

Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 111 (1930)

Artikel: La Symbiose des Lichens et la théorie de la spécificité en général

Autor: Chodat, R.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-90374>

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: 25.04.2026

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

La Symbiose des Lichens et la théorie de la spécificité en général

Par

R. CHODAT

Le terme de Symbiose a été employé pour la première fois par DE BARY en 1879, pour désigner l'association permanente d'Algues avec des Champignons particuliers connue sous le nom de Lichens. Ce terme n'implique en lui-même aucune idée de finalité, ni de comportement physiologique. Le terme de Symbiose n'implique pas non plus la notion d'utilité au profit de l'un des conjoints ou même seulement une aide réciproque de l'Algue et du Champignon que l'on pourrait appeler Symbiose mutualiste. Il y a, en effet, une grande variété de Symbioses; les unes paraissent être indifférentes, l'organisme vert n'étant le plus souvent qu'indirectement utile à l'assimilation de l'organisme incolore. D'autres fois, cette vie en commun de deux catégories d'organismes aboutit finalement à une altération de la plante chlorophyllée; quelques fois cette dernière est, en quelque sorte, parasitée par le symbiote incolore; mais, d'une manière ou d'une autre, les effets de cette vie en commun se traduisent par des avantages ou des désavantages nutritifs. D'autres fois, comme dans les galles, aussi bien chez celles qui sont provoquées par des organismes végétaux que chez celles qui sont l'effet d'excitants de nature animale, il se produit des effets morphologiques remarquables, p. ex. des tumeurs ou tout au moins des déviations dans le développement des tissus, lesquelles confèrent aux organismes chlorophyllés atteints, un faciès particulier. Ainsi dans les bactérioses des Légumineuses, l'effet de ces organismes incolores dans les radicelles, en voie de développement, se traduit par l'apparition de bulbilles. Cependant, la présence de ces bactéries, à l'intérieur des cellules, ne modifie pas la forme du noyau des cellules infectées et la présence du parasite ne se caractérise, dans la cellule, que par une hypertrophie du noyau. La présence des bactéries confère à ces galles

ou à la plante infectée un pouvoir certain d'assimilation pour l'azote élémentaire. Mais, dans d'autres cas analogues, comme dans les bulbilles des *Alnus* et des *Hippophae*, le noyau des cellules de la plante hospitalière exhibe un métabolisme très particulier, qui montre que l'équilibre entre l'organisme incolore et la plante verte hospitalisée n'est pas aussi parfait que dans le cas des galles bactériennes des Légumineuses. Depuis qu'on a montré la nature double des Lichens, de nombreux exemples de Symbioses ont été trouvés et décrits. A chaque niveau de l'évolution végétale, on rencontre des associations de ce type. Déjà chez les Flagellées, on trouve, comme dans le genre *Paulinella*, avec ses faux plastides, représentés par des Algues bleues immergées dans le plasma incolore, des complexes qui n'ont pas été jusqu'à présent, dissociés. Chez les Ciliés, nombreux sont les cas de Symbiose d'infusoires et de cellules vertes appartenant au genre *Chlorella* et *Protococcus*. Plus haut dans la série, des Coelentérés vivent de même avec des chlorelles. On connaît aussi depuis assez longtemps les Zoochlorelles qui vivent en associations avec divers animaux inférieurs. Enfin, même chez des plantes relativement supérieures, on trouve des cavités ou des tissus qui contiennent habituellement des Nostocacées du genre *Anabaena* et qui par conséquent réalisent une sorte de Symbiose entre une Algue bleue et les tissus d'une Fougère, d'une Cycadée ou d'un *Gunnera*.

Mais c'est surtout dans le monde des Champignons que ce mode de vie double présente une grande importance, tous les degrés pouvant se trouver entre le parasitisme et la simple Symbiose.

On connaît la fameuse Symbiose des Orchidées avec des champignons microscopiques, ces derniers présidant à la germination des petites graines et facilitant les premiers développements; ces mycètes pénétrant ensuite dans les tubercules et les racines en formation, servent d'intermédiaires entre la plante et le sol.

La Symbiose des champignons Hyménomycètes, les gros champignons communs en automne dans nos bois de conifères et de feuillus, est d'une plus grande importance encore. Le mycélium de ces champignons, traversant l'humus de nos forêts, vient s'associer aux jeunes racines de ces arbres, les recouvrant d'un revêtement cotonneux et produisant ces êtres doubles appelés Mycorhizes ectotrophiques. D'après les recherches de plusieurs auteurs, en particulier MANGIN, MELIN, MOELLER, etc., ce revêtement mycélien est nécessaire au bon développement des racines de ces arbres forestiers

et leur confère des aptitudes nutritives nouvelles, les champignons servant d'intermédiaires entre les combinaisons azotées présentes dans le sol et la nutrition nitrogénée de nos arbres.

RAYNER a attiré naguère l'attention des botanistes sur le cas très particulier de l'envahissement de la Bruyère commune par un champignon qui suit la plante, dans ses tissus, de la germination jusqu'à la production des graines.

Mais si les effets physiologiques de la vie en commun de ces champignons avec la plante hospitalière sont parfois remarquables, les effets morphogènes qu'ils provoquent sont souvent peu apparents: tout au plus, faut-il signaler quelques réactions des tissus avoisinants le symbionte. Plus importants sont les effets morphogènes qui caractérisent les galles proprement dites, c'est-à-dire les Zoocécidies, tumeurs provoquées sur des tissus de plantes vertes par des piqûres d'insectes. On sait qu'à chaque type de piqûre correspond une morphologie spéciale de la galle produite, laquelle est en quelque sorte une riposte morphologique à l'excitation d'un virus spécifique ou simplement provoquée par la présence de l'organisme animal en voie de développement.¹ Ces curieuses morphologies dont chacune possède une anatomie qui n'appartient en propre ni à l'organisme excitant, ni à l'organisme excité, dépendent évidemment, d'une part, de la faculté spécifique de réagir de la plante hospitalisée et d'autre part, de la nature spécifique de l'excitant secrété par l'animal. Ce sont là des Biomorphoses, qu'on peut mettre en parallèle avec celles qu'exhibent certains champignons Ascomycètes (Lichens) qui vivent en associations (Symbioses) avec des Algues spécifiques. Au point de vue physiologique, ces associations confèrent à ces espèces de champignons le pouvoir de se passer, pour leur nutrition hydrocarbonée, soit du parasitisme, soit du saprophytisme et de vivre en conséquence comme des organismes verts indépendants. Cela leur permet de conquérir des territoires dont les vrais champignons, à cause de leur parasitisme, sont absolument exclus. Mais la morphologie de ces Ascomycètes est si différente de celle des champignons de la classe correspondante non symbiotique, qu'il est bien évident que les appareils végétatifs des Lichens^{2 et 3}

¹ CHODAT, R.: *Principes de Botanique*, Genève (1907).

² Fr. MOREAU, F., *Les Lichens, Morphologie, Biologie, Systématique*, Paris, chez P. Lechevalier (1927).

³ TOBLER, F., *Biologie der Flechten*, Berlin (1925).

semblent ajustés, ainsi que ceux des plantes vertes supérieures, en vue de la distribution des corpuscules chlorophylliens qui président à l'assimilation du carbone atmosphérique. Une semblable morphologie fait totalement défaut aux champignons Ascomycètes incolores et aux autres champignons, dont certains représentants, s'associant avec des Algues, s'écartent du type général. Mais l'activité de ces cellules vertes étrangères n'est jamais très intense, dans les Lichens, car nous savons que la vitesse de croissance de ces plantes est très faible.¹ Il est rare que les disques des Lichens foliacés s'accroissent plus de 1 cm. en diamètre par année. Le plus souvent il faut des années avant que le Lichen atteigne sa grandeur définitive.

Le nombre des genres de Lichens et plus encore celui de leurs espèces est énorme. Il a fallu à les énumérer et à les décrire, plus d'un siècle de patientes recherches.² Ce sont les seuls êtres végétaux qui, en tant que « Classe », vivent en Symbiose obligatoire, et dont toute l'hérédité ne se comprend que sous l'angle de cette vie en commun.

Sollicité par le Comité annuel de St-Gall, de présenter une conférence à l'Assemblée générale de notre Société (1930), j'ai choisi parmi les objets de mes études, le sujet qui me paraissait avoir, pour nos amis de St-Gall, le plus d'intérêt local, et en même temps présenter aussi un intérêt général. En effet, la découverte de la Symbiose des Lichens a été faite par un St-Gallois, SIMON SCHWENDENER, que la science botanique considère, avec raison, comme l'un des maîtres du XIX^e siècle. D'autre part, j'ai été amené, par de minutieuses études d'algologie, poursuivies pendant quarante ans, et plus particulièrement par des recherches sur la spécificité et la culture des Algues unicellulaires, à envisager le problème de la Symbiose des Lichens, sous un jour nouveau, ce qui m'autorise à exposer ce sujet difficile entre tous, à notre Assemblée annuelle générale.

Pour ce qui concerne l'étude des gonidies des Lichens (cellules

¹ FINCK, BRUCE, *The rate of growth and ecesis in Lichens*, Mycologia IX (1917).

² ZAHLBRUCKNER, A., *Catalogus Lichenum universalis*, Leipsig (1922) se continue: Id. *Flechten*: A. Allgemeiner Teil von M. FUNFSTÜCK. B. Spezieller Teil von A. Z., Leipsig (1907) in Engler, *Die Nat. Pflanzenfamilien*, I. Teil, 1. Abteil.

vertes qui vivent en symbiose avec des champignons, la plupart Ascomycètes), j'ai été aidé par plusieurs élèves collaborateurs, dans mon laboratoire: M^{lle} T. RAYSS, M^{lle} KORNILOFF, M^{lle} STABINSKA, MM. BIALOSUKNIA, LETELLIER, et last not least, par M. OTTO JAAG.

Mais j'ai aussi songé à présenter ce travail ici-même, parce que dès le début de son existence, la lichénologie a fait partie des préoccupations de notre Société. Pour une partie importante, la lichénologie est une science éminemment helvétique.

Déjà en 1817, deux ans après la fondation de la Société Helvétique des Sciences Naturelles, E.-L. SCHAEERER faisait paraître, dans le premier numéro de notre première publication scientifique, un mémoire intitulé « Gyrophorarum helveticarum adumbratio »;¹ c'est le premier mémoire scientifique édité par les soins de notre Société.

Méconnus par les anciens botanistes ou négligés par ces derniers, les Lichens sont classifiés par HALLER, en 1769.²

SCHAEERER de Berne,³ un des maîtres de la Lichénologie systématique, de 1817 à 1850, sans relâche, observe, collectionne, classe. Son œuvre devenue classique est continuée par HEPP, aidé et conseillé par NAEGLI de Zurich. Ils éditent un bel ouvrage illustré qui est destiné à expliquer la collection de Lichens qui fait suite à l'œuvre de SCHAEERER. Cet ouvrage, ils le dédient aux mânes de l'illustre Bernois. On précise mieux qu'on ne l'avait fait jusqu'alors, les caractères des Lichens, en utilisant l'apparence et la dimension des spores qui se forment dans les conceptacles appelés apothécies, et qui correspondent à des appareils fructifères de même nature, qui se produisent à partir des champignons Pyrénomycètes et Discomycètes.

Dès 1800, à l'étranger et en Suisse, se développe peu à peu une vraie science lichénologique: ACHARIUS (1745 à 1818), FRIES, E. M., FRIES, TH. M. FRIES.

Mais dès le milieu du siècle dernier, l'intérêt grandit pour ces êtres végétaux énigmatiques et l'on peut bien dire que de 1852

¹ Id. Naturwissenschaftlicher Anzeiger der allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die Gesammten Naturwissenschaften (1817), Berne, p. 6.

² HALLER, A. v., *Nomenclator ex historia plantarum indigenarum Helvetiae excerptus*. auct. A. v. H., Bernae (1769).

³ SCHAEERER, L. M., *Lichenes helvetici exsiccati*, Bernae (1826 et seq.). — Id. *Spicilegium Lichenum helveticorum*, Bernae (1823—1850).

Id. *Enumeratio critica lichenum europaeorum*. 327 p. (1850).

à 1865, l'attention d'un grand nombre de botanistes se concentre sur cette étude captivante :

TULASNE (1852); HEPP, PH. (1853—1867) — KOERBER (1846—1865) — KREMPELHUBER, V. (1867) — MASSALONGO (1852) — NYLANDER (1852—1885) — MÜLLER, J. (1862).¹

EDMOND BOISSIER, lui-même, s'est fait acquéreur, à ce moment, des fameuses collections de E.-L. SCHAEERER. J. MÜLLER, alors conservateur de l'Herbier de CANDOLLE, devient possesseur des collections et documents de HEPP.² A ce moment, la lichénologie occupe vraiment une première place parmi les préoccupations des systématiciens-cryptogamistes. Chacun s'efforce de perfectionner les méthodes d'investigation et le système de la classification des Lichens. SCHWENDENER, dans le laboratoire de NÆGELI, s'occupe de la constitution du thalle, de la nature de l'écorce et du mode de croissance de leurs différents tissus ainsi que de la nature des cellules vertes qu'on appelle gonidies.

En 1849 paraissent les deux grandes contributions de NÆGELI sur les Algues et plus particulièrement son fameux ouvrage: « Gattungen einzelliger Algen » (1849).³ Ses recherches algologiques permettent alors à SCHWENDENER de porter son attention sur l'analogie et sur l'homologie des Algues et des Gonidies. Il se pose des questions relatives à l'origine de ces Algues vertes qu'il considère au début comme produites par des renflements de branches mycéliennes.

Mais, à l'instar de DE BARY,⁴ il s'aperçoit de la remarquable similitude que présentent ces éléments verts (ou vert-bleuâtres) avec certaines Algues unicellulaires décrites par les algologues et plus particulièrement par NÆGELI, RABENHORST et d'autres.

Il se demande alors par quelle singulière fantaisie la nature a répété, chez les Lichens, des structures cellulaires identiques à celles qu'on rencontre dans certaines Algues et ceci à un tel point

¹ MÜLLER, J. argov., *Principes de la classification et énumération des lichens des environs de Genève*. Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève, XVI (1862).

² HEPP, PH. Dr., *Abbildungen und Beschreibungen der Sporen zum I., II., III. und IV. Band der Flechten Europas* in getrockneten, mikroskopisch untersuchten Exemplaren. Zürich (1853—1867).

³ NÆGELI, *Gattungen einzelliger Algen*, Zürich (1849).

⁴ DE BARY, *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten*. Leipzig (1866).

qu'un expert ne saurait distinguer entre ce qui est algue et ce qui est gonidie.

De même, DE BARY qui venait de publier (1866) son fameux livre « Morphologie und Physiologie der Pilze und Flechten », lui aussi se pose, à propos des Gonidies des Lichens cette question : Ou bien ce sont des Algues, de forme et de contenu identiques aux Gonidies des Lichens, ou ces soi-disant Algues sont des Gonidies de Lichens détachées, errant librement comme propagules de ces plantes.

Il semble bien que SCHWENDENER¹ ait été fortement impressionné par les remarques de DE BARY, car peu après la parution de ce livre, il reprend cette étude des Gonidies et reconnaît l'erreur qu'il avait commise précédemment, lorsqu'il avait cru à un lien génétique entre ces Gonidies et les filaments incolores du Lichen.

C'est alors que paraît le fameux mémoire de FAMINTZIN et BARANETSKY,² annonçant que ces botanistes ont réussi à obtenir des zoospores (cellules propagatrices mobiles) à partir de ces gonidies de Lichens, ces dernières étant du type de l'Algue connue alors sous le nom de *Cystococcus humicola*, Naeg. FAMINTZIN et BARANETSKY ne concluent pas cependant à la nature algologique de ces productions ; ce sont pour eux des Gonidies libérées. Les Algues du même type qui vivent en liberté, proviendraient de cette libération des Gonidies lichéniques. C'était en 1866. SCHWENDENER, alors, subitement (1867), saisit la vérité et il profite de la réunion annuelle de la Société Helvétique des Sciences Naturelles à Rheinfelden,³ pour présenter sa nouvelle théorie de la nature double des Lichens.

Cette communication, suivie bientôt de son bel ouvrage publié comme discours du Recteur à l'Université de Bâle, en 1869 : « Die Algentypen der Flechtengonidien », fit naturellement sensation.⁴ Accepté d'emblée par les anatomistes et les physiologistes, sa théorie

¹ SCHWENDENER, S. *Untersuchungen über den Flechtenthallus*, in Naegeli, Beiträge z. wiss. Bot.

² FAMINTZIN et BARANETSKY, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gonidien- und Zoosporenbildung bei Physcia parietina*, Bot. Ztg. 25 (1868).

³ SCHWENDENER, S., *Über die wahre Natur der Flechten*, in Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, in Rheinfelden (1867), p. 88 90.

⁴ SCHWENDENER, S., *Die Algentypen der Flechtengonidien*. Programm für die Rektoratsfeier der Universität Basel (1869).

fut vivement attaquée par les spécialistes, par les gens compétents en lichénologie comme V. KREMPELHUBER, FRIES, NYLANDER, et MÜLLER Argoviensis, systématiciens habiles et savants qui accumulèrent argument sur argument pour rendre suspecte la théorie de SCHWENDENER, même pour la rendre ridicule. Chacun de ces spécialistes s'était fait connaître avantageusement par des œuvres lichénologiques et aujourd'hui encore, leurs travaux et leurs collections sont consultés par tous ceux qui s'intéressent à la question du Lichen.

En parcourant les textes des polémiques publiés par les adversaires de SCHWENDENER, on est étonné de l'aveuglement des lichénologues et de la pauvreté de leurs arguments, tandis qu'on admire d'autant plus, la digne réserve de SCHWENDENER devant le déluge d'imprécations de ses opposants, critiques souvent rédigées en excellent latin, lesquelles s'efforcent toutes « *ejusdem farinae* » d'ensevelir l'hérésie nommée Schwendenérisme et de la noyer sous leurs sarcasmes. Comparez, au contraire, une des rares répliques de SCHWENDENER :¹ « *Erörterungen zur Gonidienfrage* », Flora, Regensburg (1872), dont j'extrais cette conclusion page 22 : « Ich hoffe, durch vorstehende Auseinandersetzungen gezeigt zu haben, dass in der Tat die Algennatur der Flechtengonidien in einer Reihe von Fällen festgesetzt, in anderen höchst wahrscheinlich, in keinem unwahrscheinlich ist. » Et autre part : Diese Beispiele sollen bloss zeigen, dass das Studium der Gonidien noch lange nicht abgeschlossen ist.

Peu après, ED. BORNET, le grand algologue français,² qui était aussi un distingué lichénologue, confirmait d'une manière éclatante les conclusions de SCHWENDENER sur la nature des gonidies et ajoutait à ceux décrits par SCHWENDENER de nouveaux types d'Algues vivant en symbiose.

Les Lichens sont des êtres doubles ; ils se reproduisent d'une part, comme les Champignons Ascomycètes, par des spores éjaculées hors de conceptacles nommés asques ; mais il est bien évident que ces spores sont des spores de champignons, et à leur germination, déjà observée par TULASNE, puis par BORNET, ces spores produisent

¹ SCHWENDENER, S. *Erörterungen zur Gonidienfrage*, Flora, Regensburg (1872), p. 22.

² BORNET, ED., *Recherches sur les gonidies des Lichens*. Ann. sc. nat. bot. 5^e série. 17. 1. (1873) 45.

des hyphes de champignons. Pour constituer un Lichen, il faut que ces hyphes rencontrent des Algues et les entourent de leurs filaments crampons, les emprisonnent et les excitent à un développement ultérieur. On pouvait alors objecter à la théorie de SCHWEN-DENER qu'elle ne serait complètement démontrée que lorsqu'on aurait pu, par analyse, isoler les germes d'Algues en culture pure d'une part, et les spores de l'Ascomycète d'autre part, et qu'on aurait dès lors, dans des conditions de pureté absolue, et par des méthodes inéquivoques, reconstitué, par synthèse, le Lichen primitif.

L'analyse du Lichen est chose récente, pour ce qui est des Algues, mais la synthèse, à ma connaissance, n'a pas été réalisée de telle manière que la critique soit désarmée. Je m'abstiens donc de discuter les synthèses décrites par G. BONNIER. Ce botaniste travaillait à un moment où la question des cultures pures était encore dans l'enfance, même autour de l'École de Pasteur, lequel était plus préoccupé de résultats physiologiques que de constatations morphologiques.

Des essais de cultures pures de champignons-lichens ont été entrepris par E. STAHL (1877)¹ à propos de Lichens Pyrénocarpés et par un heureux hasard, la synthèse s'effectuait sans trop de difficultés. Mais il ne s'agit pas, dans ce cas, de cultures pures. A. MOELLER (1887)² a réussi, à partir de spores et de spermaties, à cultiver le champignon d'un certain nombre de Lichens crustacés. HÄYREN,³ TOBLER⁴ et d'autres encore ont obtenu également des mycéliums, plus ou moins purs et même des ébauches de différenciation lichénique, pour ce qui est des couches corticales et médullaires.

Mais ce n'est que tout récemment que KILIAN et WERNER,⁵

¹ STAHL, E., *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten*, Leipzig (1877).

² MOELLER, A., *Über die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen*. Dissert. Münster, 52 p. (1887).

³ HÄYREN, *Beobachtungen bei der Kultur von Flechtengonidien*. C.-R. du Congrès des naturalistes et méd. du Nord, à Helsingfors (1902).

⁴ TOBLER, F., *Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten*. Ber. d. d. bot. Ges. 27 (1909).

Id. *Zur Ernährungsphysiologie der Flechten*, *ibid.* 29 (1911) 3.

Id. *Zur Biologie der Flechten und Flechtenpilze*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 49 (1911) 389.

Id. *Biologie der Flechten*. Berlin (1925), avec une planche coloriée.

⁵ KILIAN, CH. et WERNER, R. G., *Cultures pures des Champignons de Lichens*. C.-R. Acad. Sc. Paris 179 (1924), 1339—1342.

puis WERNER¹ ont fait croître, dans des conditions d'asepsie complète, des thalles de divers Lichens qu'ils ont amenés assez loin pour qu'à partir de ces exemples, on puisse désormais s'appliquer à la synthèse des Lichens, qu'ils n'ont pas non plus réalisée.

Dans la nature, la multiplication des Lichens se fait souvent par des propagules de nature double, nommés « Sorédies », déjà anciennement signalées, par exemple par SCHAEERER, sous le nom de « Keimpulver » et dont l'origine et la structure ont été soigneusement décrites par SCHWENDENER (1860). Il s'agit ici de réseaux d'hyphes détachés dans l'intérieur du thalle, emprisonnant des gonidies et s'isolant de plus en plus, perçant l'écorce du thalle et constituant finalement des poudres gris-verdâtres ou jaunâtres. Ces globules submicroscopiques qui contiennent, dans une pelote d'hyphes, un groupe de gonidies, sont donc de nature double. Expulsés du thalle, ces globules sont dispersés par le vent et sont l'origine de nouveaux Lichens. C'est souvent à partir de ces sorédies que se forment, sur les troncs d'arbres ou sur les surfaces rocheuses, des enduits grossièrement pulvérulents et finalement finement poussiéreux, verdâtres, dans lesquels les cellules des Algues sont libres ou plus souvent associées à des lacis minuscules de hyphes, trahissant ainsi leur origine ou leur évolution lichénique. La composition exacte de ces poussières vertes n'a pas encore été étudiée avec précision, par la méthode des cultures pures. Nous en avons isolé: *Pleurococcus Naegelii*, Chod., *P. Monas* (Aghd.), *Stichococcus sp.* et des Algues unicellulaires appartenant à des Protococcacées.

Il y a, sans doute, dans ces poussières vertes, un matériel complexe, tout prêt à fournir des gonidies de Lichen et pourtant certaines des Algues unicellulaires, présentes dans ces enduits verts, ne paraissent pas, autant qu'on le sait jusqu'à présent, être aptes à constituer, avec un champignon correspondant, des Lichens définitifs.

Du temps de SCHWENDENER et de BORNET, l'identification des Algues-gonidies avec celles rencontrées dans la nature, à l'état libre, présentait apparemment moins de difficultés qu'aujourd'hui.

¹ WERNER, R. G., *Xanthoria parietina*, Lichen, son champignon en culture pure. Bull. Soc. mycol. Fr. 41 (1925), III^e fasc., 385 (1 pl.).

Id. *Recherches biologiques et expérimentales sur les Ascomycètes de Lichens*. Thèse (Paris), Ser. A. n. 1094, n^o d'ordre 1939. Mulhouse, Braun & C^{ie}, Impr. (16, Rue Louis-le-Grand, Paris (1927)).

L'évaluation spécifique des Algues unicellulaires vertes se faisait par comparaison, au microscope, et les ouvrages de RABENHORST et de NÆGELI permettaient seulement des comparaisons grossières, mais que l'on croyait alors suffisantes. Aussi, voyons-nous, SCHWENDENER et BORNET rapporter les gonidies vertes, unicellulaires, à un petit nombre d'espèces que chacun croyait pouvoir aisément reconnaître, au microscope et à première inspection: *Cystococcus humicola* Naeg., *Pleurococcus vulgaris*, *Protococcus* (au sens de Rabenhorst, Fl. Europaea Algar. III et qui, selon SCHWENDENER, ne pouvait être distinguée, à l'état de gonidie, de l'espèce précédente). On citait, éventuellement, comme capables de fonctionner aussi comme gonidies: *Stichococcus bacillaris*, *Palmella botryoides*, *Botrydina vulgaris*, *Gloeocystis rupestris*, etc.

Mais avec le développement de l'algologie moderne, qui utilise, pour la définition des espèces, la méthode des cultures pures, et qui tient compte non seulement de la morphologie cellulaire, mais qui compare les espèces au moyen du faciès colonial, de même qu'elle utilise la physiologie comparée des espèces isolées en milieu aseptique, on s'est aperçu que des désignations comme *Pleurococcus vulgaris*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, sont des termes collectifs appliqués à des groupes d'espèces élémentaires lesquelles, sur des milieux appropriés et standardisés, sont aussi distinctes les unes des autres que le sont les espèces linnéennes de plantes supérieures.¹

On pouvait se demander, dès lors, si cette multiplicité d'espèces élémentaires, constatée dans le monde des Algues, se retrouverait aussi dans celui des gonidies vertes. L'analyse de deux premiers Lichens examinés par nous: *Solorina saccata* du Petit-Salève, à Genève, et *Solorina crocea*, des Alpes du Valais (2600 m.), confirma cette supposition. Tout d'abord, les deux Lichens en question sont caractérisés par un genre de gonidie mal défini ci-devant et appelé *Dactylococcus*, mais qui doit être classé définitivement dans le genre *Coccomyxa*. Les gonidies de ces deux espèces de Lichens diffèrent nettement l'une de l'autre, par la dimension des cellules et aussi par l'apparence des cultures pures. Elles-mêmes diffèrent des *Coccomyxa* trouvés autre part dans la nature, par des caractères assez nets, pour qu'on puisse en faire des espèces élémentaires particulières.

¹ CHODAT, R., *Monographies d'Algues en cultures pures (Gonidies de lichens)* in Beitrage zu Kryptogamenflora der Schweiz, Bd. IV, Heft 2 (1913).

De même, nos recherches sur les espèces de *Cladonia* nous ont révélé que chez toutes, comme cela était déjà connu depuis SCHWENDENER, la gonidie est une Algue verte unicellulaire, qui peut porter le nom approximatif, donné par NÆGELI: *Cystococcus humicola*, algue que ce savant avait rencontrée sur des milieux humides.

Cependant, chaque espèce de *Cladonia* possède une race particulière ou espèce élémentaire de ce *Cystococcus*. Chacune de ces races, en culture pure, exhibe, sur le milieu Agar sucré, un faciès colonial (macro-colonie) particulier. Parfois même, le *Cystococcus* de la même espèce lichénique se présente, selon la localité géographique, comme gonidie spécifique.

Ainsi donc, contrairement à l'opinion simpliste de SCHWENDENER et de ceux qui l'ont suivi, le *Cystococcus humicola* n'est pas une espèce unique d'Algue, commune, comme gonidie, à différents genres et espèces de Lichens foliacés ou fruticuleux, mais c'est une désignation collective, comprenant des espèces élémentaires particulières, chacune spéciale à une espèce de Lichens. Le genre *Cystococcus* comprend dès lors un grand nombre d'espèces (plusieurs ont été sélectionnées en dehors des Lichens), les unes libres, les autres symbiotiques et spécifiques pour chaque espèce de Lichen correspondante.

D'autre part le *Cystococcus* isolé, dans mon laboratoire, par mon élève LETELLIER,¹ à partir du Lichen *Xanthoria parietina*, est encore une autre espèce, distincte des gonidies caractérisant les espèces de *Cladonia*.

WARREN² a confirmé ces résultats et les a étendus à d'autres espèces de Lichens, trouvant partout, également, la spécificité.

Pour vérifier cette intéressante théorie, j'ai fait faire à M. OTTO JAAG³ une enquête analogue sur le genre *Parmelia*, genre de Lichens riche en espèces bien définies. Ici encore, les espèces (*Parmelia tiliacea*, *Parmelia caperata*, etc.) se sont montrées cha-

¹ LETELLIER, *Etude de quelques gonidies de Lichens*. Bulletin de la Société botanique de Genève, II^e série (1917).

² WARREN, H., *Reinkultur von Flechtengonidien*. Finska vetensk. Soc. Förh. 61, Abt. I, n^o 14, 79 (1918—1919).

³ JAAG, O., *Recherches expérimentales sur les gonidies des Lichens appartenant aux genres Parmelia et Cladonia*. Bull. Soc. bot. Genève, XXV, fasc. 1 (1). (1929).

une munie d'une gonidie spécifique. Mais le résultat le plus important de cette dernière enquête était que l'ensemble des races ou espèces élémentaires de gonidies, extraites des diverses espèces de *Parmelia*, présentait par rapport aux gonidies extraites par nous des diverses espèces de *Cladonia*, un comportement qu'on peut appeler générique; ces gonidies du genre *Parmelia* se ressemblant plus les unes aux autres qu'elles ne ressemblent, comme ensemble, aux gonidies des *Cladonia*.

Nous n'avons pas encore pu reconnaître à quel Lichen correspondrait le *Pleurococcus Naegelii* Chod. et qui en constituerait la gonidie. Cette espèce d'Algue est cependant très commune dans la nature et y constitue les enduits verts bien connus.

J'ai étendu ensuite ces analyses aux Lichens qui ont, dit-on, des gonidies du type *Pleurococcus*,¹ et ici encore, nous les avons trouvées spécifiques. Chez *Toninia* et chez *Verrucaria*, elles sont d'un type que nous avons appelé précédemment *Cocobotrys*, chez les Endocarpacés, d'un type rappelant le *Pleurococcus Monas* (Aghd.) Chod.; d'un autre type enfin chez les *Umbilicaria*.

Nous sommes donc amenés, par ces résultats et par ces considérations, à la conclusion que la société représentée par les Lichens n'est pas seulement un mariage qui se ferait entre le Champignon-lichen, au hasard des rencontres, avec une Algue quelconque, mais que les espèces *Cladonia*, par exemple, s'associent avec des espèces de *Cystococcus* d'un type, qui diffère par un ensemble de caractères du type des espèces de *Cystococcus* qui s'associent aux Champignons-lichens participant à la constitution des espèces lichéniques de *Parmelia*.

L'ancienne idée d'une rencontre fortuite de divers Champignons-lichens avec une seule et même Algue le *Cystococcus humicola*, espèce qui serait commune à beaucoup de genres de Lichens, doit donc être abandonnée.

Les lichénologues du temps de SCHWENDENER défendaient par de mauvais arguments la théorie de l'unicité des Lichens, croyant que le dogme de l'espèce lichénique était en danger si l'opinion de SCHWENDENER se vérifiait: que les Lichens sont des mycètes vivant en parasites ou en symbiotes sur des Algues. Alors, il n'y

¹ CHODAT, R., *Nouvelles recherches sur les gonidies des Lichens*. Comptes-rendus de l'Académie des Sciences 191 (1930), 469.

aurait plus eu de Lichens, puisque les genres et les espèces que ces savants avaient patiemment étudiés disparaîtraient en tant qu'unités systématiques. Si cela se confirmait, il n'y aurait plus eu d'autre solution que de distribuer les deux symbiotes l'un parmi les Champignons pour ce qui est du Champignon-lichen, et l'autre, parmi les Algues, pour ce qui est des gonidies.

Mais tout en reconnaissant la réalité du phénomène de la symbiose, des lichénologues comme REINKE ont fait remarquer que la distribution des Champignons-lichens parmi les Ascomycètes n'est pas chose facile. C'est alors comme si, au cours de l'évolution de ces Ascomycètes, certains champignons, proprement dits, avaient été déviés de leur évolution habituelle, en raison de leur mode de croître en symbiose; cette catégorie de mycètes forme une classe de plantes, avec ses familles, ses genres et ses espèces définis, tout d'abord par leur comportement symbiotique, mais ayant, au cours de leur évolution, acquis des caractéristiques nouvelles qui les séparent, comme morphologie spéciale, de leurs congénères non symbiotiques.

Il devenait donc peu probable que l'on pourrait réellement, dissociant ce complexe, refouler le Champignon vers des classes correspondantes d'Ascomycètes parasites ou saprophytes, tandis que la gonidie trouverait tout naturellement sa place parmi les espèces des Algues.

En réalité, le Champignon-lichen est comme adapté à cette vie symbiotique et ce n'est qu'avec peine ou exceptionnellement qu'on peut faire vivre le mycète en l'absence de la gonidie et l'amener jusqu'au stade reproducteur ascospore.

Tout semble, en effet, prouver que ces Champignons-lichens ne réalisent, *en nature*, leur évolution ontogénique complète qu'en présence de gonidies particulières. Dès lors, si cette manière de voir se précise, les Lichens constitueraient, dans leur ensemble, une classe de végétaux qui ont acquis, en symbiose, une évolution spéciale, ce qui en fait des êtres à part. De là, le maintien des Lichens en tant que groupe systématique par tous les lichénologues et mycologues modernes.

Au point de vue systématique, les lichénologues de jadis étaient partiellement dans le vrai. Les Lichens ne sont pas seulement des symbiotes, mais ils sont des êtres dont la double évolution s'est faite sous le signe de l'enchaînement d'une Algue et d'un Champignon.

Chez eux l'espèce est une notion sociale qu'il ne faut pas confondre avec celle d'espèce habituelle. Leur spécificité est pour une part dans l'Algue qui est, comme nous l'avons dit, particulière à une espèce de Champignon-lichen et d'autre part dans le Champignon-lichen qui lui aussi se comporte corrélativement. Il y aurait donc là un double génotype.

Mais à préciser ces notions de spécificité particulières, soit au point de vue physiologique, soit au point de vue morphologique, il faudra encore bien des expériences avant de pouvoir exprimer en termes précis la causalité de ces biomorphoses!

Peut-on, par synthèse, réunir en de nouvelles associations des Champignons-lichens d'un genre défini avec des Algues unicellulaires, former des sortes d'hybrides et construire ainsi de nouveaux Lichens; ce serait un problème du plus haut intérêt et qui permettrait de résoudre cette importante question de morphologie: dans quelle mesure le Champignon-lichen est-il influencé par la présence de l'Algue, pour adopter une morphologie spéciale, de même que les « Galles » d'un même chêne sous l'excitation de divers insectes, exhibent une morphologie et une anatomie spécifiques?

Les Lichens, que j'ai, en 1907, classés parmi les biomorphoses présentent, pour chaque espèce, une morphologie particulière; celle-ci, à n'en pas douter, est le résultat de cette symbiose, laquelle se montre dès lors morphogène.

Comme, au cours des temps, les Lichens répètent une même morphologie et que ce sont cependant des êtres doubles, constituant en quelque sorte une unité supérieure d'un type social particulier, il y a là un problème de génétique du plus haut intérêt. Il y a même un problème de phylogénie; l'évolution phylogénétique de la classe des Lichens, considérée à la lumière de la symbiose, est encore à décrire, car, si incomplète que soit encore la systématique des Lichens, cette étude a abouti à les classer, comme les unités systématiques indépendantes, en Ordres, en Genres et en Espèces. Cette classification est à la fois naturelle pour ce qui est des Champignons-lichens et pour ce qui est des gonidies, leurs associés. Mais c'est là un de ces problèmes qui ne pourra être résolu que par l'emploi des cultures pures.

La multiplicité des espèces élémentaires de gonidies, Algues sélectionnées par des Champignons-lichens correspondants, pose aussi une question d'origine. Sans vouloir, dès maintenant, l'expli-

quer par analogie avec ce qui se passe chez les Algues unicellulaires, je rappelle que j'ai récemment montré que la stabilité de ces races élémentaires, telle qu'elle résulte de nombreuses investigations relatives aux cultures pures des Algues, n'est qu'illusoire.

Spontanément, à certains moments, au milieu d'un matériel uniforme, issu d'une cellule unique, peuvent apparaître des formes nouvelles, par mutation.

Les mutations observées au sein de ces cultures, issues d'un seul germe, diffèrent de l'espèce élémentaire initiale par des caractères qui sont de l'ordre d'importance de ceux qui séparent les espèces élémentaires, sélectionnées de la nature.

On peut dès lors faire l'hypothèse, hautement probable, que les multiples variétés de gonidies sont, elles aussi, le résultat d'une mutation analogue et que l'action sélective des Champignons-lichens a eu pour effet de trier ces races de gonidies et de les maintenir relativement constantes et spécifiques.

Le temps nous manque pour parler des gonidies qui appartiennent à d'autres catégories d'Algues que nous étudions présentement, comme par exemple les Cyanophycées et celles qui sont connues sous le nom de *Phycopeltis*, *Trentepohlia* etc. Ainsi nous attend tout un monde de problèmes complexes, relatifs à la symbiose et à la spécificité.

* * *

Cette conférence était accompagnée de projections représentant les Lichens énumérés, les types de gonidies et la spécificité de ces dernières en culture pure.

Des mutations d'Algues unicellulaires obtenues à partir de cultures monosporées ont été aussi présentées.