

ALFRED HILITZER

## Remarques sur le développement et l'organisation des fructifications chez quelques *Hypocreales*.

Une partie des *Pyrénomycètes* sont pourvus d'un organe spécial, du stroma. Cet organe est très important pour la morphologie des Champignons, leur thalle étant d'ailleurs simple et d'ordinaire peu différencié. Sous le nom de stroma on désigne un tissu plectenchymatique, qui contient des périthèces. Nous avons eu l'occasion d'observer l'organisation et le développement du stroma chez quelques espèces et nous présentons ici les résultats des observations faites, que nous considérons d'une importance générale pour le rôle morphologique et écologique de cet organe et des fructifications des *Pyrénomycètes* en général.

L'espèce la plus favorable pour ces observations est le *Claviceps purpurea*, les autres espèces des *Hypocreales* étant habituellement très rares. On peut facilement cultiver les stromas et examiner leur développement dans les conditions variées, quand on sème les sclérotés récoltés. Le sclérote reste longtemps sans montrer un signe de vie mais en juin, les fructifications commencent à se développer rapidement.

Au début de sa formation, la fructification apparaît comme un petit mamelon rosâtre immédiatement au-dessous de la couche corticale du sclérote. Celle-ci se fend de bonne heure, de sorte que la verrue devient libre. A ce stade une coupe transversale (F. 1. VII) nous montre la verrue composée d'un tissu plectenchymatique conforme à celui du sclérote. Ce tissu se compose d'hyphes qui se divisent abondamment. Là où la verrue se joint au sclérote, on trouve des groupes d'hyphes marqués par leur contenu violet. Avec les hyphes hyalines qui les entourent, elles représentent l'origine du stipe. Les périthèces commencent déjà à se différencier à ce stade et leur formation donne bientôt l'impulsion à une croissance rapide du stipe; il faut remarquer particulièrement, que la différenciation des périthèces précède cette croissance.

Le stipe sert à soulever le stroma au-dessus du sol. Si le sclérote se trouve sur la surface ou immédiatement au-dessous de celle-ci, il forme des stipes courts et robustes avec des stromas volumineux. Mais les stipes peuvent atteindre une longueur considérable si le sclérote est enfoncé dans le sol. Dans nos expériences, nous avons, par exemple, observé un cas (F. 1. I), où le sclérote se trouvait à 4 cm au-dessous de la surface, épaisseur que les stipes avaient à traverser. Comme les couches du sol produisent une résistance assez forte, les stipes sont incapables de croître directement en haut et de là leurs zigzags nombreux. Dans le cas cité, seul un stipe réussit à parvenir jusqu'à la surface, tandis que les deux autres restaient enfoncés dans le sol. Tous les trois avaient une longueur de plus de 4.5 cm, bien que la distance entre la base et le sommet ne fût que de 4 cm.

Le facteur qui détermine la croissance du stipe dans ce cas est le géotropisme négatif. On peut s'en persuader facilement par une expérience analogue

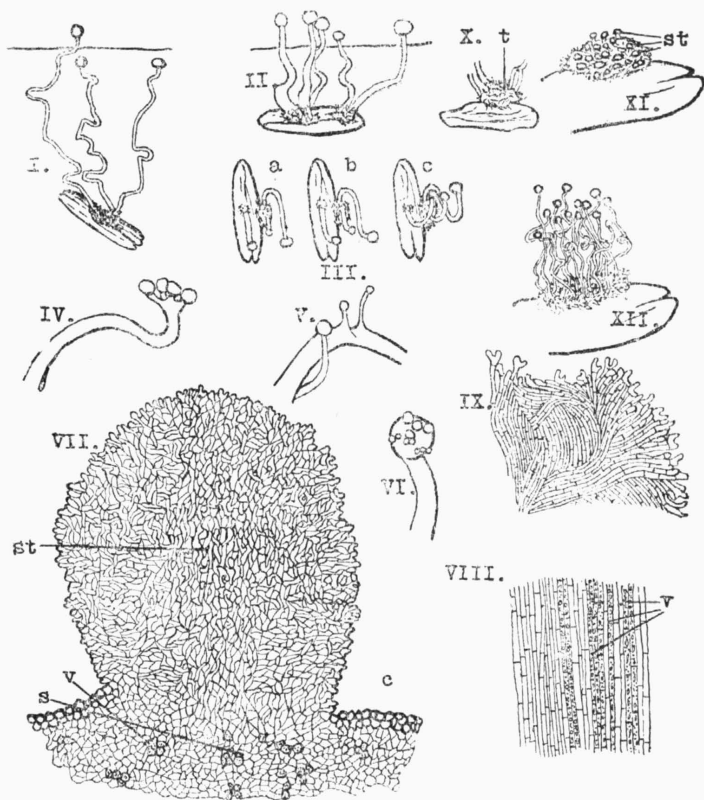
à celle par laquelle on démontre le géotropisme négatif chez les tiges des plantes supérieures. Si l'on oriente (F. 1. III a b c) un sclérote portant des stipes en croissance de manière à ce que les sommets de ceux-ci soient tournés vers la terre, on peut observer déjà au bout de quelques heures une faible réaction. Après 36 heures les sommets de toutes les fructifications, encore capables de croissance, se trouvent dans la position horizontale; au bout de trois jours ils sont tous tournés vers le haut et reprennent la direction verticale. Les cas où l'inflexion dépasse  $180^0$  ne sont pas rares, le stipe étant souvent soumis aux torsions dues au développement irrégulier des hyphes. La réaction est la même, que les stipes soient éclairés par en haut ou par en bas; la lumière ne joue donc aucun rôle dans l'orientation du stipe. C'est d'ailleurs très naturel, l'orientation étant nécessaire dans le sol, où la lumière ne peut pas pénétrer. Il faut remarquer ce fait, parce que Tavel (1892) par exemple, prétend que l'orientation du stroma des *Xylaria* est déterminée par la lumière, ce qui paraît peu probable.

La réaction du stipe est donc la même que celle d'une tige des plantes vasculaires. La croissance du stipe est également terminale et à ce point de vue elle s'accorde avec celle du stipe des *Agaricinées*. Elle est assez lente, se qui s'accorde avec les faits constatés par B. Némec (1925). Les flexions des stipes enfoncés dans le sol sont parfois très fortes et irrégulières, les stipes mous étant obligés de pénétrer par les lieux de moindre résistance ou même de percer le sol par une pression immédiate.

Dans les stades avancés du développement, le stroma est indépendant du sclérote, car le stipe peut croître et réagir sans être joint au sclérote. Mais une dépendance du sclérote est apparente chez les fructifications encore jeunes; le nombre de celles-ci dépend de la grandeur du sclérote. Sur les fragments du sclérote elles se développent seulement en petite quantité, une, deux ou trois à la fois. Il en est de même chez l'espèce la plus proche, le *Claviceps microcephala*, qui a des sclérotés beaucoup plus petits et qui ne développe d'ordinaire qu'une fructification. Si le nombre de fructifications s'accroît, elles deviennent beaucoup moins robustes. Il y a même une dépendance analogue entre le stipe et le stroma. Si le premier devient trop long, étant forcé de traverser une longue distance pour pénétrer à la surface, le stroma est petit et faible.

La structure des fructifications parfaitement développées a été décrite déjà plusieurs fois, mais il faut néanmoins noter quelques détails importants. La structure anatomique du stipe est très différente de celle du stroma, et les deux parties sont nettement délimitées (F. 2.). Le stipe (F. 1. VIII) se compose d'hyphes parallèles, aux cellules longues, dont une partie est colorée en violet; cette structure est déterminée par la fonction du stipe. Les faisceaux des hyphes violettes proviennent de groupes de cellules, notés dans la description de la fructification jeune. Chez les *Agaricines* ou *Helvellinées* (voir p. ex. Klika 1925) la structure anatomique du stipe est beaucoup plus compliquée. Le stroma, au contraire, possède une structure paraplectenchymatique typique, conforme à celle du sclérote. Dans ce tissu, les périthèces forment leurs parois propres. Le développement des périthèces a été étudié par Kilian 1919 et Vincens 1917 (voir Gäumann 1926).

Les détails décrits sont importants pour connaître la valeur morphologique des fructifications. Dans la littérature mycologique nous ne trouvons pas de renseignements sûrs sur ce sujet et les opinions des auteurs diffèrent considérablement. Il suffit de citer par exemple Lindau (Pyrenomycetinae dans Engler-Prantl Die nat. Pflanzenfamilien I. 1, 1897). Il considère toute la fructification du *Claviceps* comme un stroma qui différencie une partie fertile et une partie stérile. La même notion se trouve chez Gäumann (1926). Tavel (1892) désigne



1. *Claviceps purpurea*: I. Stipes prolongés sur un sclérote profondément enfoncé. II. Stipes normaux. III. Réaction géotropique: *a* commencement, *b* au bout de 36 heures, *c* au bout de 4 jours. IV.—V. Division anormale du stroma et du stipe. VI. Les globules secondaires sur le stroma. VII. Coupe transversale d'une fructification jeune, *st* origine du stroma, *s* origine du stipe, *v* les cellules au contenu violet, *c* couche corticale du sclérote. VIII. Structure anatomique du stipe normal. IX. Structure des „tumeurs“ provoquées par la pression: le tissu du stipe „désorienté“. X. Tumeur provoquée par la pression (*t*). XI. Fragmentation du stroma (*st*) provoquée par la pression. XII. Stade avancé.

la fructification comme un stroma stipité. Un grand nombre d'auteurs parlent seulement de fructifications, sans les préciser, afin d'éviter les difficultés relatives à la désignation de cette formation particulière. Du point de vue téléologique, cette forme de fructifications se comprend facilement. Le champignon tend à soulever son organe reproducteur le plus possible au-dessus du sol. Les spores, dans ce cas, ont plus de chances d'être saisies par le vent. La forme de *Claviceps* et *Cordyceps*, en particulier, se répète dans de groupes très différents, de Champignons. *Xylaria* parmi les *Sphaeriales*, *Onygena* parmi les *Plectasclerineae*, *Geoglossum* et d'autres genres parmi les *Helvellineae*, *Baeomyces* (et *Cladonia*) parmi les Lichens — nous représentent un cas de convergence vraiment remarquable. Du point de vue écologique il n'y a qu'une petite différence entre ce type, celui des *Agaricinées* et celui des *Discomycètes* stipités (*Morchella*, *Sclerotinia*). Dans l'organisation morphologique se trouvent cependant des diffé-

rences fondamentales. Chez les *Hyménomycètes* de même que chez les *Discomycètes* il s'agit, comme on le sait, d'une fructification simple, d'un carpophore sensu stricto, qui correspond au périthèce *Pyrénomycètes*.

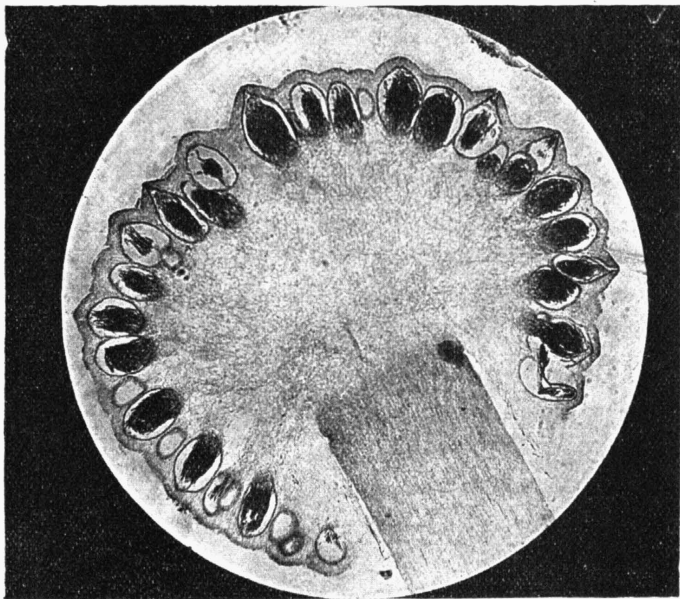
Le périthèce ne peut atteindre qu'un volume assez médiocre; les périthèces de quelques espèces du genre *Rosellinia* (*R. aquila*, *R. thelena*), qui sont les plus grands parmi tous nos *Pyrénomycètes*, n'ont plus que deux ou trois mm de diamètre. Le rôle biologique du stroma est de paralyser cette impotence de produire une fructification volumineuse. Le stroma, qui rejoint les périthèces en une unité plus haute, présente deux caractères particuliers: 1. il est produit par le thalle végétatif; 2. il se développe cependant toujours en connexion avec les périthèces. Il faut avouer, que dans ses formes primitives (*Valsaceae*), le stroma se confond avec le mycèle normal, mais dans sa forme typique il forme une partie distinctement délimitée. Il porte parfois les périthèces sur sa surface (*Nectria*, *Cucurbitaria*), mais le plus souvent ils sont cachés à l'intérieur.

Si le stroma est enfoncé dans le support et ne se révèle que par son sommet, il ressemble le plus à l'apothécie des petits *Discomycètes*; ses formes les plus évoluées ressemblent aux carpophores des *Agaricinés*. Mais une telle fructification est plus compliquée du point de vue morphologique. Le nom de stroma se rapportant plutôt au tissu donnant naissance aux périthèces qu'à la forme extérieure, on peut désigner une telle fructification (l'ensemble du stroma et des périthèces) par le terme de stromatocarpe.

Les stromatocarpes des *Hypocreales* et ceux des *Sphaeriales* sont d'ordinaire considérés comme identiques quant à la valeur morphologique. Chez les *Hypocreales* il s'agit de quatre genres: *Claviceps*, *Cordyceps* (quelques espèces exotiques du *Cordyceps* [*C. rhynchotica* Möll.] semblent posséder une organisation assez différente de nos espèces mais malheureusement nous n'en avons qu'une connaissance superficielle), *Balansia*, *Ustilaginoidea* (la nature des stromas chez *Podocrea* et *Corallomyces* nous étant inconnue), chez les *Sphaeriales* de la groupe de *Xylariae*, dont le représentant le plus typique et le plus évolué est le *Xylaria*. Mais si nous comparons le développement et l'organisation du *Claviceps*, comme nous les avons décrits, avec ceux du *Xylaria*, par exemple du *Xylaria polymorpha*, nous pouvons constater des différences considérables.

En ce qui concerne la forme extérieure, *Claviceps* et de même *Cordyceps* ont la partie fertile de la fructification distinctement délimitée. Parfois la limite (*Cordyceps ophioglossoides*) n'est pas régulière, mais elle est toujours distincte. Chez le *Cordyceps ophioglossoides* les périthèces sont plus proéminents à la base de la partie fertile qu'à son sommet, le stroma y étant moins épais et les périthèces ne pénétrant jamais dans la partie centrale qui représente le prolongement du stipe. Chez le *Xylaria* au contraire, les périthèces isolés sont dispersés même dans le stipe, qui passe insensiblement dans la partie fertile (*Xylaria polymorpha*); le sommet est parfois également stérile (*X. hypoxylon*), aussi dans ce cas la limite n'est pas distincte. Le *Xylaria filiformis*, qui a des stromas minces et longtemps stériles ne développe qu'un petit nombre des périthèces assez irrégulièrement dispersés.

Ces faits correspondent à la structure anatomique des fructifications. Nous avons déjà décrit celle du *Claviceps*; celle du *Cordyceps ophioglossoides* est identique, mais le stipe se prolonge dans le centre de la partie fertile comme un tissu nettement délimité du stroma. Le stipe et le stroma ont donc une organisation anatomique différente. Chez le *Xylaria*, on trouve un tissu homogène dans toute la fructification, même dans le stipe (sauf une couche corticale); dans le centre la plupart des hyphes sont orientées dans une direction parallèle à l'axe et forment de cette manière un faisceau central, qui passe cependant insensiblement dans



2. Coupe transversale du stroma du *Claviceps purpurea*, montrant le stipe nettement délimité. Microphotographie originale de M. le Dr. A. Klečka d'une préparation microscopique de M. le Dr. K. Kavina.

le plectenchyme typique; cette faible différenciation est due à la fonction des hyphes dans la partie centrale.

Enfin le développement présente des différences considérables. Nous n'avons pu suivre la croissance des fructifications du *Xylaria*. Mais le fait est qu'elles se développent comme un tout, qu'elles demeurent longtemps stériles (si nous omettons les conidies qui se rencontrent à leur surface) et que les périthèces prennent naissance dans un stroma complètement développé. Chez le *Claviceps purpurea* nous avons noté deux origines: le stroma, qui commence à différencier les périthèces dans le temps où le stipe est formé par un groupe des cellules au-dessous du stroma, qui représentent l'autre origine. Ces deux origines sont tout à fait indépendantes du point de vue morphologique, mais il existe une corrélation entre elles pendant leur développement. Quelques cas d'anomalie des fructifications sont très instructifs. Parfois on trouve des stipes ramifiés (F. 1. V), où la tige principale porte de minces rameaux portant de petits stromas; dans d'autres cas (F. 1. IV) la tige principale se divise immédiatement au-dessous du sommet en plusieurs branches, dont chacune porte un stroma globuleux. Enfin on rencontre sur un stroma normal une sorte de régénération, des globules secondaires naissant sur sa surface (F. 1. VI). Dans ce cas, naturellement, ils ne sont pas stipités. Dans tous les autres cas, comme on l'a vu, un stipe correspond toujours à un stroma, mais ne se confond jamais avec celui-ci.

Encore plus frappants sont les résultats d'une de nos expériences. Quand on soumet le stroma au début de sa formation à une pression constante, on peut provoquer une fragmentation du stroma. On peut aisément se procurer de tels stromas, quand on enveloppe étroitement de papier le sclérote du *Claviceps*,

destiné à la germination. Le papier, bien qu'humide, est impénétrable pour les fructifications molles. Au temps où les fructifications libres commencent à croître, on trouve chez les sclérotés enveloppés des difformités variées. Dans un stade peu avancé, on trouve au lieu d'une verrue simple une tumeur irrégulière (F. 1. X). Cette tumeur est formée par le tissu du stipe, dont les hyphes sont „désorientées“ par la pression, étant divisées en faisceaux irrégulièrement entrelacés (F. 1. IX). A sa surface se trouvent des grains du stroma plus ou moins isolés, mais toujours distinctement délimités (F. 1. XI). Si, dans ce stade, on supprime l'enveloppe, les grains stromatiques s'individualisent. Ils deviennent indépendants et, par l'influence de la corrélation, il se développe un stipe propre au-dessous du chacun d'eux (F. 1. XII). Les grains, d'abord plats, prennent une forme globuleuse et les stipes s'allongent. Enfin, au lieu d'une ou deux fructifications normales et robustes, nous trouvons un grand nombre (de 15 à 20) de petits globules sur les stipes grêles et fortement courbés. Le stroma et les stipes réagissent donc d'une manière différente. Mais toujours le stroma garde son individualité morphologique, ne se confondant pas avec les éléments du stipe. Si nous délivrons les fructifications dans un stade postérieur du développement, nous trouvons d'ordinaire plusieurs fructifications aux tiges très irrégulièrement courbées, attachées à une tumeur commune. Même dans ce cas les fructifications sont individualisées et le stipe distinctement différencié du stroma.

Nous pouvons donc formuler les résultats suivants à la suite de nos observations :

1. Les fructifications les plus évoluées des *Pyrénomycètes*, et celles des *Discomycètes* ou *Hyménomycètes* ne sont pas homologues, comme on le sait; les premières exigent donc une désignation spéciale; nous proposons le terme de *stromatocarpe*.

2. Les fructifications des *Hypocreacées* supérieures (*Claviceps* etc.) et des *Xylariacées* (*Xylaria* etc.) ne sont pas homologues. Chez ces dernières c'est le stromatocarpe typique dont une partie reste stérile, chez les *Hypocreacées* c'est au contraire un stromatocarpe stipité, le stipe étant un organe différent du stroma. Ainsi les fructifications des *Hypocreacées* représentent un des types le plus hautement organisés du point de vue morphologique parmi les Champignons.

3. Le stroma et le stipe se développent à partir de deux origines indépendantes. On peut expérimentalement provoquer une fragmentation du stroma chez le *Claviceps purpurea*; les fragments s'individualisent et se développent en stromatocarpes normaux bien que plus petits qu'habituellement; le tissu stromatique est individualisé et ne se confond avec aucun autre.

4. La direction des stipes chez le *Claviceps purpurea* est déterminée par le géotropisme négatif, comme nous l'avons démontré expérimentalement; la direction de la lumière n'exerce aucune influence dans ce cas.

#### Ouvrages cités:

1. Gäumann E.: Vergleichende Morphologie der Pilze 1926.
2. Kavina K. : Houby (Duch a svět) 1919.
3. Kavina K. : Botanika zemědělská II. 1. 1923.
4. Klika J. : Příspěvek k poznání hub chřapáčovitých. Věst. K. Č. Spol. Nauk 1924.
5. Lindau G. : Pyrenomycetinae (Engler-Prantl: Die nat. Pflanzenfamilien I, 1. 1897).
6. Němec B. : Vypouštění výtrusů z plodnic někt. Hymenomycetů. Rozpr. II. tř. Čes. Akademie 1924.
7. Tavel v. : Morphologie d. Pilze 1892.