont alors peu nombreuses par rapport aux cellules jeunes. Les cultures ne se trouvent pas, en général, au même état. Ces différents stades sont causés par des facteurs internes et externes que nous ne connaissons pas à l'heure qu'il est.

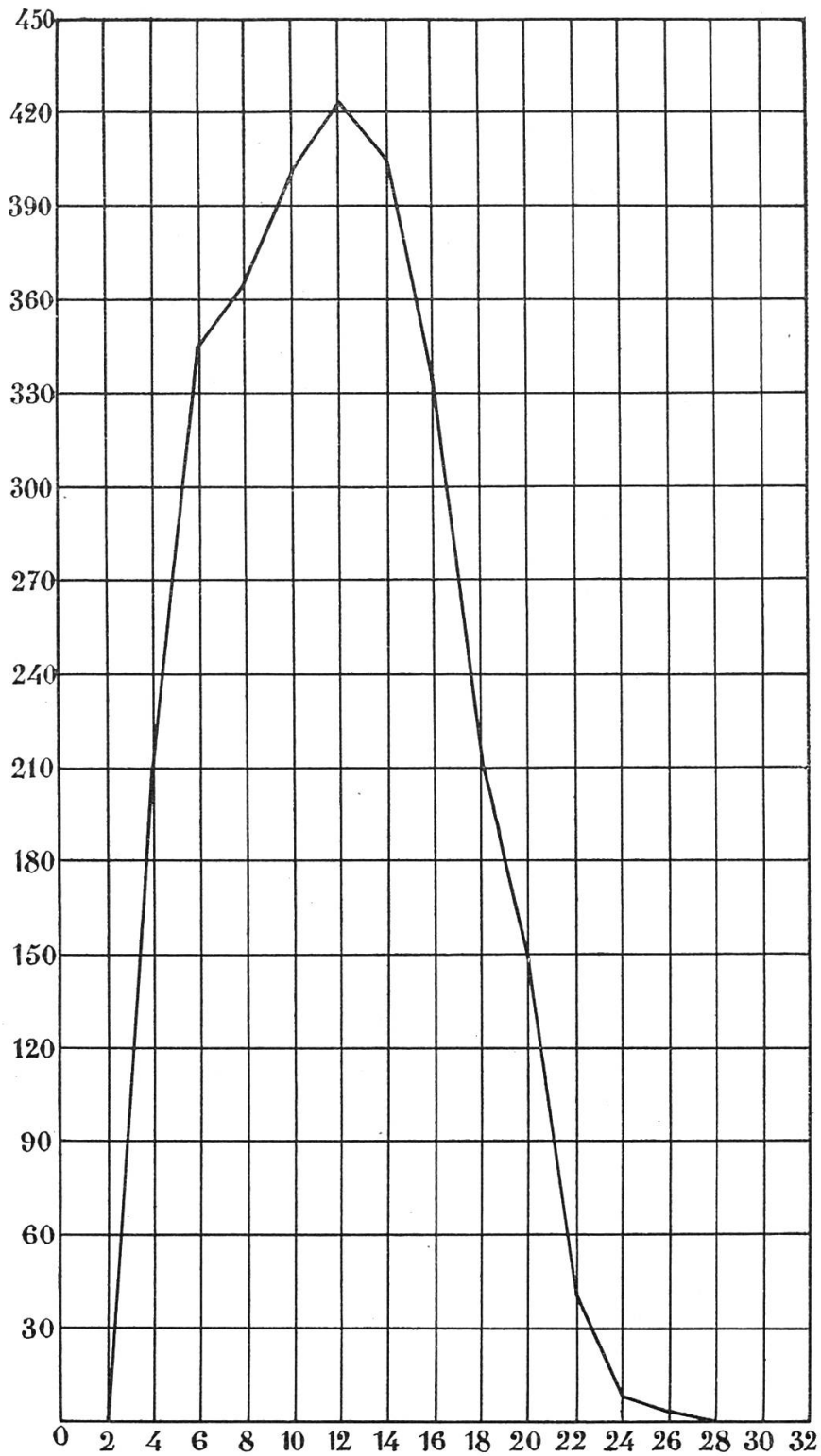
En établissant, à un moment donné, les polygones de variation pour toutes les différentes gonidies, on en obtient un certain nombre dont le mode est du côté des dimensions élevées. Ce sont les courbes des cultures en voie de croissance. D'autres cultures donnent des polygones dont le sommet se trouve du côté des dimensions les plus petites. Ces cultures se trouvent à l'état de multiplication.

En additionnant, pour les différentes valeurs du caractère variant, les fréquences obtenues de toutes les différentes espèces de gonidies, on obtient une courbe de variation *unimodale*. Celle-ci est, d'après les génétistes, l'expression d'une lignée pure.

C'est en effet ce que j'ai trouvé par la méthode des cultures pures : le genre *Parmelia* contient un type de gonidies bien défini. Mais à l'intérieur de ce type, il y a encore des espèces et des variétés différant les unes des autres.

Il résulte de cette étude que les cultures pures nous renseignent mieux sur la spécificité des gonidies que ne le peut la méthode biométrique à elle seule. En culture pure, toute une série de caractères distinctifs apparaît qu'aucune autre méthode n'est susceptible de mettre en évidence. La méthode des cultures pures est donc une méthode statistique plus précise que la méthode de la biométrie.

Dans le thalle des lichens, les gonidies passent par les mêmes stades que j'ai rencontrés en culture pure. En établissant le poly-



Graphique 2. — Courbe de variation générique (*Parmelia*) obtenue de l'ensemble des cinq espèces de gonidies, considérées dans le graphique précédent. Les chiffres indiqués sur l'abscisse représentent le diamètre des cellules en millièmes de millimètres.

gone de variation des gonidies *in situ*, provenant de différentes espèces d'un genre de lichen, on obtiendra une courbe à un seul sommet. Il est donc possible par cette méthode de déceler les dimensions des cellules pour le type générique. Mais la méthode ne sera pas susceptible de fournir des indications plus détaillées sur la spécificité des gonidies.

§ 7. LA MULTIPLICATION DES GONIDIES

§§ 1. Les autospores.

Le mode de multiplication qu'on rencontre le plus fréquemment et dans tous les milieux nutritifs, est celui par autospores. Les autospores, d'après la définition que M. R. CHODAT a donnée, sont des cellules immobiles ressemblant au moment de l'éclosion à la cellule mère.

Pour une cellule qui a atteint certaines dimensions, le pyrénéoïde se divise en deux ; en même temps, le chromatophore est partagé en deux par un plan qui passe par le milieu de la vacuole contenant le noyau ; celui-ci semble se diviser à son tour. A un stade plus avancé, le contenu cellulaire se trouve divisé en un certain nombre de morceaux, de formes plus ou moins irrégulièrement arrondies. A ce stade, les pyrénéoïdes et les noyaux sont moins bien visibles ou même invisibles. Par des divisions successives, le nombre des cellules filles devient de plus en plus grand. Finalement, les spores s'entourent d'une membrane et se libèrent en faisant éclater la membrane de la cellule mère. Les sporanges contiennent 4, 16, 32 ou beaucoup plus de spores. J'en ai compté jusqu'à 120. Quand les spores quittent la cellule mère, elles sont toutes de même grandeur. A un stade moins avancé, on observe par contre des cellules filles d'inégale grandeur. Ces dernières n'ont alors pas encore de membrane cellulosique, et il est probable que dans ces cellules la division n'a pas encore atteint le même degré que dans les autres, plus petites.

Quand les cellules filles éclosent du sporange, on voit souvent un gros pyrénéoïde de couleur vert-bleuâtre sur un fond moins foncé de teinte uniforme.

Après être sorties de la cellule mère, toutes les autospores peuvent s'individualiser, ou bien elles restent attachées plus ou moins fortement les unes aux autres. Dans d'autres cas, un certain nombre

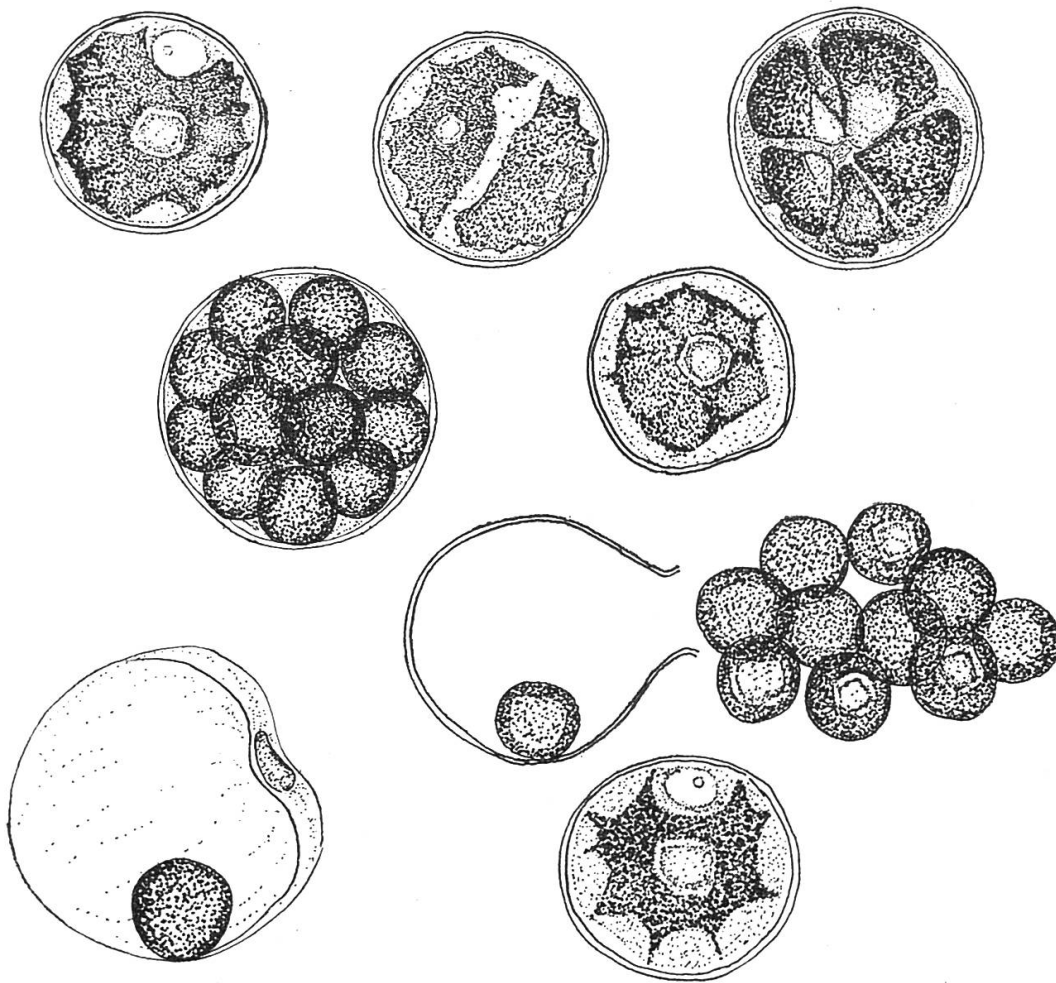


Fig. 3. — Formation des autospores du *Cystococcus Parmeliae* ssp. *major* (No 350).

de cellules filles reste attaché à la membrane maternelle, qui a alors la forme d'une coupe remplie d'autospores. Mais très fréquemment, l'enveloppe cellulosique ne s'ouvre que très tardivement. Les autospores s'agrandissent alors dans la cellule mère et on a des boules relativement volumineuses, entourées de la mince membrane cellulosique. Il n'y a pas de doute que les complexes de cellules qu'on rencontre sous le microscope sont le résultat d'une individualisation incomplète des autospores et de la persistance entière ou partielle de la membrane du sporange.

§§ 2. Les zoospores.

J'ai essayé dans mon étude d'obtenir une idée claire sur la multiplication des gonidies par des cellules mobiles, en portant mon attention particulièrement sur les différentes formes et le dévelop-

pement de ces dernières, ainsi que sur les conditions dans lesquelles elles se forment.

Quant aux gonidies du genre *Cladonia*, les auteurs qui s'en étaient occupés avant moi, n'avaient pas porté un intérêt particulier à cette question. KORNILOFF et LETELLIER ne mentionnent point la formation de cellules ciliées. R. CHODAT, par contre, indique brièvement la formation de zoospores pour les espèces *Cystococcus Cladoniae* var. *pyxidatae* Chod. ainsi que pour le *Cystococcus cohaerens* Chod.

A plus forte raison, rien n'était connu à ce point de vue des gonidies du genre *Parmelia*.

Pour les gonidies appartenant à d'autres lichens, FAMINTZIN et BARANETZKI (13), WORONIN (10), HAYRÉN (15), FAMINTZIN (14) avaient déjà donné des indications plus ou moins précises ; enfin, H. WARÉN (36) a, par une étude détaillée, beaucoup avancé nos connaissances sur la multiplication des gonidies.

J'ai constaté la formation de zoospores chez toutes les espèces de gonidies faisant l'objet de mes recherches, aussi bien chez celles provenant du genre *Cladonia* que du genre *Parmelia*.

A. La formation et la mise en liberté des zoospores.

Quand les gonidies se préparent à la formation de zoospores, le pyrénéoïde disparaît ; le contour du chromatophore devient moins net et sa surface perd son relief en prenant un aspect granuleux. Puis le contenu cellulaire se divise en un nombre variable de petits morceaux, de sorte qu'à un moment donné, on le voit divisé en des corps ovoïdes, étroitement serrés les uns contre les autres. Les zoospores étant mûres, on observe très fréquemment qu'une ou plusieurs d'entre elles commencent à bouger à l'intérieur de la cellule mère. Ce mouvement continue chez les autres, de sorte, qu'après quelques minutes, toutes les zoospores dansent à l'intérieur de leur enveloppe cellulosique commune. Elles tournent rapidement soit autour d'un axe parallèle à leur corps, soit autour d'un axe perpendiculaire à celui-ci ou alors les mouvements sont moins réguliers. Ce spectacle dure une, deux, cinq minutes ; il peut se présenter pendant plus d'une demi-heure. Tout à coup, la cellule mère s'ouvre par une petite fente et, comme une population de petits poissons de leur nid, les zoospores s'enfuient, isolément, dans toutes les directions, en nageant dans l'eau. La membrane

incolore se trouve alors vidée, ayant l'aspect d'un sac de caoutchouc vide, percé d'un trou autour duquel la paroi est infléchie. Ce trou est en réalité l'ouverture par laquelle les zoospores étaient sorties. Il représente l'endroit de la moindre résistance.

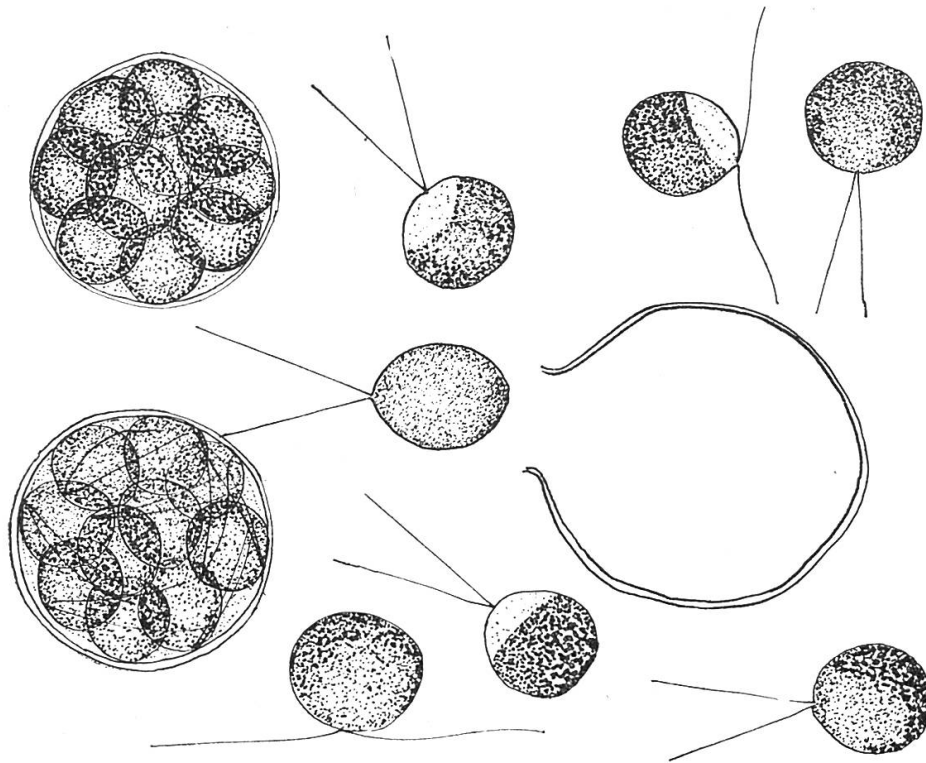


Fig. 4. — Les zoospores arrondies. *Cystococcus Parmeliae* ssp. *major* (No 350).

J'ai suivi ce phénomène d'innombrables fois dans le champ microscopique. L'éclosion des zoospores peut cependant se présenter sous bien d'autres aspects. Au lieu de s'enfuir instantanément en sortant du sporange, les zoospores sortent ensemble, incluses dans une substance mucilagineuse. Elles restent alors enfermées dans une bulle, attachée en face de l'ouverture par laquelle elles étaient sorties. Les zoospores continuent leurs mouvements, jusqu'à ce que la fine pellicule qui les entoure se rompe et que les zoospores se séparent définitivement.

Dans d'autres cas, l'individualisation des cellules mobiles est encore plus tardive. La boule mucilagineuse se détache entièrement de la cellule mère, en roulant à la façon d'un Volvox d'une vitesse modérée dans le liquide, compris entre le porte-objet et le couvre-

objet. Les cellules s'efforcent, par des mouvements énergiques, à se libérer.

Entre ce mode de mise en liberté et le mode décrit précédemment, il y a tous les passages selon la consistance plus ou moins visqueuse de la substance mucilagineuse entourant les zoospores. Ces dernières peuvent, en effet, se libérer par groupes de 4 à 10 cellules et partir ensemble. Par des mouvements, elles finissent par se séparer les unes des autres. Les zoospores nagent pendant un temps variable dans le liquide nutritif ou dans l'eau ; finalement, elles perdent les cils et s'arrondissent.

B. *Différentes formes de zoospores.*

Les zoospores des gonidies du genre *Parmelia* se présentent sous des formes variées. Le plus souvent, on en rencontre qui ont un aspect fusiforme, effilées d'un côté et élargies et arrondies du côté opposé. Vues de profil, elles sont aplaties. Les cils insérés à l'extrémité la plus aigüe sont d'égale longueur. Ils dépassent le corps d'un cinquième de sa longueur. Le chromatophore occupe, dans certains cas, le corps entier, dans d'autres cas, il est placé dans la partie postérieure la plus élargie. Dans certains cas, je croyais voir un pyrénocyste. Les zoospores présentent des mouvements semi-amiboïdes très marqués. Fixées par leur extrémité la plus élargie sur un corps quelconque, elles exercent, dans la partie opposée à celle-ci, incolore, des oscillations et des courbures considérables.

Ces cellules mobiles sont deux à trois fois plus longues que larges

A côté de cette forme, il y a tous les passages depuis les cellules très allongées, étant 6 à 7 fois plus longues que larges, jusqu'aux cellules arrondies. Je n'ai pas pu déterminer les conditions qui favorisent la formation de l'une ou l'autre des formes différentes. Mais j'ai constaté un grand nombre de fois qu'une cellule donne naissance à des zoospores identiques, c'est-à-dire que les formes différentes prennent naissance dans des cellules mères différentes. Ces dernières ne se distinguent cependant point les unes des autres et, dans une même culture, on peut suivre simultanément la naissance des zoospores de formes les plus variées.

Après un certain temps d'observation dans le champ microscopique, les zoospores s'accumulent, soit au bord du couvre-objet, soit autour des bulles d'air qui se trouvent comprises entre la lame et la lamelle ; elles manifestent donc une aérophilie nette.

La pression de la lamelle couvrante semble favoriser la formation et la mise en liberté des zoospores. Très fréquemment, en transportant du matériel à examiner sur une lame de verre, on ne constate point de zoospores pendant cinq minutes. Tout à coup, il s'en trouve, et au bout de quelques minutes, le champ microscopique en est couvert. Ce phénomène peut avoir deux causes : ou les sporanges se vident pendant qu'on les examine, ou alors les zoospores pré-existent à l'état immobile dans le liquide. Subitement, elles commencent à se mouvoir et à traverser le liquide dans toutes les directions. Les deux cas se présentent réellement. On observe souvent dans un matériel des cellules ayant la forme de zoospores, mais ne présentant aucun mouvement. En ajoutant alors une trace d'eau iodée, très diluée, les cils deviennent visibles et tout à coup on s'aperçoit que le champ en est plein.

Une température relativement basse favorise la formation des zoospores. J'en obtiens à volonté quand j'examine les cultures, en hiver dans une chambre non chauffée. En été, elles se forment moins facilement dans les cultures exposées à la température ordinaire ; les cultures en même milieu, exposées dans le frigidaire, au contraire, en produisent avec la même facilité en été qu'en hiver. Il en résulte que les zoospores ne supportent pas bien la chaleur. On constate le même fait en les étudiant sous le microscope et en se servant, pour l'éclairage, d'une lampe électrique dégageant de la chaleur. Dans cette condition, on trouve de nombreuses cellules mobiles dans le champ ; mais tout à coup le mouvement cesse. On n'a alors qu'à éloigner la lampe du microscope pour ramener la mobilité des zoospores.

Ces dernières se forment le plus abondamment dans les milieux riches en sels minéraux et en sucre. J'ai noté les milieux dans lesquels, à un moment donné, je constatais les zoospores en grande abondance. Il en ressort qu'une périodicité dans la formation des zoospores, due à la saison ou à l'alternance du jour et de la nuit, n'existe pas. Une étude comparative concernant le problème de la dépendance de la multiplication du milieu nutritif, a été faite avec des cultures en milieu de Detmer dilué au tiers, dont une partie fut additionnée de 2%, l'autre de 10% de glucose. Le résultat fut le suivant : le milieu le plus riche en sucre donna des zoospores plus régulièrement et en plus grand nombre que le milieu moins riche en glucose.

§§ 3. Les gamètes.

A côté des zoospores, les gonidies *Cystococcus Parmeliae* ssp. *minor* Jaag (18) et *Cystococcus Parmeliae* ssp. *major* Jaag produisent des gamètes. Ceux-ci ont l'aspect fusiforme d'une partie des zoospores. Ils ne diffèrent de celles-ci pratiquement que par le fait qu'ils s'unissent deux à deux pour former une zygote. J'ai hâte d'indiquer d'avance qu'il s'agit là d'un autre phénomène que de la séparation incomplète des zoospores, tel que je le décrivais plus haut. Je ne considère comme gamètes que deux cellules libres, qui se rapprochent, s'unissent par un point, qui vont fusionner leur corps et qui finissent par s'arrondir. J'ai suivi bien souvent ce phénomène du début jusqu'à la fin, de sorte qu'il ne peut pas s'agir d'une erreur d'interprétation des observations.

A. *Les isogamètes.* — Les cellules entrant en copulation sont de même taille et de même aspect. Deux cellules mobiles nagent librement dans le milieu nutritif, se rapprochent et se touchent par un point latéral situé au niveau de la plus grande largeur. Dans d'autres cas, ils se touchent par un point rapproché à l'extrémité, voire sur l'extrémité elle-même opposée aux cils. A cet état, ces deux cellules nagent ensemble. Au bout d'un temps de durée variable (2 ou 3 heures), la zone de contact s'élargit et finalement (au bout de 3 à 6 heures), les deux gamètes ne forment qu'un seul corps portant à une extrémité 4 cils ou 2 cils de chaque côté. C'est la zygo-zoospore; les cils disparaissent et la zygote finit par s'arrondir complètement. La figure ci-jointe montre les différents aspects que les gamètes peuvent présenter.

Il est probable que les autres espèces de gonidies forment aussi des gamètes. Je trouvais souvent, en effet, des stades rappelant la fusion de gamètes. Mais n'ayant pas pu suivre dans ces cas toute la copulation du début jusqu'à la fin, je ne sais pas s'il s'agissait là réellement du même phénomène.

B. *Les hétérogamètes.* — Les gamètes sont de taille différente. Sur un grand gamète, se fixe un gamète plus petit par un point latéral. J'ai constaté leur copulation à une seule occasion. Le champ microscopique était couvert de ces hétérogamètes, présentant tous les stades de la copulation. Je n'ai pas manqué de soumettre ce matériel à M. le Prof. R. CHODAT, qui a entièrement confirmé la justesse

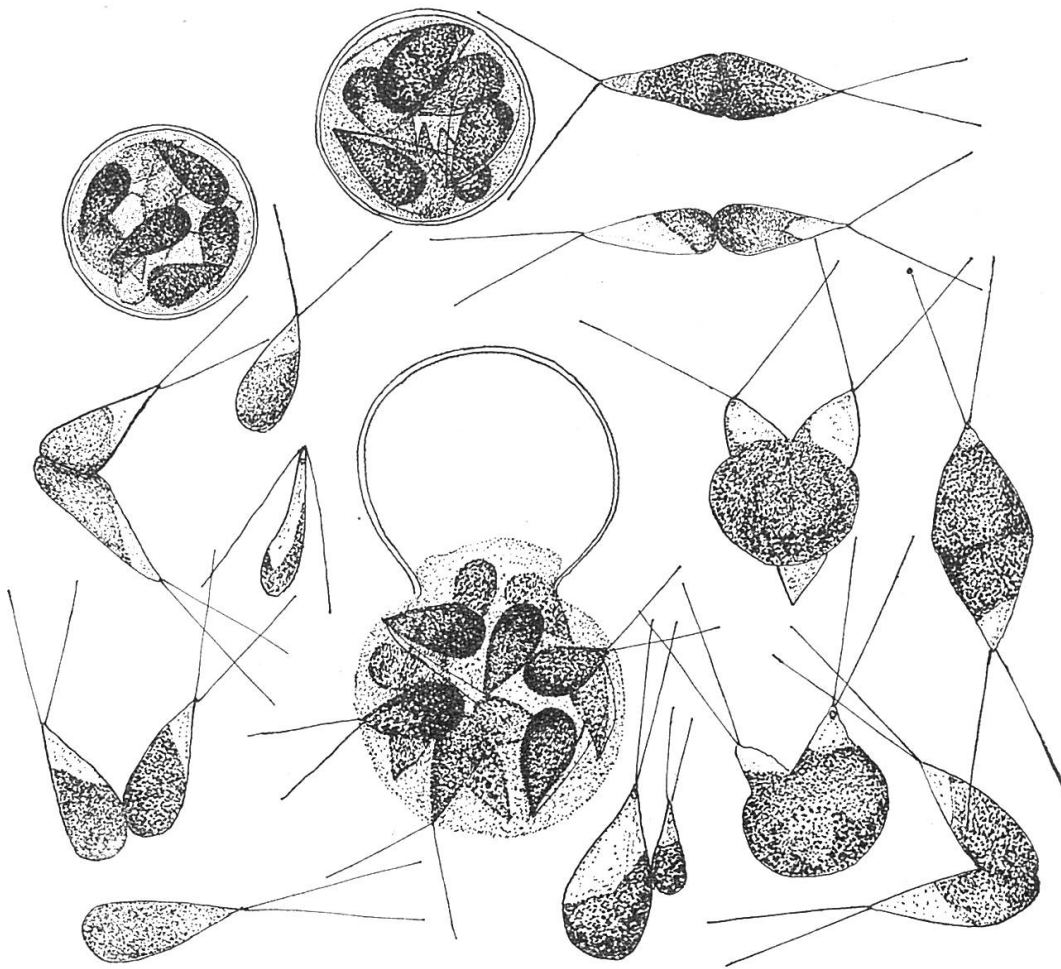


Fig. 5. — Les gamètes. — Formation, éclosion, copulation ; isogamie et hétérogamie. *Cystococcus Parmeliae* ssp. *major* (No 350).

de mon observation, ainsi que son interprétation. Ultérieurement, je ne retrouvais plus ce phénomène. Les gonidies qui le présentaient appartenaient au *Cystococcus Parmeliae* ssp. *major* Jaag. Elles provenaient d'un milieu nutritif composé de la solution de Detmer au tiers agarisé et additionné de 10% de glucose. Les flacons étaient exposés sous la cloche de Senebier, remplie de sulfate de cuivre ; l'observation a eu lieu le 16 mars 1928.

H. WARÉN a également rencontré dans ses cultures des gonidies des *Xanthoria parietina*, *Physcia ciliaris* et *Physcia pulverulenta*, des cellules mobiles réunies deux à deux. Cet auteur ne saurait cependant pas affirmer dans la majorité des cas, s'il s'agissait là de vrais états de copulation ou d'états d'individualisation incomplète des zoospores. Il en dit lui-même, page 43, l. c. : « Ob es sich hierbei nur ein echte geschlechtliche Fortpflanzung handelt, ist

schwer zu sagen. Oft sind die Schwärmer nämlich schon beim Austreten aus der Mutterzelle bisweilen sogar zu dreien miteinander verbunden. Die Gonidien sind vielleicht in dieser Hinsicht als Zwischenformen zwischen den geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Pflanzen anzusehen ».

Je ne suis pas de cet avis ; je ne doute point qu'il s'agisse dans ce cas d'une réelle multiplication sexuelle par gamètes. Mais il faut bien séparer les deux phénomènes : d'une part, l'individualisation incomplète des zoospores sortant de la cellule mère et, d'autre part, l'union et fusion de deux gamètes entièrement libérés. WARÉN a d'ailleurs vu un cas d'une réelle copulation, et en dit : « Es gelang mir einmal ein solches Pärchen, das sich am Deckgläschen der feuchten Kammer festgesetzt hatte, bei 1000 facher Vergrößerung zu betrachten, wobei ich ein vollständiges Verschmelzen der beiden Schwärmer feststellen konnte. »

§ 8. CLASSIFICATION DES NOUVELLES ESPÈCES DE GONIDIES DANS LE GENRE CYSTOCOCCUS

WARÉN (22) en classifiant les différentes espèces de *Cystococcus* connus jusqu'à lui, insiste sur la présence dans ce genre d'espèces de deux sortes. Chez les unes, le nombre des autospores formées dans un sporange est petit, ne s'élevant qu'exceptionnellement au-dessus de 16. Les cellules filles, se comprimant mutuellement, sont séparées les unes des autres par des parois rectilignes, donnant l'impression d'une division végétative.

WARÉN réunit les espèces qui présentent ces caractères, sous le sous-genre *Eucystococcus* en se servant du *Cystococcus maximus* Chod. comme type.

Chez les autres espèces, réunies par le même auteur, sous le sous-genre *Eleuterococcus*, le nombre des autospores, formées dans un sporange, est plus élevé. Les cellules filles sont formées au nombre de 16, 32 même jusqu'à 250 dans une cellule mère. Ces spores sont arrondies et ne présentent pas de lignes de séparation droites.

Ce sous-genre est, d'après cet auteur, représenté par les espèces

Cystococcus cohærens Chod.

Cystococcus irregularis Chod.

Cystococcus cladoniae Chod.

Cystococcus glomeratus Warén.

On voit que ce sous-genre, dans la plus grande partie, est formé par les gonidies de *Cladonia*. En effet, le *Cystococcus irregularis* est la gonidie de *Cladonia fimbriata*; le *Cystococcus Cladoniae* Chodat celle des *Cladonia pyxidata* et *Cladonia furcata*; le *Cystococcus glomeratus* de WARÉN est la gonidie des lichens *Cladonia coccifera*, *Cladonia deformis*, *Cladonia gracilis* var. *choridalis*, *Cladonia cornuta*, *Cladonia macilenta*, *Cladonia rangiferina*. Reste seul le *Cystococcus cohaerens* Chod., dont on ne connaît pas la provenance. Cette algue a été obtenue au cours des triages de gonidies.

L'étude microscopique que j'ai faite, montre avec netteté que toutes les gonidies de *Parmelia* appartiennent au sous-genre *Eleuterococcus*. En effet, les deux caractères fondamentaux que WARÉN attribue à ce sous-genre, à savoir : parois des autospores non rectilignes, c'est-à-dire autospores arrondies et nombre élevé de ces dernières, sont réalisés dans toutes ces gonidies.

Les autres gonidies, retirées des lichens suivants, s'opposent selon WARÉN aux gonidies précédemment décrites et forment le sous-genre *Eucystococcus* :

Cystococcus Xanthoriae Warén ex *Physcia ciliaris*, *Xanthoria parietina*, *Ramalina fraxinea*, *Physcia pulverulenta*, *Lecanora subfusca*, *Parmelia furfuracea*.

Cystococcus atrovirens Warén ex *Cetraria pinastri*.

Cystococcus planus Warén ex *Alectoria implexa*.

Cystococcus intermedius Warén ex *Alectoria jubata*.

Cystococcus minimus Warén ex *Xanthoria parietina* (Hollande).

Cystococcus elegans Warén ex *Physcia stellaris*.

Cystococcus flavescens Warén ex *Physcia obscura*.

Les gonidies qui ont fait l'objet principal de mes recherches, représentent donc un groupe intermédiaire entre ces deux; d'une part, elles appartiennent, par la formation et le nombre des autospores, au sous-genre *Eleuterococcus* et, d'autre part, elles ressemblent davantage au groupe des gonidies du sous-genre *Eucystococcus* par leur couleur plus foncée des colonies.

§ 9. L'ASSIMILATION DE L'AZOTE

L'assimilation de l'azote est sans doute un des problèmes les plus intéressants que les microorganismes posent au physiologiste; il est dès lors compréhensible que de nombreux travaux aient été consacrés à la résolution de cette question.

En étudiant la bibliographie qui traite de ce problème et qui concerne les gonidies des lichens, on constate les résultats les plus contradictoires.

Le problème attirait surtout l'attention des botanistes, lorsque BEYERINCK (5) et ARTARI (1,2), désignèrent les gonidies des lichens comme étant des « Peptonalgen », c'est-à-dire des algues qui ne peuvent tirer l'azote nécessaire à leur vie que d'une source organique et spécialement de la peptone. Il opposait, par ce caractère, les gonidies aux algues vivant en liberté dans la nature et, en même temps, les auteurs fondèrent sur cette constatation une théorie de la symbiose algo-fongique des lichens. Les recherches de TREBOUX (34), CHODAT (11), KORNILOFF (19), LETELLIER (21), WARÉN (36) aboutirent à d'autres résultats. Ces auteurs ont montré que les gonidies peuvent se servir aussi bien de l'asparagine que de la peptone comme source d'azote. D'après ces auteurs, la peptone n'est capable de provoquer un bon développement des cultures que si elle est additionnée à un milieu sucré.

Il résulte de tous ces derniers travaux que les gonidies, au point de vue de l'assimilation de l'azote, ne présentent aucune différence fondamentale et générale par rapport aux algues qui vivent en liberté.

J'ai repris le même problème dans l'intention de déterminer de quelle façon les gonidies de *Parmelia* peuvent se servir de l'azote offert sous une forme variée. J'espérais en même temps trouver ainsi de nouveaux indices en ce qui concerne la spécificité existant d'une part entre les différentes gonidies du genre *Parmelia* et, d'autre part, entre les gonidies de ce genre et celles du genre *Cladonia*.

C'est dans ce but que j'ai préparé 8 séries de milieux, dont 3 contenaient l'azote sous une forme organique et 4 autres le renfermaient sous une forme inorganique ; une dernière série était dépourvue d'azote. Parmi les milieux possédant de l'azote inorganique, trois le contenaient sous la forme d'un sel d'ammonium.

Ces différentes combinaisons azotées étaient ajoutées à une solution minérale de Detmer modifiée. Elles étaient additionnées en des proportions telles que leur teneur en azote correspondait exactement à celle de l'azote contenu dans une solution de Detmer normale, dilué au tiers. La solution modifiée comprenait tous les sels de la solution normale de Detmer, sauf le nitrate de calcium ; le calcium nécessaire au développement des algues était additionné

sous la forme de chlorure de Ca. Tous les milieux étaient solidifiés par l'agar-agar (1,3%) et additionnés de 2% de glucose. Un litre de la solution de Detmer dilué contient : 0.33 gr. de nitrate de Ca., ce qui correspond à 0,00569 gr. d'azote. Pour avoir la même teneur en azote, j'ai dû ajouter, en conséquence, les sels dans les proportions suivantes :

Glycocolle.....	0,305 g.
Alanine.....	0,360 g.
Asparagine.....	0,267 g.
Nitrite de sodium.....	0,279 g.
Nitrate d'ammonium.....	0,162 g.
Chlorure d'ammonium.....	0,217 g.
Sulfate d'ammonium.....	0,268 g.

Le 9 juin, j'ai ensemencé ces séries de milieux de toutes les gonidies provenant du genre *Parmelia* et de plusieurs gonidies du genre *Cladonia*. Je les ai exposées à la température ordinaire et à la lumière diffuse du laboratoire de physiologie.

Le 30 juin (3 semaines après l'ensemencement), j'ai noté le résultat que voici : dans quatre sortes de milieu (glycocolle, asparagine, alanine, sulfate d'ammonium), toutes les cultures du genre *Cladonia* avaient donné des colonies vigoureuses. La morphologie culturale était particulièrement bien marquée et toutes les colonies étaient d'une teinte plus ou moins vert clair, ayant l'air bien portantes. Trois flacons avaient été ensemencés pour chaque gonidie et pour chaque milieu différent. Tous ces flacons, sans exception, donnaient un résultat identique.

Les colonies de gonidies du genre *Parmelia* étaient, au contraire, petites. La plus grande d'entre elles ne dépassait pas un diamètre de 7 mm. Elles avaient toutes une couleur vert pâle et un aspect mat et sec, tout à fait différent de l'aspect sous lequel les cultures précédentes du genre *Cladonia* se présentaient.

Le résultat obtenu dans ces quatre séries était éclatant : les gonidies provenant de différentes espèces du genre *Cladonia* représentent un type physiologique différent de celui des gonidies provenant du genre *Parmelia*.

Dans les trois autres séries de milieux, la différence était moins nette ou même imperceptible entre les différents groupes de gonidies.

	NaNO ₂	NH ₄ NO ₃	NH ₄ Cl	(NH ₄) ₂ SO ₄	Alanine	Asparagine	Glycocolle
349	●	●	●	●	●	●	●
350	●	●	●	●	●	●	●
351	●	●	●	●	●	●	●
353	●	●	●	●	●	●	●
354	●	●	●	●	●	●	●
355	●	●	●	●	●	●	●
356	●	●	●	●	●	●	●
352	●	●	●	●	●	●	●
358	●	●	●	●	●	●	●
60	●	●	●	●	●	●	●
63	●	●	●	●	●	●	●
104	●	●	●	●	●	●	●
105	●	●	●	●	●	●	●

Tableau 8. — L'assimilation de l'azote, présentée sous différentes formes. — Gonidies provenant du genre *Parmelia* No 349-358. — Gonidies provenant du genre *Cladonia* No 60-105.

J'ai poursuivi le développement de ces cultures jusqu'au mois d'avril 1929 (10 mois). Le résultat est resté à peu près le même ; les différences entre les espèces appartenant aux deux groupes de gonidies se sont de plus en plus accentuées. Les photographies (planches IV, V, VI) datent du 15 mars 1929.

Passons en revue les résultats que chaque série de cultures nous a fourni :

A. Combinaisons organiques.

1. *Glycocolle*. Planche IV, fig. a, 1-12.— Les colonies des gonidies de *Cladonia* sont vigoureuses, ayant l'aspect bien portant. Les *Cystococcus Cladoniae furcatae* Chod. (n° 60) et *Cystococcus irregularis* Chod. (n° 105), ont des colonies aplaties, d'un vert très clair. Les *Cystococcus Cladoniae pyxidatae* Chod. (n° 63) et *Cystococcus de Cl. endiviaefolia* (n° 104), par contre, sont d'une teinte plus verte et leurs colonies sont plus élevées au centre. Chaque espèce possède sa morphologie coloniale caractéristique. Parmi toutes les combinaisons azotées que j'ai employées, la glycocolle semble le mieux convenir aux gonidies de ce genre. Les colonies ne présentent aucune décoloration.

Parmi les gonidies du genre *Parmelia*, aucune n'a donné une colonie vigoureuse. La gonidie n° 351, *Cystococcus Chodati* (*Parmeliae*) Jaag, en forme la plus grande. C'est aussi celle qui conservait le plus sa forme culturale spécifique. Les gonidies N° 354, 355, 356 ont les colonies les plus faibles.

2. *Asparagine*. Planche IV, fig. b, 1-7.— Les cultures ressemblent beaucoup aux précédentes. Cependant les colonies du groupe des gonidies de *Cladonia* sont sensiblement plus petites. La morphologie culturale et la teinte sont, par contre, tout à fait identiques et ne présentent aucun indice de décoloration.

Les colonies des gonidies de *Parmelia* ne diffèrent point de celles obtenues en milieu de glycocolle. Pour ces gonidies, le glycocolle et l'asparagine semblent donc être de même valeur.

3. *Alanine*. Planche IV, fig. c, 1-9.— Cette source d'azote convient moins bien aux gonidies de *Cladonia*. Celles-ci se développent toutefois bien dans ce milieu et donnent des colonies considérables. Mais elles n'atteignent pas les dimensions qu'elles atteignent dans les autres milieux contenant de l'azote organique. La couleur des

colonies est à peu près celle des colonies obtenues en milieu de glyocolle et d'asparagine.

Les gonidies de *Parmelia* semblent, au contraire, supporter un peu mieux cette source d'azote. Toutes les colonies des différentes gonidies de ce genre sont légèrement plus vigoureuses que celles des milieux précédents.

B. Sels inorganiques.

1. *Sulfate d'ammonium*. Planche V, fig. a, 1-10.— Parmi les milieux nutritifs qui renferment de l'azote inorganique, c'est le sulfate d'ammonium qui donne les meilleurs résultats. Les gonidies de *Cladonia* présentent des colonies vigoureuses, possédant une morphologie coloniale un peu différente de celle obtenue dans les milieux précédents. La surface est, en effet, moins régulière, de sorte qu'il n'est pas facile de reconnaître les différentes espèces d'après l'aspect des colonies. Le *Cystococcus Cladoniae pyxidatae* semble moins bien supporter le sulfate d'ammonium que les trois autres espèces du même genre. Dans tous les flacons, au bout de deux mois, toutes ces colonies commençaient à se décolorer. Le bord des colonies perdait le premier sa couleur ; puis la décoloration progressa vers le centre. Mais au bout de huit mois encore, les parties élevées sur le substratum présentaient une couleur vert clair.

Les gonidies de *Parmelia* se développaient faiblement pendant les trois premières semaines, mais plus tard, les colonies ne s'agrandissaient plus. Leurs cultures ressemblent, en conséquence, entièrement à celles obtenues dans les autres milieux nutritifs employés.

2. *Chlorure d'ammonium*. Planche V, fig. b, 1-9.— Parmi les gonidies de *Cladonia*, une seule espèce futensemencée. Celle-ci, *Cystococcus Cladoniae pyxidatae* Chod., donnait trois colonies (dans trois flacons) d'environ 15 mm. de diamètre, et d'une couleur vert frais. Cette colonie était donc légèrement plus grande qu'en milieu de sulfate d'ammonium. Ce dernier sel semble dès lors être une source sensiblement moins favorable que le chlorure d'ammonium. Cette série de cultures ressemble à la précédente par la décoloration des colonies. Ce phénomène est plus accentué dans ce milieu que dans celui contenant du sulfate d'ammonium.

Les colonies de *Parmelia* sont petites et différentes les unes des autres, mais donnant le même aspect que dans les autres milieux. Les colonies des gonidies n° 349, 350, 351, 354 et 352 sont relative-

ment vigoureuses, se présentant sous leur forme coloniale spécifique. L'aspect de toutes ces cultures est mat et sec et d'une couleur vert pâle.

3. *Nitrate d'ammonium*. Planche V, fig. c, 1-10.— Les colonies des gonidies de *Cladonia* atteignent un diamètre moyen de 10 mm., en comparaison avec les autres séries, elles sont relativement petites. La couleur est d'un vert foncé et d'un aspect frais. Le nitrate d'ammonium convient donc moins bien comme source d'azote que les combinaisons organiques et le sulfate et le chlorure d'ammonium. Les gonidies de *Parmelia*, par contre, ne souffraient pas plus sur ce milieu que sur les autres. Les N^o 350, 351, 354 donnaient même des colonies notables. Les colonies du groupe *Parmelia* diffèrent les unes des autres par la teinte.

4. *Nitrite de soude*. Planche V, fig. d, 1-11.— Le résultat est renversé. Le groupe des gonidies de *Cladonia* donne des colonies encore plus petites que l'autre groupe. On dirait qu'elles ne se sont pas développées du tout sur ce milieu. Le nitrite de soude serait donc un poison pour les gonidies du genre *Cladonia*. LETELLIER a, en effet, obtenu exactement le même résultat ; mon observation vient donc le confirmer.

Les gonidies de *Parmelia*, au contraire, ne souffrent pas plus sur ce milieu que sur un autre. Les cultures ne sont pas plus vigoureuses que dans le milieu précédent, mais elles ne sont pas plus petites non plus. Le nitrite de soude ne leur est donc pas nocif.

C. Milieu nutritif dépourvu d'azote. Planche V, fig. e, 1-11.

Dans cette série de cultures, je n'ai ajouté à la solution de base aucun sel contenant de l'azote. Le glucose y était additionné en raison de 2%, comme dans les autres séries. Le résultat que j'ai obtenu est tout à fait analogue à celui des autres milieux contenant de l'azote.

Le groupe des gonidies de *Cladonia* donnait des colonies de dimensions notables. Leur couleur était d'un vert relativement foncé et aucune colonie ne présentait, même au bout de huit mois, la moindre trace de décoloration. La morphologie culturelle n'était marquée qu'indistinctement, de sorte qu'il n'était pas possible de reconnaître l'espèce des gonidies par l'aspect macroscopique des colonies.

Les gonidies provenant du genre *Parmelia* étaient très petites. Les n^o 349, 350, 351 avaient donné des colonies faibles ; les autres ne s'étaient pas du tout développées.

Ce résultat était surprenant. Il fallait se demander d'où les gonidies du genre *Cladonia* avaient tiré l'azote nécessaire à leur vie. Je pense que l'agar en contient et que les gonidies sont capables de s'en servir (micronitrophiles).
