

Zeitschrift: Journal forestier suisse : organe de la Société Forestière Suisse
Herausgeber: Société Forestière Suisse
Band: 55 (1904)
Heft: 2

Artikel: Symbiose et parasitisme
Autor: Jaccard, Paul
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-785546>

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: 13.01.2026

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

JOURNAL FORESTIER SUISSE



ORGANE DE LA SOCIÉTÉ DES FORESTIERS SUISSES

55^{me} ANNÉE

FÉVRIER 1904

N^o 2

Symbiose et parasitisme.

I.

Les Micorhizes et leur rôle dans la nutrition des essences forestières.

Par *Paul Jaccard*, professeur au Polytechnicum.

Le terme de *Mycorhiza* a été pour la première fois introduit par Frank en 1885 dans une note intitulée: „*Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze*“, publiée dans les „Berichte der deutsche botanischen Gesellschaft“.

Frank désignait par là, l'association étroite qui s'établit entre les radicelles d'un grand nombre d'arbres forestiers et le mycelium filamenteux de certains champignons, association si intime, que la racine constitue avec le mycelium un tout morphologique défini, possédant la netteté d'un organe normal.

Avant Frank, toutefois, plusieurs naturalistes avaient signalé de semblables associations, mais la plupart n'en ont pas compris la véritable signification. Avant 1850 déjà, Th. Hartig, dans ses „*Vollständigen Naturgeschichte*“ décrit les mycorhizes du *Pinus sylvestris*; Gasparini en 1856, les observe chez le pin d'Halep, le mûrier blanc, le châtaignier et le coudrier. Gibellini, en recherchant les causes d'une maladie du châtaignier les découvre sur les racines de cette plante et sur celles de plusieurs cupulifères. P. E. Müller en 1878 les signale sur les racines du hêtre en Danemark. C'est Kamienski, qui le premier, en 1881, dans son mémoire „*Die vegetativen Organe der Monotropa hypopitys*“ attribua un caractère symbiotique aux mycorhizes du *Monotropa*. Elias Fries qui en 1832 les observa également sur le *Monotropa* ne leur accorde aucune importance.

Le caractère morphologique des mycorhizes est loin d'être uniforme. L'association du champignon avec la racine de son hôte oscille entre deux formes extrêmes: dans l'une, la racine est recouverte par les filaments du champignon qui l'entourent d'une *gaîne mycélienne*, leur réunion constitue les mycorhizes *ectotrophes*; telles sont celles des Conifères et des Cupulifères (fig. 1). Dans l'autre, le mycelium du champignon se développe à l'intérieur des cellules corticales des racines de son hôte, sous la forme d'un peloton d'hyphes, qui ne possèdent avec l'extérieur de la racine presqu'aucune communication directe; le complexe ainsi formé a reçu le nom de *mycorhyze endotrophe*; on l'observe spécialement chez les Ericacées, Vacciniées, Orchidées, etc. (fig. 2 et 3).

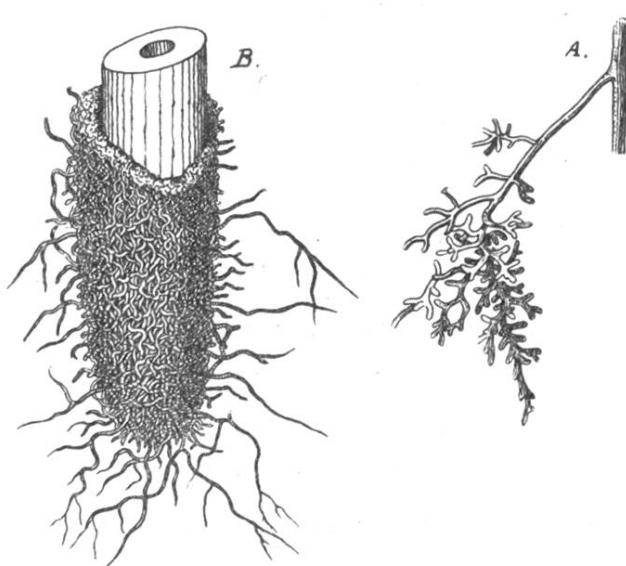


Fig. 1.

A. Mycorhizes ectotrophes du hêtre. B. Gaine mycélienne à l'extrémité d'une mycorhyze.
(D'après Pfeffer, L. Schröter del.)

pas. Schlicht (40)* sur 105 espèces végétales ligneuses et herbacées du Nord de l'Allemagne en trouve 70 pourvues régulièrement ou occasionnellement de mycorhizes. Janse (21) à Java en trouve 69 sur 75 espèces examinées.

Les mycorhizes endotrophes en particulier sont beaucoup plus répandues qu'on le croyait encore naguère. On les rencontre chez plusieurs Conifères qu'on considéra longtemps comme pourvues d'ectotrophes seulement: ainsi chez *Juniperus communis*, *Taxus baccata*, *Ginkgo*, *Cephalotaxus*, *Cryptomeria*, *Wellingtonia*, etc. Il n'est même pas rare de trouver sur les racines d'une seule

* Les numéros entre parenthèse qui suivent les noms d'auteurs correspondent aux numéros des ouvrages cités dans l'index bibliographique.

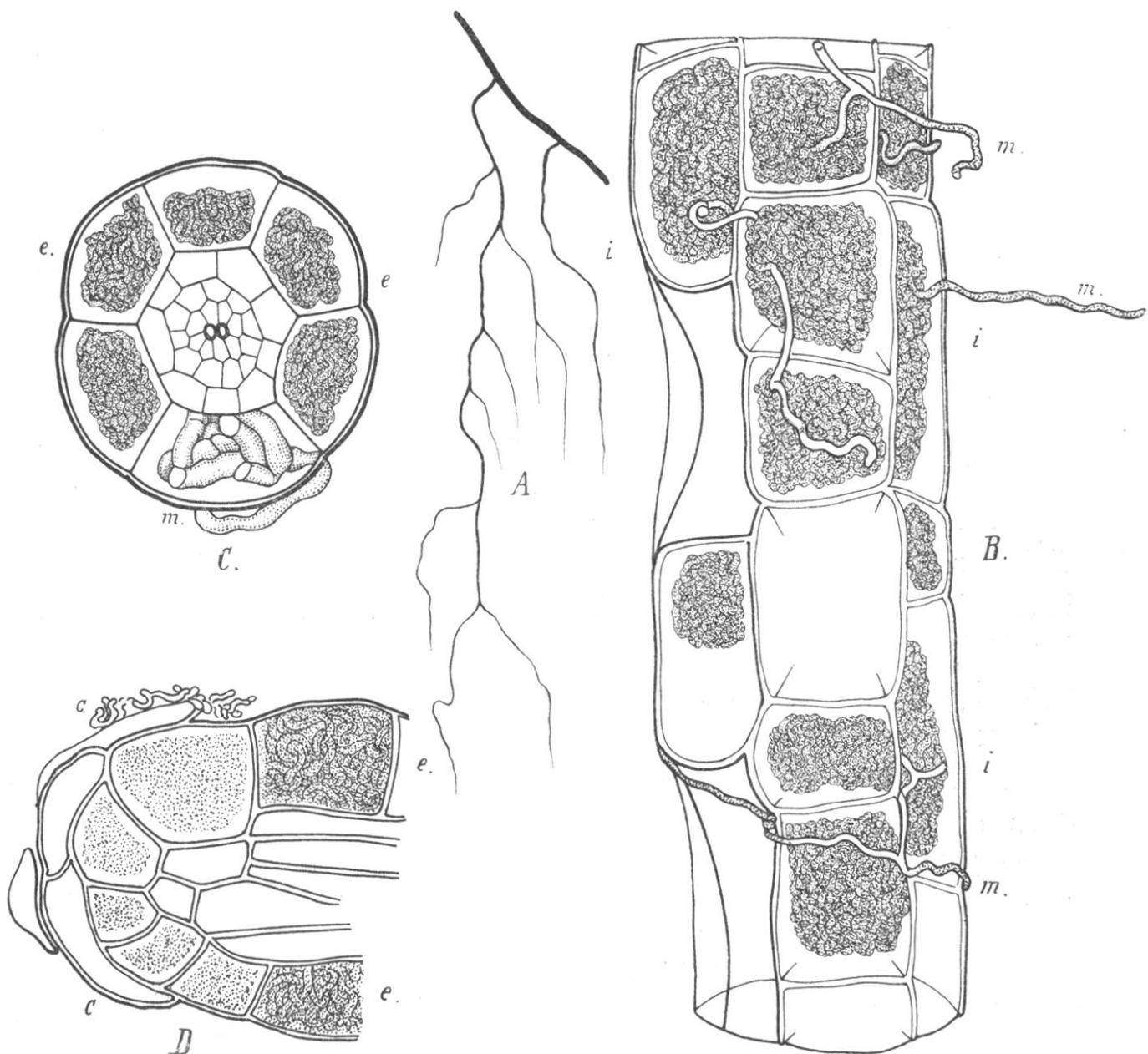


Fig. 2.

Mycorhyses endotrophes des Ericacées.

- A. Fines radicelles d'Andromède fonctionnant comme mycorhizes.
- B. Fragment de A. montrant sous un fort grossissement les pelotons d'hyphes intracellulaires (i) émettant quelques hyphes à la surface (m).
- C. Coupe transversale de la même racine: e. cellules épidermiques remplies par les pelotons d'hyphes intracellulaires; m. hyphe sortant à la périphérie.
- D. Coupe longitudinale du sommet de la racine précédente; c. coiffe avec hyphes extérieures.

(D'après Frank. L. S. del.)

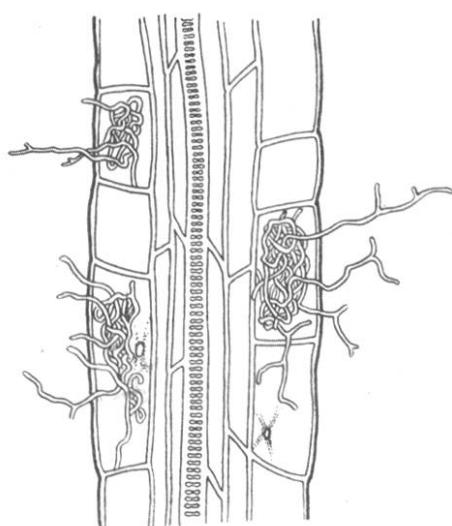


Fig. 3.

Mycorhyses endotrophes de Bruyère, avec hyphes périphériques. (D'après Pfeffer.)

espèce des mycorhizes des deux sortes (*Pinus cembra*, *Juniperus nana*, *Larix europaea*).

Les mycorhizes endotrophes se rencontrent non seulement chez plusieurs essences feuillées (divers érables en particulier) mais de nombreuses espèces herbacées en sont pourvues; telles sont: *Anemone hepatica*, *A. pulsatilla*, *A. sylvestris*, *A. nemorosa*, *Aquilegia vulgaris*, *Daucus carotta*, *Euphorbia cyparissias*, etc. etc.

Les mycorhizes sont peu développées chez le Frêne, l'Ormeau, les Saules, les Peupliers et les Bouleaux. Elles sont rares chez les Graminées, Schlicht (48) les signale chez *Holcus lanatus*, Tubeuf (47^{bis}) chez *Molinia cœrulea* où elles sont endotrophes.

Elles paraissent manquer complètement chez le Sureau, le Tulipier, le Noyer, l'Ailanthe, le Vinaigrier, et parmi les espèces herbacées, chez toutes les Crucifères, les Luzules, les Cyperacées, les Polypodiacées et les Equisetacées étudiées jusqu'ici.* Les mycorhizes manquent en outre aux Rhinantacées parasites ainsi qu'aux plantes insectivores, et à toutes les plantes aquatiques flottantes ou submergées; par contre elles sont généralement répandues chez les végétaux à bulbes et à tubercules, et paraissent assez fréquentes chez les plantes halophytes des rivages maritimes. Diverses Hépatiques hébergent aussi dans leurs rhizoïdes, les filaments d'un champignon, p. ex. *Zoopsis* (Janse) (21), *Marchantia* (Nemec) (32).

Le nombre et la variété des plantes supérieures pourvues de mycorhizes sont donc comme on le voit très considérables. Nos connaissances sont beaucoup moins complètes en ce qui concerne la détermination des espèces cryptogamiques qui participent à la formation des mycorhizes. On connaît cependant grâce aux travaux de Boudier, de Reess et de Fisch (36), les relations des racines des Conifères avec les *Elaphomyces* ou Truffes des Cerfs dont les périthèces sont complètement entourés par les filaments qui s'échappent des mycorhizes des pins, des épicéas, ou d'autres résineux. Les relations des vraies truffes avec les châtaigniers et les chênes au pied desquels elles vivent sont beaucoup plus difficiles à mettre en évidence, étant donné la grande ténuité du mycelium de ce champignon.

* On trouvera dans Stahl (43) un aperçu très complet de la répartition des mycorhizes chez les espèces indigènes et chez plusieurs étrangères.

Les recherches entreprises pour découvrir le mode de végétation des truffes comestibles, ne pouvait manquer de favoriser dans une large mesure l'étude des mycorhizes et celle des champignons qui les habitent. Néanmoins, grâce à la rareté des fructifications qui caractérise les champignons des mycorhizes et à la difficulté qu'il y a de les obtenir en culture artificielle, leur détermination spécifique est la plupart du temps très incertaine. Ce qui paraît probable c'est que les espèces qui participent à la symbiose mycorhizienne sont assez nombreuses et se rattachent soit aux Ascomycètes, soit aux Basidiomycètes. Bon nombre des espèces du premier groupe sont sûrement des Tubéracées, mais toutes n'en sont pas: *Lecomte* p. ex. a rencontré des périthèces de Pyrénomycètes contenant des spores sur des mycorhizes de Coudrier, *Wahrlich* (51) a rattaché au genre *Nectria* deux espèces trouvées dans la couche externe mortifiée des racines de Vanilles et portant des spores. Il obtint par leur culture artificielle un mycelium sur lequel apparurent des spores fusiformes qu'il retrouva, ainsi que des mégalospores bicellulaires sur des racines d'Orchidées cultivées en milieu nutritif. Bien que ces organes n'aient point été constatés à l'état naturel chez des Orchidées vivantes, *Wahrlich* admet que plusieurs espèces de cette famille vivent en symbiose avec des *Nectria*.

D'autre part en ce qui concerne les champignons *endophytes*, *Janse* met en doute la valeur des indications de *Wahrlich*, dont les expériences de culture n'ont pas été faites, dit-il, avec toutes les précautions d'isolement désirables.

Dans la plupart des essais de culture entrepris, dit *Janse*, il reste à démontrer que le champignon obtenu est vraiment l'*endophyte* des racines employées et non quelque autre venu du dehors.

Si les essais de culture sus-mentionnés n'ont pas donné jusqu'ici de résultats concluants c'est que nous ignorons quelles sont les conditions, peut-être très spéciales, nécessaires au développement des champignons *endophytes*.

*En somme, conclut-il, nous ne savons rien de positif quant à la place systématique des champignons endophytes.**

* Cette affirmation si positive, soutenue déjà antérieurement par *Frank*, est combattue par *Chodat et Lendner* (3) 1896. Ces auteurs en cultivant des racines mycorhizées de *Listera cordata* (espèce complètement saprophyte)

D'autre part Tubeuf (47) fait remarquer que la production des mycorhizes n'est pas liée dans chaque plante à la présence d'un champignon déterminé, attendu que tous les arbres exotiques mycotrophes introduits en Allemagne, même *par semis*, ont développé leurs mycorhizes, soit endotrophes soit ectotrophes, et cela parfois dès la seconde année déjà sur des sols couverts précédemment de plantes tout à fait différentes. A ce propos rappelons que les bactéries des aulnes et des légumineuses, apparaissent également sur des sols n'ayant jamais porté ces plantes. Tubeuf constata un abondant développement de nodosités chez des lupins introduits sur un sol qui de temps immémorial avait été occupé par des pins.

Quant aux Basidiomycètes des mycorhizes ils seraient d'après Noak (33), soit des Gasteromycètes du genre *Geaster* sur les Conifères, soit diverses Agaricinées (du genre *Boletus* peut-être) sur diverses Cupulifères et quelques Conifères.

En ce qui concerne les mycorhizes endotrophes, Janse, dans son mémoire déjà cité arrive à cette conclusion, c'est que: à part quelque cas indécis, les *endophytes* de toutes les plantes ont des caractères morphologiques et physiologiques presque identiques quelques variées que soient les conditions dans lesquelles ils se développent. Aussi semble-t-il pouvoir se rattacher à un même groupe de champignons.

Rôle biologique des Mycorhizes.

Bien que le rôle biologique des mycorhizes présente encore bien des points obscurs, les nombreuses recherches entreprises dans ces dernières années, éclairent cette intéressante question d'un jour tout nouveau et modifient assez profondément les hypothèses émises au début.

Constatant l'étroite connexion qui existe entre les mycorhizes ectotrophes et les débris végétaux en décomposition contenus dans le sol (fig. 4); s'appuyant en outre sur le mode de végétation du *Mono-tropa Hypopytis*, qui, bien que privé de chlorophylle, prospère, *sans être parasite*, dans l'humus des forêts qu'il pénètre de ses

dans de l'eau de fontaine, ont obtenu toutes les formes de spores (magalospores bicellulaires en particulier) signalées par Wahrlich et rattachent comme lui les champignons des Orchidées au genre *Nectria*.

nombreuses mycorhizes ectotrophes, Frank en conclut, dans ses premiers travaux, que les mycorhizes devaient s'approprier pour le compte de leur hôte des éléments organiques *carbonés* de l'humus.

Frank se fortifie dans cette opinion en constatant que des plantules de hêtre cultivées en pot dans de l'humus ordinaire formaient des mycorhizes et se développaient vigoureusement, tandis que les plantules de même espèce cultivées en pots dans de l'humus *stérilisé* de façon à détruire tous les germes de champignons développèrent des poils radicaux normaux, mais dépérirent dans le cours de la seconde année.

En même temps il relevait le fait que le développement des poils radicaux est en raison inverse de celui des mycorhizes ectotrophes et que même chez plusieurs espèces, les mycorhizes sont les seuls organes d'absorption reconnaissables.

Quant aux champignons des mycorhizes endotrophes, Frank (11) leur attribuait en 1891 la propriété d'abandonner sous l'influence d'un processus de digestion leur substance albuminoïde à la plante qui les hospitait, et désignait ces dernières sous le nom de *pilz-verdauende Pflanze*, les considérant comme de véritables *pièges à champignons*.

Il importait de rappeler les vues primitives de Frank, considérées, jusqu'à ces dernières années encore, comme classiques. Il nous reste à examiner quels sont les faits récemment mis en lumière qui modifient cette première hypothèse et quelles sont les vues actuelles sur cette intéressante question.

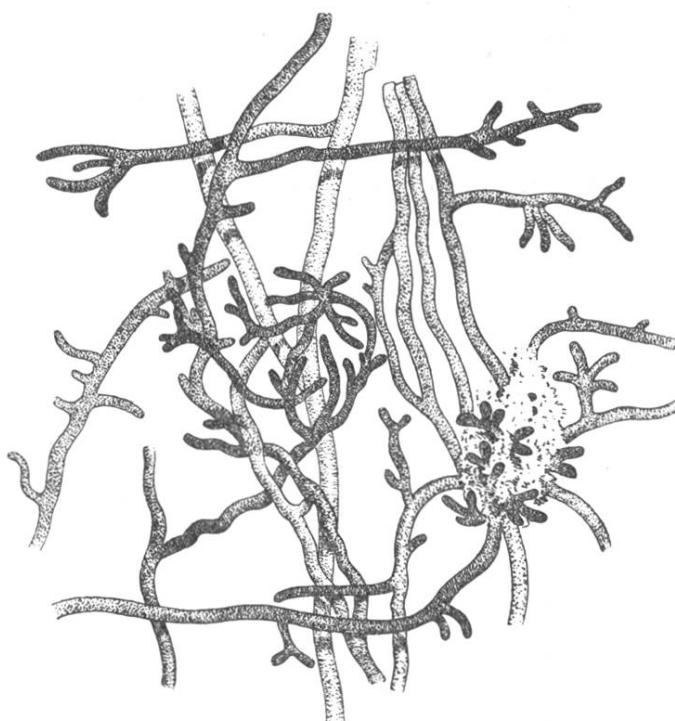


Fig. 4.
Mycorhizes ectotrophes de pin, isolées de l'humus
auquel elles étaient adhérentes.
(D'après Frank. L. S. del.)

Un des plus importants travaux récents sur la matière est celui de Stahl: „*Der Sinn der Mykorrhizenbildung*“, dans lequel l'auteur arrive à cette conclusion que la production des mycorhizes est très probablement en relation étroite avec l'absorption des substances nutritives *minérales* du sol. Si, dit-il, l'absorption des substances *organiques* de l'humus par les mycorhizes s'explique aisément pour des plantes non chlorophyliennes et non parasites, comme le Sucepin (*Monotropa hypopytis* par ex.), il est par contre très difficile de comprendre que plusieurs végétaux chlorophyliens *capables d'assimilation* ne puissent prospérer en dehors d'un sol humifère et sans le concours des mycorhizes.

Stahl d'autre part relève ce fait qu'en général les mycorhizes sont plus abondantes dans les sols les plus riches en humus, tandis qu'elles diminuent, disparaissent même avec l'appauvrissement du sol en humus.*

Cette même diminution s'observe sur les sols riches en sels nutritifs, et l'on a constaté que certains végétaux qui sur des sols non cultivés avaient leurs racines couvertes de mycorhizes, n'en présentaient plus ou presque plus sur des sols cultivés où ils prospéraient d'ailleurs parfaitement bien.

Il y a donc lieu de distinguer en dehors des plantes constamment privées de mycorhizes (*plantes autotrophes*), deux catégories de *plantes mycotrophes*: celles à mycorhizes *facultatives* et celles à mycorhizes *obligatoires*.

Après avoir établi la distribution des mycorhizes dans les diverses espèces végétales, Stahl cherche à déterminer par quels caractères anatomiques et physiologiques, par quelles particularités d'organisation se distinguent les espèces privées de mycorhizes de celles dont les racines présentent cette curieuse association symbiotique. Il constate tout d'abord entre ces deux catégories de végétaux, une différence très sensible dans l'intensité du courant d'eau qui les traverse et d'une manière générale dans l'intensité de leur transpiration.

Un des signes les plus certains d'une abondante circulation d'eau réside dans l'existence de l'exsudation d'eau liquide qui accompagne généralement une forte transpiration. Or toutes les

* Nous verrons plus loin des exceptions à cette règle générale.

plantes indigènes exsudantes possèdent un système radiculaire développé et pourvu d'abondants poils absorbants; telles sont les Fougères, les Prêles, la plupart des Graminées, des Cyperacées, des Solanacées, etc. et parmi les essences ligneuses, les saules, les peupliers, les sureaux, les frênes. Parmi les plantes non exsudantes, et à transpiration faible citons les chênes, les hêtres, les tilleuls, les arbres et arbrisseaux indigènes à feuillage persistant, les plantes à bulbe et à tubercules, la plupart des gentianes et des polygales. En somme, à quelques exceptions près, on peut considérer l'exsudation comme l'indice d'une forte circulation d'eau.

Les végétaux à forte circulation d'eau se distinguent en outre par la quantité d'amidon qui s'accumule dans leurs feuilles sous l'influence de l'assimilation chlorophyllienne; ils sont *amylophyllles*, tandis que les espèces à faible circulation d'eau possèdent des feuilles riches en hydrocarbures solubles (en sucres) spécialement et sont qualifiées par Stahl de *saccharophyllles*.

Chez les premières, par suite de l'insolubilité de l'amidon et de la diminution de concentration du suc cellulaire qui en résulte, la transpiration et la circulation d'eau se trouvent *accrues*; elles sont au contraire *entravées* chez les secondes par suite de l'augmentation des substances dissoutes et de la concentration plus grande du suc cellulaire qui en résulte.

Cette constatation faite, Stahl montre qu'en réalité *les espèces à mycorhizes possèdent en général une faible circulation d'eau*, comparée à celle beaucoup plus forte des espèces dépourvues de mycorhizes. Le frêne et le bouleau p. ex., qui pour un même poids sec de feuilles sont parmi nos essences feuillées celles qui transpirent le plus, ne possèdent des mycorhizes qu'accidentellement, tandis qu'elles sont la règle chez la plupart des autres espèces.

La famille des Orchidées nous permet une comparaison intéressante entre ces deux types extrêmes. Les espèces du genre *Orchis* et des genres voisins, si sensibles à la sécheresse ne présentent jamais d'exsudation; diverses particularités limitent leur transpiration: leur épiderme est luisant, leurs racines sont superficielles et leurs feuilles sont riches en sucre; *elles sont donc saccharophyllles* et se montre *toujours pourvues de mycorhizes*. Les Cypripèdes par contre qui sont des plantes exsudantes et trans-

pirant beaucoup, sont *amylophylls* et possèdent des racines profondes *dépourvues de mycorhizes*.

Après avoir montré la relation qui existe entre le développement des mycorhizes et l'absorbtion plus ou moins facile et plus ou moins abondante de l'eau et des sels nutritif du sol, par les plantes suivant l'intensité de leur transpiration et de leur exsudation, Stahl se demande pourquoi le développement des mycorhizes est si général chez les plantes vivant sur l'humus, c'est-à-dire précisément sur un sol dans lesquels les sels nutritif sont abondants et facilement absorbés. Il faut, lui semble-t-il, qu'une cause inhérente à ces sols rende l'absorption radiculaire difficile aux plantes qui l'habitent.

Cette cause, Stahl la voit dans les nombreux champignons dont les filaments myceliens pénètrent l'humus en tous sens, et qui, au moment de la formation des organes sporifères surtout, entrent en concurrence avec les plantes vertes pour l'acquisition des sels minéraux du sol.

Les plantes humicoles à mycorhizes obligatoires, ne seraient donc, d'après cette hypothèse, que des espèces à faible circulation d'eau qui, étant incapables par leur propre activité de tirer du sol en suffisance les sels nutritifs que leur disputent à la fois les champignons et les végétaux à forte circulation d'eau, n'arriveraient à se maintenir au milieu de leurs concurrentes *qu'en s'associant certains champignons à fort pouvoir absorbant*.

Stahl cherche à prouver expérimentalement la justesse de cette ingénieuse hypothèse: Il cultive quelques exemplaires de moutarde blanche, de cresson, de froment et de lin, plantes qui, à part la dernière, ne possèdent pas de mycorhizes, une partie dans de l'humus naturel provenant d'une forêt de hêtres, l'autre partie dans le même substratum stérilisé par des vapeurs d'éther et de chloforme. Les premières se montrent notamment en retard sur les secondes, mais peuvent être facilement fortifiées par un arrosage au moyen de la solution nutritive de Knop. Elles montrent alors de longues racines analogues à celles qu'on observe dans des plantes cultivées en milieu aqueux pauvre en sels nutritifs. On constate en outre dans les pots ainsi arrosés un développement considérable des myceliums de champignons, manifestant ainsi leur avidité à utiliser les sels qui leur sont offerts.

Rappelons que Frank (9) dans ses cultures de hêtres et de pins, deux espèces *mycotrophes*, avait constaté que la stérilisation de l'humus entravait la croissance de ces plantes. Frank attribuait ce résultat au fait que la stérilisation avait fait disparaître du substratum non seulement les champignons *antagonistes*, mais aussi les espèces symbiotiques.

Stahl expérimentant avec des espèces *autotrophes* explique l'influence favorable de la stérilisation, en admettant qu'elle détruit les champignons de l'humus, lesquels vis-à-vis des autotrophes agissent comme espèces concurrentes (espèces antagonistes de Frank). Ces deux expériences en apparence contradictoires dans leurs résultats, se complètent au contraire mutuellement dans un sens favorable à l'hypothèse de Stahl.

Stahl trouve une autre confirmation de son hypothèse, 1^o dans le fait qu'aucune mycotrophe obligatoire ne contient de nitrates, alors même que les espèces autotrophes vivant sur le même sol, en sont abondamment pourvues. Il en conclut que chez les premières la transformation des nitrates s'effectue dans les mycorhizes.

2^o Dans la proportion relativement plus faible des cendres chez les mycotrophes que chez les autotrophes, ce qui semble prouver que, chez les premières, les substances minérales nécessaires sont en quelque sorte „filtrées“ par les mycorhizes qui n'en absorbent que juste la quantité nécessaire pour la formation des combinaisons organiques qu'elles élaborent, tandis que chez les autotrophes, une quantité de substances de „balast“ (calcium par ex. qui par suite se dépose comme oxalate de calcium) se trouvent entraînées dans la plante par les substances nutritives indispensables sous forme de phosphates, nitrates, sulfates. La pauvreté des mycotrophes en oxalate de calcium, forme sous laquelle en général se dépose l'excédent de calcaire chez les plantes, semble appuyer cette manière de voir. Toutefois n'oublions pas que ces différences peuvent fort bien n'être que la conséquence des propriétés *électives spécifiques* des plantes comparées. Une grande réserve s'impose dès qu'entre en jeu cette question de l'absorption spécifique, l'une des plus complexe et à l'heure qu'il est encore des plus obscures de la Physiologie végétale.

Telle est, résumée dans ses grands traits la théorie proposée par Stahl pour expliquer le rôle physiologique des mycorhizes,

théorie à laquelle l'abondance des faits qu'elle invoque donne un intérêt incontestable. Nous verrons par la suite, qu'à côté des relations biologiques qu'elle met en lumière il en est d'autres vis-à-vis desquelles elle est en défaut ou du moins qu'elle n'explique pas.

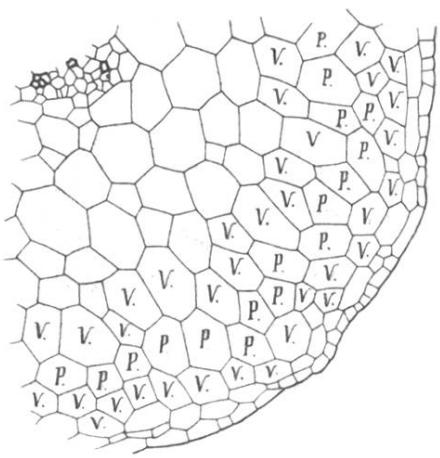


Fig. 5.

Distribution des cellules-hôtes P et des cellules digestives V dans les mycorhizes de *Neottia Nidus avis*. (D'après W. Magnus.)

important étude de W. Magnus „*Studien an der endotrophenen Mycorhyza von Neottia Nidus avis*“ dont nous relèverons les principaux résultats.

On admettait généralement que les *Neottia* presque privées de chlorophylle absorbaient exclusivement par le moyen de leurs mycorhizes les combinaisons carbonées de l'humus sur lequel elles prospèrent.

Magnus en s'appuyant sur les faits suivants combat cette manière de voir et arrive à une autre conclusion. Il constate que chez *Neottia*, comme chez la plupart des Orchidées, les hyphes des mycorhizes habitent l'intérieur des racines et ne possèdent avec l'extérieur que des relations peu nombreuses et irrégulières. Les cellules sous-exordermiques (en général de la 3^{me} à la 5^{me} couche à partir de l'extérieur) sont en effet les seules qui contiennent les hyphes du champignon (fig. 5). Ces cellules sont en outre de deux sortes: celles de la couche moyenne (situé entre la 3^{me} et la 5^{me}) sont occupées par des

C'est tout particulièrement le cas pour les plantes à micorhizes endotrophes qui, postérieurement au travail, de Stahl ont été l'objet d'intéressantes recherches. En ce qui concerne ces dernières (plantes à mycorhizes *endotrophes*), il y a lieu de distinguer les espèces chlorophyllienne susceptibles d'assimiler l'acide carbonique de l'air des espèces privées de chloroplastes chez lesquelles cette assimilation ne se fait pas.

Ces dernières ont été l'objet d'une

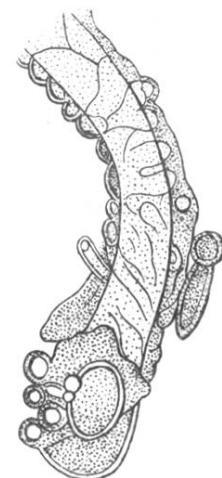


Fig. 6.

Hyphes extérieures (Rindenhyphes) formant l'enveloppe du peloton dans les cellules-hôtes. (D'après Magnus.)

hyphes enroulées en un peloton plus ou moins sphérique, les extérieures (fig. 6) à parois épaisses formant comme une enveloppe protectrice pour les intérieures à parois minces, ces dernières qui sont terminées en forme de sucoirs (Haustorienhyphen) paraissant appropriés à l'absorption de la nourriture (fig. 7). Après la mort de la racine, ces hyphes restent en vie dans les cellules qui contiennent et qui servent ainsi à hiverner le champignon en dehors de la plante. Magnus les appelle pour cela *Pilzwirtszellen*, c'est-à-dire les *cellules hôtes* (fig. 7).

Dans les cellules de la couche moyenne, celles que Magnus appelle les *Pilzverdauungszellen*, c'est-à-dire les *cellules digestives*, le champignon montre un état distinct de désorganisation, résultant de ce qu'il se trouve attaqué par le plasma cellulaire (fig. 8).

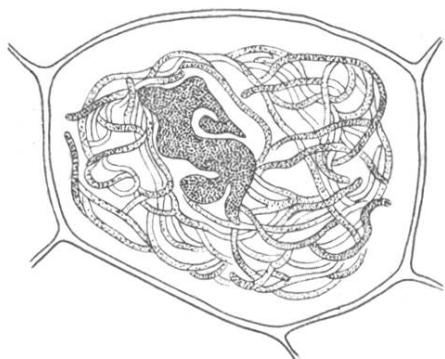


Fig. 7.

Cellule-hôte de *Neottia* montrant la modification du noyau cellulaire et des hyphes en voie de digestion.
(D'après Magnus.)

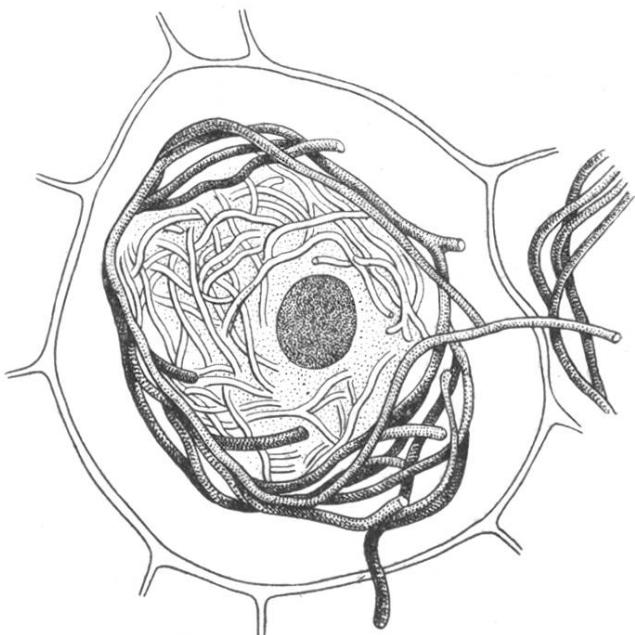


Fig. 7.

Cellule-hôte de *Neottia*. (D'après Magnus.)

Dans le riche substratum nutritif représenté par le plasma des cellules digestives, les hyphes du champignon se remplissent rapidement de substances albuminoïdes tandis que leurs parois restent minces et privées de l'épaisse enveloppe protectrice qu'elles possèdent dans les cellules-hôtes, aussi ne résistent-t-elles pas longtemps à l'action digestive du plasma cellulaire dans lequel elles sont inclus et qui finit bien-tôt par absorber tout leur contenu. La phase digestive tout entière est caractérisé par une activité croissante du noyau cellulaire dont la grosseur et le contenu

chromatique augmentent dans une sensible mesure (fig. 8). Il s'agirait en somme chez *Neottia*, d'après Magnus, d'une lutte entre la plante supérieure et le champignon, d'où résulterait en définitive un avantage pour les deux associés: l'Orchidée s'emparant par ses cellules digestives de la riche substance nutritive constituée par le champignon, celui vivant en parasite dans les cellules-hôtes, à l'intérieur desquelles il forme ses organes d'hibernation.

Le processus de digestion réalisé chez *Neottia*, serait, d'après Magnus, comparable à celui qui s'observe chez les plantes carnivores, et, mieux encore, à celui de la digestion des bactéroïdes des légumineuses.

Le rôle physiologique attribué par Magnus aux cellules digestives de *Neottia* s'accorde donc tout à fait avec la théorie primitive de Frank qui proposa le nom de „Pilzverdauende Pflanzen“ pour désigner les espèces à mycorhizes endotrophes, celles du type Orchidée en particulier.

Tout en rendant hommage à l'étude anatomique et histologique consciente de W. Magnus, il faut reconnaître qu'elle ne résout pas le problème de la symbiose mycorhizienne chez *Neottia*. La signification des cellules-hôtes en particulier est assez incertaine, et, comme l'auteur le reconnaît lui-même, ne peut être élucidée sans une étude physiologique minutieuse. Les *Neottia* presque dépourvus de chlorophylle étant improches à l'assimilation du carbone par leurs organes aériens, on peut se demander si les champignons des cellules-hôtes bien qu'ils soient soustraits au contact immédiat de l'humus, ne seraient pas en état de s'approprier cet élément aux dépends des combinaisons organiques du sol. Les racines elles-mêmes ne posséderaient-elles pas cette propriété, le champignon étant alors approprié à la fixation de l'azote et à l'élaboration de substances azotées? D'autres organismes jouent-ils un rôle actif dans la nutrition des *Neottia*?

Ce sont là tout autant de questions intéressantes sur lesquelles les études récentes concernant les phénomènes de symbiose chez les Légumineuses, les Eleagnées, les Myricacées, les Podocarpus, les Aulnes, les Pins, etc., ainsi que celles qui concernent la biologie des endophytes habitant les racines de plantes chlorophyliennes, jettent un jour tout nouveau. Arrêtons-nous tout d'abord avec

Janse sur les endophytes des plantes chlorophyliennes dont cet auteur a étudié dans son important mémoire: *les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises* une soixantaine de représentants habitant les espèces végétales les plus diverses. Janse résume comme suit les caractères des endophytes radicaux des nombreuses plantes javanaises qu'il a spécialement étudiées à ce sujet:

„L'endophyte enfonce dans les racines un filament plus ou moins épais qui tantôt intercellulaire tantôt intracellulaire se dirige sans retard vers les tissus profonds; il traverse, sans beaucoup se ramifier, les assises superficielles, puis les hyphes se mettent brusquement à envahir les tissus voisins dans toutes les directions de façon à les exploiter aussi complètement que possible; elles produisent en même temps des „vésicules“.

Si chez les Ericacées, les Empétrées, les Vacciniées, le développement des endophytes est localisé dans la couche superficielle des racines, c'est que leur écorce ne possède qu'une faible épaisseur.

En pénétrant dans les couches profondes les hyphes développent dans les cellules des organes particuliers, auxquels Janse donne le nom de „sporangioles“, sans leur avoir d'ailleurs sûrement reconnu le caractère d'organes reproducteurs. Ces sporangioles renferment des „sphérule“ d'où s'échappent des „granules“ très colorables qui finissent par être résorbés à l'intérieur des cellules.

L'endophyte se niche dans toutes les cellules des couches internes qu'il rencontre à condition qu'elles renferment des substances nutritives. Il évite complètement les cellules à cristaux, à tannin et à résine, etc., et n'entre jamais non plus dans les cellules à *chlorophylle*, malgré leur riche contenu nutritif.

Dans les cellules visitées, et dans les cellules voisines encore indemnes, *l'amidon disparaît insensiblement pour servir à la nutrition de l'endophyte*. En dehors de cette perturbation peu importante, les cellules de la zone infectée ne subissent aucune autre modification. L'endophyte ne communique avec les hyphes vivant librement dans le sol que par un seul filament, souvent assez mince, qui ne possède aucun organe d'absorption suffisant pour tirer du sol des substances solubles en quantité quelque peu considérable. Il n'est donc pas admissible qu'il fournisse à son hôte des sels nutritifs du sol comme peuvent le faire les mycorhizes ectotrophes.

D'après Janse, l'endophyte, logé dans le tissu de la racine, doit avoir la faculté *d'assimiler l'azote libre de l'air* qui circule dans les méats intercellulaires, au même titre que les organismes des nodosités d'*Alnus*, d'*Eleagnées*, de *Podocarpus*, de *Légumineuses*, et que le *Clostridium Pasteurianum*, le microbe fixateur de l'azote atmosphérique.

Dans tous ces cas, il s'agit d'une véritable symbiose, dans laquelle l'activité du champignon ou du microbe s'effectue au milieu des cellules d'un organisme différent.*

Les conditions biologiques du développement du *Clostridium* sont particulièrement propre à faire comprendre le fonctionnement des endophytes.

Dans les liquides nutritifs privés d'azote combiné, le *Clostridium* grâce à sa faculté d'assimiler l'azote atmosphérique se multiplie et s'accroît vigoureusement, *à condition toutefois qu'il soit accompagné d'autres microbes qui se développent à côté de lui*.

A l'état de pureté, dans le même liquide et les mêmes conditions, le *Clostridium* ne se développe jamais, étant donné sa nature de microbe *strictement anaérobio*e. Si néanmoins dans la nature il prospère dans des sols aérés, c'est que, comme l'a montré Winogradsky: „un microbe strictement anaérobio peut vivre normalement et pendant un nombre de génération indéfini dans un milieu aéré, *s'il est protégé de l'action de l'oxygène par l'association d'espèces aérobies*.”

Le *Clostridium* anaérobio s'entoure donc d'une couche de microbes aérobies qui l'abritent contre l'accès de l'oxygène de l'air. Grâce à cette enveloppe protectrice, il fixe l'azote libre de l'air qui pénètre jusqu'à l'intérieur de l'association. En échange, les microbes aérobies profitent des substances azotées élaborées par le *Clostridium*, substances dont le liquide extérieur ne contient pas traces et qui leur sont complètement indispensables.

Une relation symbiotique du même genre s'observe dans les „*grains de Kéfyr*“, composés du *Saccharomyces Kéfyr*, une levure

* *Pinoy* dans C. R. P. 12 octobre 1903 établi la nécessité d'une symbiose microbienne pour obtenir la culture des *Myxomycetes*. Les spores du *Dictyostelium mucoroides* ne germent que si on leur adjoint une espèce bactérienne convenable telle que *Micrococcus prodigiosus*, p. ex. (Conf. aussi *Molliard*. Rôle des Bactéries dans la production des périthèces d'*ascobolus*.)

aérobiose qui forme l'extérieur des grains, et du *Bacillus caucasicus* un ferment lactique plus ou moins anaérobiose (aérobiose facultatif suivant certains auteurs) qui en occupe l'intérieur et qui grâce à l'enveloppe de levures qui l'entourent, se trouve soustrait à l'action directe de l'oxygène extérieur.

La formation d'un milieu plus ou moins „désoxygéné“ paraît être également réalisée dans les nodosités des Aulnes, Eleagnées, Légumineuses etc.

Plusieurs auteurs considèrent actuellement le Rhizobium des Légumineuses, comme un champignon aérobiose facultatif, qui fixe l'azote atmosphérique de préférence dans un milieu faiblement oxygéné. En même temps qu'il trouve cette condition réalisée à l'intérieur des nodosités, il emprunte à son hôte pour se nourrir, les hydrates de carbone accumulés dans les racines. Lorsqu'il assimile l'azote de l'air, le Rhizobium produit par bourgeonnement, une quantité de corpuscules ou *bactéroïdes*, riches en matière albuminoïde et qui constituent la réserve nutritive azotée utilisée par la plante hospitalière. Sur ces deux derniers points: utilisation des hydrates de carbone (amidon etc.) de la plante hospitalière et productions d'organes riches en albumines (bactéroïdes chez les Légumineuses, *vésicules*, *granules*, chez les endophytes), résorbés par l'hôte vasculaire,* la ressemblance avec les mycorhizes endotrophes étudiés par Janse est frappante.

Quant à l'existence d'un milieu intérieur peu oxygéné elle est assurée chez la plupart des mycorhizes endotrophes de plusieurs manières. Souvent les hyphes de l'endophyte se développent en telle quantité dans les méats intercellulaires qu'ils doivent entraîner la circulation de l'air dans les tissus internes, celles qui pénètrent dans l'intérieur des cellules y forment des pelotons serrés, qui les remplissent parfois complètement et doivent promptement épuiser l'oxygène environnant. C'est cette disposition en pelotons serrés remplissant complètement les cellules qui d'après Janse doit favoriser l'épuisement rapide de l'oxygène en-

* Petri dans Nuovo. Giorn. Bot. Ital. N. S. Vol. X. 1903. N° 3 considère les sporangioles de Janse comme du protoplasma destiné à la formation des spores et les nomme (*prosphoroïdes*). Dans *Podocarpus*, la substance albumineuse des prosphoroïdes est, dit-il, digérée par l'hôte au moyen d'un enzyme protéolytique. Les granules qui en dérivent sont des produits de désagrégation.

vironnant et doit permettre aux endophytes des racines à faible couche corticale (Ericacées, Vacciniées) d'habiter l'assise épidermique.

Rappelons enfin que les endophytes, dans les racines aériennes par exemple, évitent constamment les cellules qui renferment des grains de chlorophylle, malgré leur richesse en substance nutritive, ce qui semble bien prouver que ces organismes redoutent le contact de l'oxygène libre, ou du moins qu'un trop grand afflu de cet élément, entrave leur nutrition azotée. (A suivre.)



Forêts d'Eucalyptus.

Dans un article paru en 1885, M. le Dr Fankhauser donnait quelques renseignements sur des cultures d'Eucalyptus, entreprises près du couvent de Tre Fontane, aux environs de Rome. Nous pouvons reproduire aujourd'hui ces différents peuplements, tout en renvoyant, pour plus de détails, à l'article en question.* Ajoutons cependant que les résultats favorables signalés alors ont été confirmés par les faits.

Le genre *Eucalyptus*, de la famille des Myrtacées, est originaire de l'Australie; la plupart des 160 espèces qu'il renferme se distinguent, on le sait, par un accroissement des plus rapides; c'est là que se trouvent les arbres les plus élevés qu'il existe (150 m.). Grâce à une évaporation très active, ces plantes tirent du sol une énorme quantité d'eau, et c'est ainsi qu'elles peuvent contribuer à l'assainissement de parties marécageuses. Tel était le but que les frères trappistes de Tre Fontane se proposaient d'atteindre lorsque, en 1869, ils entreprenaient les cultures d'Eucalyptus dont il est question ici.

Nous donnons ci-dessus la reproduction d'un boisé d'Eucalyptus. La plantation a été faite à grand écartement en sorte que le peuplement reste passablement clair. Cette impression est encore augmentée du fait de la position particulière des feuilles qui, au lieu de faire face au soleil, lui présentent toujours le côté.

* Schweiz. Zeitschrift für das Forstwesen, 1885, page 225, „Forstliche Reiseskizzen aus Italien“.